

ACTA PROTOZOO- LOGICA

REDACTORUM CONSILIUM

S. DRYL (WARSZAWA), V. GOLEMANSKY (SOFIA),
A. GRĘBECKI (WARSZAWA), S. L. KAZUBSKI (WARSZAWA),
L. KUŹNICKI (WARSZAWA), J. LOM (PRAHA),
G. I. POLJANSKY (LENINGRAD), K. M. SUKHANOVA (LENINGRAD)

VOLUMEN XIII

Fasciculi: 1-10

W A R S Z A W A 1 9 7 4

<http://rcin.org.pl>

POLISH ACADEMY OF SCIENCES
NENCKI INSTITUTE OF EXPERIMENTAL BIOLOGY
ACTA PROTOZOLOGICA

Editor:
STANISŁAW DRYL

Associate Editor:
STANISŁAW L. KAZUBSKI

NOTICE TO AUTHORS

Acta Protozoologica is intended as a journal serving for the publication of original papers embodying the results of experimental or theoretical research in all fields of protozoology with the exception of purely clinical reports. The papers must be concise and will not be accepted if they have been previously published elsewhere. After acceptance by the Editors papers will be printed in the order as they have been received, in the possibly shortest time.

Papers are accepted in English, French, German and Russian. Every paper should begin with the name and postal address of the laboratory, name and the surname of the author, title in the language of the text, and translation of the title into the author's own language. The paper should be accompanied by a summary in the language of the text, not exceeding 100 words, also with the translation into the author's own language. The authors speaking English, French, German, or Russian should translate the title and the summary into another one of the 4 languages accepted in the Journal. In the Russian texts also the name and the postal address of the laboratory, legends of tables, plates and text-illustrations must be translated, the translation of the summary may be somewhat more extensive, and the name of the author should be given additionally also in the Latin characters.

Manuscript should be a doublespaced typescript (30 lines on one side of a sheet) with a normal margin. No elements of the text should be fully typed in capitals nor in spaced set (only underlining with pencil is admissible). In decimal fractions points (not commas) should be used. The generally accepted abbreviations and symbols are recommended. Nomenclature must agree with the International Code of Zoological Nomenclature, London 1961. The original and one carbon copy of the whole text material should be supplied.

References must be cited in the text indicating only the author and year, thus: "Kinoshita (1954) found that, etc." Only all references cited in the text should be listed. The list must be arranged as follows:

Ehret C. F. and Powers E. L. 1959: The cell surface of *Paramecium*. Int. Rev. Cytol., 8, 97—133.

Gelei J. von 1939: Das äussere Stützgerüstsystem des *Paramecium*körpers. Arch. Protistenk., 92, 245—272.

Titles of references are given in their original language (not translated). In papers written in English, French or German, the Cyrillic type of the Russian references is transliterated according to the international system (ISO Recommendation R 9 September 1954). This regulation is not applied to names if there exists their traditional spelling. Also author may freely choose the transliteration of his own name. In Russian papers, the Russian references are cited in Cyrillic, the others in the Latin characters, but they must be listed all together in the Latin alphabetical order.

The following material should be supplied on separate sheets: 1. the running title for the page headlines, 2. tables, 3. legends for text-figures, 4. legends for plates. Line-drawings will be published in the text, photographs and raster-figures on separate plates. No coloured photographs can be published presently. Lettering on photographs and drawings should be marked in pencil. With no regard to the language of the text, only the Latin lettering, arabic numerals or generally accepted symbols are admissible for marking on illustrations. Numbering of text-figures, plates and tables must also be marked in pencil, as well in the legends as in the text. Tables are denoted in English and in French — Table, in German — Tabelle, in Russian — Таблица. In English and French papers text-figures should be determined — Fig., in German — Abb., and in Russian — Рис. Plates are denoted in English and French — Pl., in German — Taf., in Russian — Табл.

Galley proofs are sent to the authors. Authors receive 100 reprints without covers.

Manuscripts may be submitted to each member of the Editorial Board or directly to the Office: Acta Protozoologica, Nencki Institute of Experimental Biology, Warszawa 22, ul. Pasteura 3, Poland.

Vassil GOLEMANSKY

Lagenidiopsis valkanovi gen. n., sp. n. — un nouveau thécamoebien
(*Rhizopoda: Testacea*) du psammal supralittoral des mers

Lagenidiopsis valkanovi gen. n., sp. n. — една нова черупчеста ризопода
(*Rhizopoda: Testacea*) от супралиторалния псамал на моретата

Au cours de nos études sur les rhizopodes interstitiels du supralittoral de la Mer Noire, menées de 1967 à présent, nous avons eu la possibilité d'observer plusieurs fois un rhizopode qui diffère sensiblement, par la morphologie de sa thèque, de tous les rhizopodes connus du psammal littoral des mers. En même temps nous avons trouvé les thèques de cette même espèce également dans les eaux souterraines littorales des plages sablonneuses de la Mer Baltique, de la Mer des Caraïbes et de l'Atlantique, ce qui prouve la distribution large de cette espèce dans le psammal littoral des mers et, probablement aussi, de l'océan mondial. N'ayant pas trouvé dans la littérature connue aucune description de ce psammobionte typique, très intéressant du point de vue morphologique et écologique, nous allons donner, ci-dessous, une description morphologique plus détaillée de cette nouvelle espèce que nous rattachons à un genre également nouveau appartenant à l'ordre des rhizopodes thécamoebiens.

Lagenidiopsis gen. n.

Typus generis: *Lagenidiopsis valkanovi* sp. n.

Diagnose: En vue latérale, thèque ronde, ovoïde ou ellipsoïde, comprimée latéralement. Parfois elle est pourvue d'appendices chitinoïdes latéraux, de nombre varié et pareils à des épines. Revêtement chitinoïde, lisse et transparent, sans structure superficielle visible. Pseudostome placé sur l'un des pôles, au bout d'un long tube chitinoïde dont l'extrémité libre atteint l'intérieur central de la thèque Pseudopodes filopodes.

Lagenidiopsis valkanovi sp. n. Fig. 1 A-D, Fig. 2 A-C; Planche I, 1-4.

Description: En vue latérale la thèque est largement ovale, piriforme ou subsphérique, tout à fait transparente et sans structure superficielle visible. En vue de profil elle est fortement comprimée, sa section transversale ayant forme d'une ellipse allongée. Sur les côtés de la thèque, généralement sur la deuxième moitié,

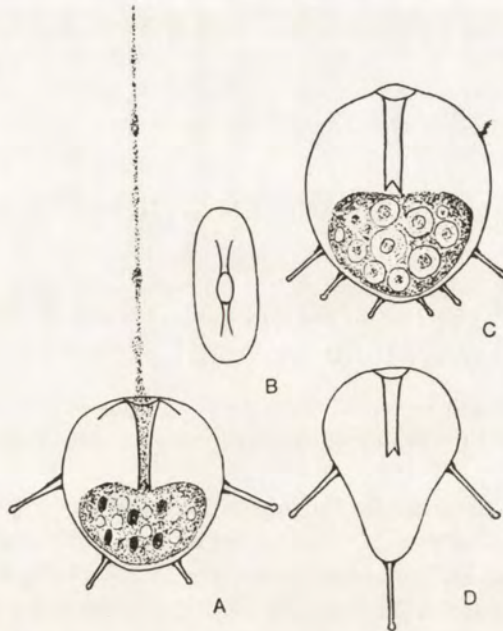


Fig. 1. *Lagenidiopsis valkanovi* gen. n. sp. n. A — exemplaire vivant, B — section transversale et vue du pseudostome, C — exemplaire vivant, dont le cytoplasme est rempli de corps ronds de nature inconnue, D — thèque piriforme vide

on peut souvent observer des formations chitinoïdes, disposées symétriquement et pareilles à des tubes ou des épines, de longueur différente et s'élargissant faiblement dans leur partie distale. En plusieurs cas on peut trouver, dans la même population de l'espèce, des exemplaires avec des épines de nombre et de dimensions différents, aussi bien que des individus avec des thèques tout à fait lisses, dépourvues d'appendices chitinoïdes (Pl. I, 3, Fig. 2 A, B).

Le pseudostome, situé au centre de l'extrémité antérieure de la thèque, est de forme ellipsoïdale. Un long tube chitinoïde y commence et atteint généralement

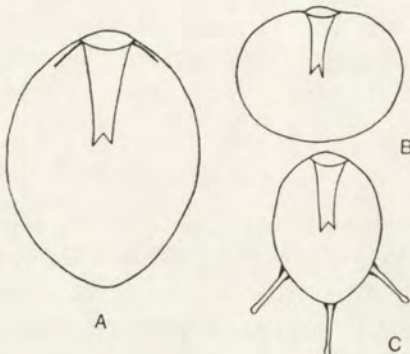


Fig. 2. *Lagenidiopsis valkanovi* gen. n. sp. n. A — exemplaire de Dziwnów (Mer Baltique) B et C — deux exemplaires différents de l'océan Atlantique

le centre de la thèque. Des deux côtés du pseudostome on peut observer deux formations chitinoïdes plus sombres, divergentes et faisant probablement fonction de squelette (Fig. 1 B).

Les dimensions des thèques, d'après nos observations, varient dans les limites suivantes :

Longueur (du pseudostome jusqu'à la base de la thèque): 30–61 μm .

Largeur: 20–45 μm .

Épaisseur: 12–23 μm (environ 1/3 de la largeur).

Pseudostome: 2.8–5 \times 1.5–3.5 μm .

Tube du pseudostome: 8–25.5 \times 2.8–5 μm .

Nombre des épines: 0–8.

Dimensions des épines: 3–14 \times 1.5–2 μm .

Le cytoplasme, situé dans la deuxième moitié de la thèque, est incolore ou à peine jaunâtre, hyalin et bien transparent. Les noyaux sont de nombre différent. L'animal forme un seul filopode, long et dirigé en avant, sa longueur étant de 120 à 150 μm . Le mouvement est relativement rapide (400–600 $\mu\text{m}/\text{min}$).

Au cours de nos études nous avons observé aussi quelques exemplaires dont le cytoplasme était rempli de plusieurs formations rondes à un noyau et de diamètre varié (de 3.5 à 8 μm). (Fig. 1 C). Quelques-uns de ces corps ronds font eux-mêmes des mouvements rotatoires, indépendamment d'autres corps restant immobiles. Dans d'autres cas, nous avons observé aussi des exemplaires dont le cytoplasme était complètement détruit et les corps ronds étaient dispersés dans tout le creux de la thèque (Pl. I 4). Il y a, d'après nous, deux explications possibles de la nature de ces corps ronds. Il est possible que ce soient des stades reproducteurs qui donneraient plus tard naissance à de nouveaux individus. Mais, il est plus vraisemblable d'après nous, qu'il s'agit dans les cas observés du développement des formes endoparasitiques inconnues des flagellées ou des mycétozoaires qui, après un accroissement suffisant, déchirent le cytoplasme de l'hôte et laissent la thèque vide. La raison pour laquelle nous considérons pour le moment la seconde possibilité comme plus vraisemblable, est le fait que les corps ronds sont de dimensions différentes dans un seul individu et qu'ils sont capables de faire tout seuls des mouvements rotatoires dans le cytoplasme environnant.

Écologie et distribution: *Lagenidiopsis valkanovi* gen. n. sp. n. est une espèce commune dans les eaux souterraines littorales des plages sablonneuses de la Mer Noire. On l'a trouvée sur presque toutes les plages bulgares, dans le sable à une profondeur de 0.20 à 1.20 m, la salinité de l'eau souterraine (S‰) étant de 1.8‰ à 15‰. Lors de nos études sur la faune des rhizopodes interstitiels de la Mer Baltique on a trouvé aussi *L. valkanovi* sp. n. dans deux prélèvements de la plage sablonneuse, près de Dziwnów Pologne (28.7.1969), mais l'espèce n'a été représentée que par des thèques lisses, dépourvues d'appendices chitinoïdes (Fig. 2 A). Nous avons trouvé aussi des exemplaires plus petits de cette espèce dans le psammal littoral du Cuba et plus spécialement des plages sablonneuses de Santa Maria del Mar (2.12.1967),

de Megano (2.12.1967) et de Caletou Blanco (25.12.1968) (Leg. Doz. Dr. D. Tashev) (Fig. 2 B, C).

Tout cela nous fait supposer que *L. valkanovi* gen. n. sp. n. est un psammobionte typique, de distribution cosmopolite.

Discussion: *Lagenidiopsis valkanovi* gen. n. sp. n. est un rhizopode psammobionte très intéressant du point de vue morphologique, présentant certaines ressemblances morphologiques uniquement avec certaines espèces du genre *Lagena* (Par ex. *L. felsina* (Fornasini)). Les caractères communs qui rapprochent les deux genres consistent dans la structure de la thèque et la présence du tube chitinoïde interne du pseudostome. Mais les autres caractères morphologiques (forme et dimensions de la thèque, disposition du pseudostome, présence d'appendices chitinoïdes latéraux sur la thèque et type des pseudopodes), ainsi que l'écologie des deux genres sont bien différents, ce qui nous donne la raison de décrire le psammobionte que nous avons trouvé comme un taxon nouveau, que nous rattachons, pour le moment, à l'ordre des Thécamoebiens.

Résumé

Ce travail donne la description d'un rhizopode inconnu jusqu'à présent, trouvé dans les eaux souterraines littorales du supralittoral sablonneux de la Mer Noire, de la Mer Baltique et de la Mer des Caraïbes, ainsi que du littoral cubain de l'océan Atlantique. Outre les caractères morphologiques et taxonomiques des thèques de l'espèce nouvelle *Lagenidiopsis valkanovi* gen. n. sp. n., l'auteur décrit aussi ses observations sur le cytoplasme et les pseudopodes du nouveau taxon, ainsi que sur les corps de nature inconnue, trouvés dans le cytoplasme et qui probablement appartiennent à un endoparasite inconnu jusqu'à présent.

РЕЗЮМЕ

В работата е направено описание на една непозната до сега черупчеста ризопода, намерена в крайбрежните грунтови води на пясъчния супралитерал на Черно, Балтийско и Караибско морета, както и на кубинското крайбрежие на Атлантическия океан. Освен на морфологичните и таксономични белези на черупките на новия род и вид, наречен *Lagenidiopsis valkanovi* gen. n. sp. n., авторът описва наблюденията си и върху цитоплазменото тяло и псевдоподите на новия таксон, както в върху констатираните в цитоплазмата му кръгли тела с неизяснена природа, които вероятно принадлежат на неизвестен до сега ендopаразитен организъм.

EXPLICATION DE PLANCHE I

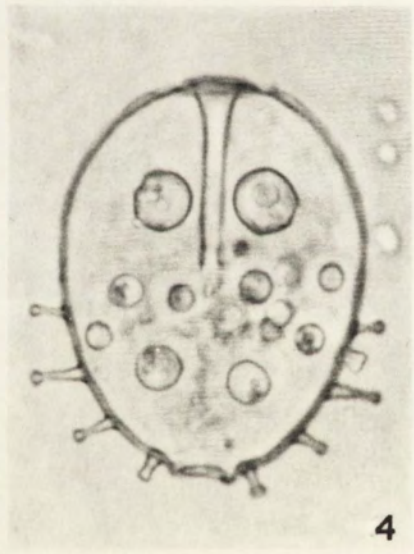
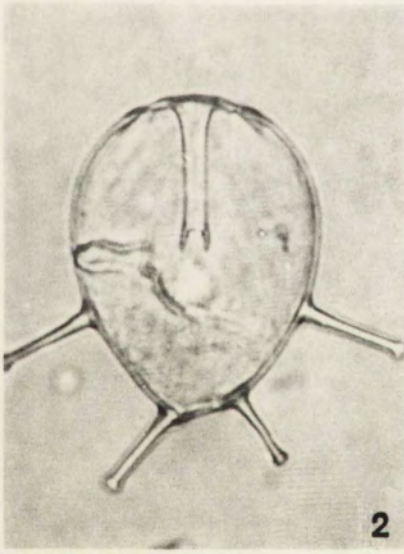
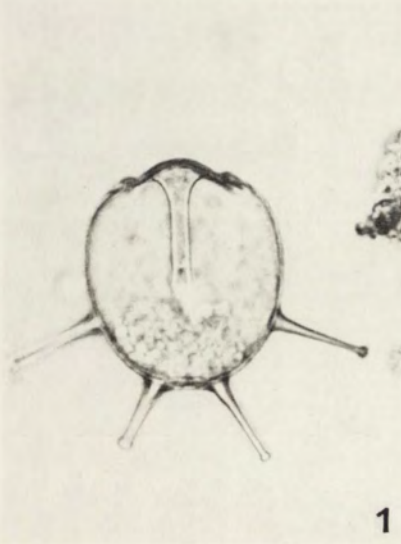
Lagenidiopsis valkanovi gen. n. sp. n.

1: Individu vivant

2: Thèque piriforme vide

3: Exempleire enkysté

4: Exempleire à cytoplasme détruit et des corps ronds libérés dans la thèque



V. Golemansky

auctor phot.

Anna JORDAN

Morphologie et biologie de *Prorodon discolor* Ehr.-Blochm.-Schew.

Morfologia i biologia *Prorodon discolor* Ehr.-Blochm.-Schew.

Prorodon discolor décrit pour la première fois par Ehrenberg, est un cilié assez fréquent dans les eaux douces, mais on le trouve aussi dans les eaux saumâtres et les eaux de mer. Il a été trouvé par Dragesco dans les sables des plages de l'Atlantique en France (1960) et au Cameroun (1965) et par Fenchel (1968) au Danemark. Ces auteurs examinaient cette espèce plutôt in vivo sans la cultiver et impregner.

J'ai trouvé ce cilié dans un aquarium avec de l'eau douce à la température 23–25° et j'étudiais sa morphologie sur les individus vivants ainsi qu'imprégnés à l'argent selon la méthode de Bodian (modifiée par Tuffrau) et la méthode de Chatton (modifiée par Corliss).

D'après les auteurs ci-haut mentionnés la taille de cette espèce oscille entre 90–130 μm . Kahl (1930–1935) a vu aussi des individus encore plus petits entre 60–80 μm . *Prorodon discolor* que j'ai trouvé mesure: 115 μm de longueur et 45–55 μm de largeur. Sa forme et sa couleur subissent des changements qui dépendent de l'alimentation.

Le corps est cylindrique, le pôle postérieur légèrement pointu. (Fig. 1). Les cils ont une longueur de 3–4 μm , les cinéties sont écartées de 3 μm (Pl. I 2). Kahl a décrit des exemplaires qui ont été couverts de 50 cinéties. Dragesco a trouvé en France les individus avec 64 cinéties, au Cameroun avec 40. *Prorodon discolor* que j'ai observé en possède 65–75. La "brosse dorsale" (Dorsalbürste) se compose de trois rangés de cils parallèles légèrement courbés (Pl. I 1). Elle est très longue (elle atteint souvent l'équateur de la cellule), mais peu distincte.

La bouche commence par l'ouverture ovale, le nasse pharyngienne qui consiste en 60–70 baguettes, fait l'impression au premier coup d'oeil d'être construite de deux anneaux épais: un qui entoure le cytostome et l'autre situé au-dessous du premier (Pl. II 1, 2). Cette impression est causée par la construction des baguettes qui dans leur partie antérieure, sont épaisses, plus bas deviennent minces pour redevenir épaisses dans la partie postérieure. J'ai noté un détail curieux: les dimensions de la partie antérieure de la nasse avec deux anneaux ne varient pas d'après la taille

des individus, mais restent les mêmes: toujours 10 μm de longueur indépendamment des dimensions des animaux.

L'appareil nucléaire (Pl. I 3) situé au centre est constitué par un macronucleus globuleux de 20 μm de diamètre contenant un "corps central" et par micronucleus. Le micronucleus (qui n'a pas été observé par Dragesco) a les mêmes dimensions que le "corps central" et se trouve sur la surface de macronucleus.

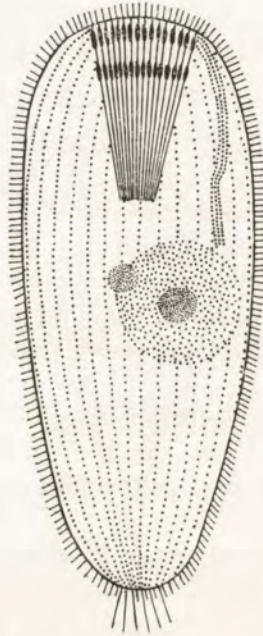


Fig. 1. *Prorodon discolor*, individu typique (theronte)

La vacuole contractile située au bout du corps est assez grande (Pl. I 4).

Prorodon discolor appartient aux ciliés histophages facultatifs.

Kahl affirme que *P. discolor* mange seulement "des algues". D'après Dragesco sa nourriture consiste en Diatomées et petits Flagellés. Webb (1965) a constaté que ce cilié se nourrit de tissus frais des animaux morts ou blessés. Fenchel a reconcilié ces deux différentes opinions affirmant que les individus de cette espèce mangent les tissus des metazoaires ainsi que les Diatomées et les Flagellés. Il a trouvé même des exemplaires dont les vacuoles digestives contenaient des petits retifères *Encentrum marinum*. Il en résulte que la nourriture de *Prorodon discolor* est très variable et reste en rapport avec les biotopes et les possibilités qu'ils offrent.

J'ai cultivé *Prorodon discolor* au laboratoire pendant quatre mois en le nourrissant des *Enchytreidae* coupés en morceaux.

Kahl a observé le premier la variabilité de la forme chez cette espèce, mais il ne l'a pas cultivée. C'est pourquoi il n'a pas remarqué son cycle physiologique qui ressemble beaucoup au cycle présenté par Czapik (1965) pour *Prorodon raabei*: l'animal mince et allongé (theronte) sortant du kyste de division se nourrit, devient ovoïde (trophonte) et forme le kyste de digestion, il se divise aussi dans le kyste formant deux tomites. *Prorodon discolor* passe aussi une grande partie de sa vie dans les kystes. Il en forme trois genres. Après l'absorption de la nourriture l'animal s'enkyste pour digérer. Au bout des deux jours il en sort, mais s'il ne trouve pas des matériaux mangeables il forme le kyste de protection. (Fig. 2). Les

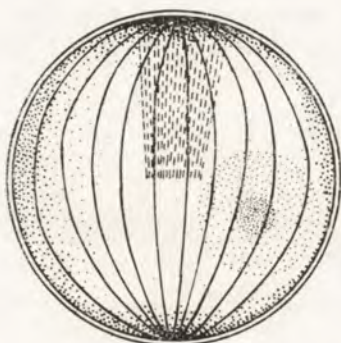


Fig. 2. *Prorodon discolor*, le kyste de protection

animaux en sortent quand ils commencent à sentir la nourriture dans leur entourage. Il paraît que le sens chimique chez cette espèce n'est pas aussi bien développé que chez *Prorodon raabei*. Les kystes de protection se distinguent des kystes de digestion par la taille plus petite, la couleur plus claire et les parois plus solides. Les préparations que j'ai faites ont montré que l'appareil bucal, le noyau et les cinéties ne subissent pas de changements pendant cet enkystement (Pl. III 1-4). Czapik n'a pas observé ce type de kystes chez *Prorodon raabei* et les deux autres espèces histophages — *Prorodon teres* et *Prorodon cinereus*. *Prorodon raabei* forme les kystes de digestion où il reste pendant quelques jours et d'où il sort après avoir digéré la nourriture. Si pendant une période très longue il ne trouve aucune proie, il meurt. Puytorac et Savoie (1968) n'ont pas remarqué non plus les kystes de protection chez *Prorodon palustris*.

La division a lieu aussi dans les kystes. Le sillon transversal divise le cilié enformé dans le kyste en deux parties égales. Au bout de quelques heures les individus commencent à bouger pour percer le kyste. Ils tournent de plus en plus vite. Après l'éclatement du kyste ils sortent et se mettent à chercher nourriture en commençant de nouveau le cycle.

Resumé

On a étudié la morphologie et la biologie de *Prorodon discolor*, Ehr.-Blochm.-Schew., cilié assez commun mais peu connu. Les préparations argentiques ont montré la construction de la nasse pharyngienne. La biologie de cette espèce ressemble à celle de *Prorodon raabei* et d'autres espèces histophages de ce genre.

STRESZCZENIE

Zbadano morfologię i biologię *Prorodon discolor* Ehr.-Blochm.-Schew., orzęska pospolitego lecz mało znanego. Preparaty srebrowe ujawniły budowę jego gardzieli. Biologia tego gatunku przypomina biologię *Prorodon raabei* i innych histofagów z tego rodzaju.

BIBLIOGRAPHIE

- Czapik A. 1965: *Prorodon raabei* sp. nov. et sa biologie. Acta Protozool., 3, 21–26.
 Dragesco J. 1960: Les ciliés mésopsammiques littoraux. Trav. Sta. biol. Roscoff, 12, 336.
 Dragesco J. 1965: Ciliés mésopsammiques de l'Afrique noire. Cah. Biol. Mar., 357–401.
 Fenchel T. 1968: The ecology of marine microbenthos. II. The food of marine benthic ciliates. Ophelia, 5, 73–121.
 Kahl A. 1930–1935: Wimpertiere oder *Ciliata*. Die Tierwelt Deutschlands. Jena.
 Puytorac P. et Savoie A. 1968: Observations cytologiques et biologiques sur *Prorodon palustris* sp. nov. Protistologica, 4, 53–60.
 Webb M. G. 1956: An ecological study of brackish water ciliates. J. Anim. Ecol., 25, 148–175.

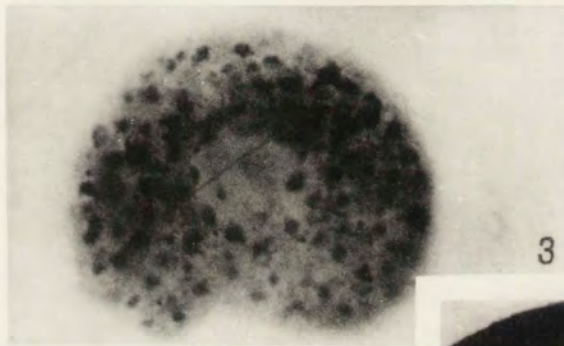
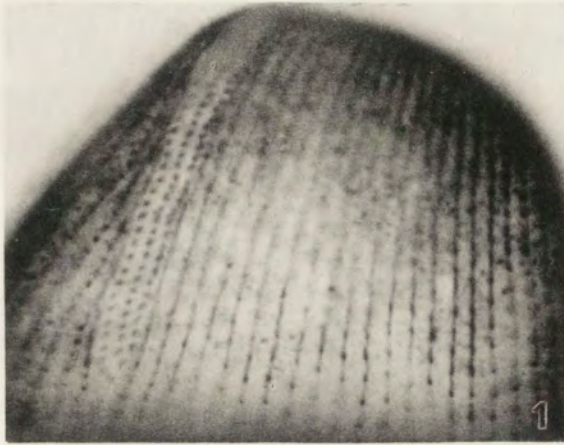
EXPLICATION DES PLANCHES I-III

Prorodon discolor, le "theronte"

- 1: La "brosse dorsale"
- 2: Les cinéties
- 3: Le noyau avec le "corps central"
- 4: La vacuole contractile
- 5: La nasse pharyngienne, l'aspect general
- 6 et 7: La partie antérieure de la nasse pharyngienne avec les deux anneaux

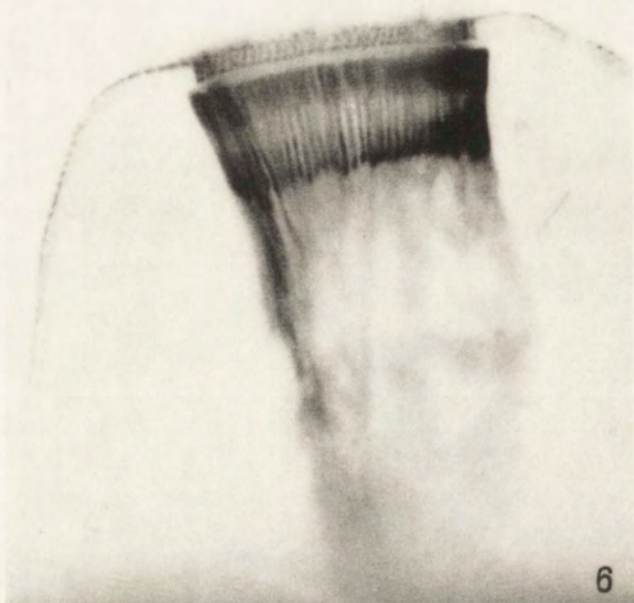
Prorodon discolor, le kyste de protection

- 8: Le cytostome et les cinéties
- 9: Le cytostome
- 10: La "brosse dorsale"
- 11: La nasse pharyngienne et le noyau



A. Jordan

auctor phot.



A. Jordan

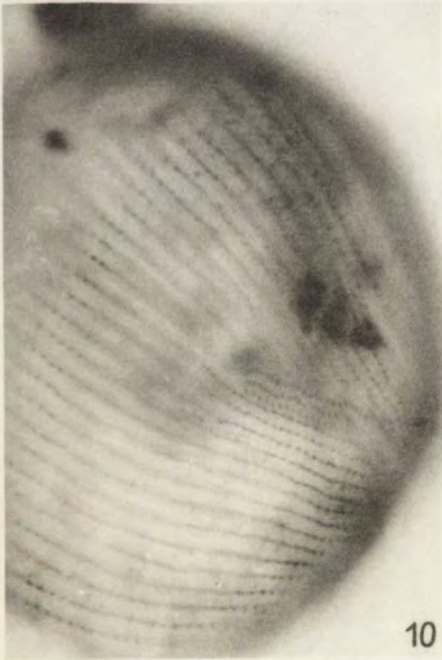
auctor phot.



8



9



10



11

A. Jordan

auctor phot.

Stanisław L. KAZUBSKI and Kazimierz MIGAŁA¹Studies on the distinctness of *Chilodonella cyprini* (Moroff) and *Ch. hexasticha* (Kiernik) (*Chlamyodontidae*, *Gymnostomatida*),
Ciliate parasites of fishesBadania nad odrębnością gatunkową *Chilodonella cyprini* (Moroff) i *Ch. hexasticha* (Kiernik) (*Chlamyodontidae*, *Gymnostomatida*) pasożytniczych orzęsków ryb

Two species of ciliates, parasitizing on fresh water fishes, were described in the first decade of 20th century. There are: *Chilodonella cyprini* (Moroff, 1902), occurring on skin and gills of carp (*Cyprinus carpio* L.) and *Ch. hexasticha* (Kiernik, 1909) on skin and gills of tench (*Tinca tinca* (L)). However, descriptions of these ciliates, especially that by Moroff, were not precise due to imperfect methods of study used at that time, so the distinctness of both species was questioned. The reason for this were: similar body shape and dimensions of both ciliates, occurrence on related or even the same fish species and difficulties in recognition of the number and arrangement of the kineties. The last feature had not been formerly regarded to be so important as now. In Moroff's description *Ch. cyprini* was entirely, evenly covered with cilia at the oral, flattened side, what appeared later to be a mistake. This author did not recognize also the number of kineties, regarding the cordate body shape as a main feature of his species.

In such situation Roth's (1910) conclusion about probable identity of the species described by Moroff and by Kiernik is not astonishing, the more so, that he was convinced about great variability of these ciliates. It is worthy to note that Roth had to his disposal only the material identical with that described by Moroff. In these ciliates he counted 30 rows of cilia and found, not without difficulty, continuous ciliature at the oral side of the ciliate body.

The identity of *Ch. cyprini* and *Ch. hexasticha* was supported by André (1922) who based his view on the above mentioned Roth's opinion and on his own observations. He observed the ciliates from *Carassius auratus* (L.), reared in an aquarium in Geneva but originating from Italy, and stated that the body shape of the ciliates

¹ Present address of dr. K. Migala: Institute for the Preservation of Environment, Department of Water Preservation, Ichthyological Laboratory, Wybrzeże Wyspiańskiego 39, 50-370 Wrocław. This work was partly supported with the Polish Academy of Sciences within the project PAN 29, III, 4.

was very variable — from cordate, as in the Moroff's description, to oval as described by Kiernik, with all transitional forms between them. He noted also that cilia did not occur in the central part of the oral side of the ciliate and that the number of the ciliary rows was variable. He found 8 to several rows ("une quinzaine") in the right system (in the left according to his orientation) and somewhat less in the left system. Thus, André (1912) was the first who gave the correct description of the body ciliature of *Ch. cyprini*.

The opinions of other authors, concerning the question of species distinctness in these ciliates, were different. Wenyon (1926), Doflein and Reichenow (1929)² and Kahl (1931) accepted their validity. Ten Kate (1931), comparing his own material with previous descriptions, came also to the conclusion that these species are distinct. This author based his consideration mainly on the structure of the pharyngeal basket, rejecting the differences in body shape as being of little importance. On the other hand, Schäperclaus (1934) expressed the view that these ciliates belong to only one species. This author based his opinion on the material identical with that described by Moroff (see Table 6). He paid attention to the occurrence of *Ch. cyprini* on various species of fresh water fishes (trouts, carps, aquarium fishes, etc.) and described in detail the harmful effect of chilodonellosis in fish cultures.

Basing on the authoritative statement of Schäperclaus subsequent authors demonstrated their own materials of chilodonellae from fishes under the name *Ch. cyprini*, giving more or less precise descriptions and drawings (see Table 6).

Similar view was expressed by Krascheninnikow (1934 a, b, 1936, 1939) who described in detail the morphology of argentophilic system and nuclear apparatus of chilodonellae from carps originating from the environs of Kiev (Ukraine, USSR). Judging from the descriptions and drawings made by this author, he had to deal only with *Ch. cyprini* s. str., but he also expressed his doubts about the validity of *Ch. hexasticha*. In the same time Bespalyj collected the materials from various fish species in the environs of Kiev, but his materials have not been published since 1950. He also supported the view that only one species of chilodonellae, namely *Ch. cyprini*, occurred on fishes, in spite of the fact that specimens with large as well as with small number of kineties occurred among the protozoans examined by him (Table 6).

The problem of the distinctness of *Ch. cyprini* and *Ch. hexasticha* was considered also by Prost (1952). She found both species to be clearly different and gave their descriptions and drawings. Unfortunately this paper was ignored by most authors.

In the same year 1952 Krascheninnikow published an extensive paper, based on his own material and the material collected by Bespalyj (from the manuscript prepared in 1937), in which he proved that only one but very variable species *Ch. cyprini* occurred on fishes. He expressed this view in spite of the fact that he admitted

² Doflein and Reichenow (1953) in the VIth edition of their textbook assume the view that *Ch. hexasticha* falls within the ranges of variability of *Ch. cyprini*.

the presence of two morphological forms of chilodonellae, differing by the number of kineties. In the next paper Krascheninnikow (1953) ascertained his concept of the species *Ch. cyprini*, gave the list of hosts of this parasite and compared its ciliature with other representatives of the genus, especially with *Ch. uncinata*. In the specimens from Japanese crucian, tench and *Scardinius erythrophthalmus* he found concentric argentophilic lines situated outside of the ciliature (he did not observe such lines in the specimens from carps).

The results of studies made by Bespalyj (1950) and Krascheninnikow (1952, 1953) will be discussed in detail in further part of the present paper.

Afterwards, the chilodonellae from fishes were continuously and most frequently determined as *Ch. cyprini* (Table 6). To this situation greatly contributed various textbooks on fish parasitology, widely spreading such information. Among others in Russian "Opredelitel parazitov presnovodnyh ryb SSSR" *Ch. hexasticha* is regarded as a synonym of *Ch. cyprini* (Bychowsky 1962). This opinion is most commonly accepted in the literature concerning fish parasites. About the involvement of these species problem witnesses also the fact that in widely known Kudo's textbook "Protozoology" (1966) old, faulty drawing of *Ch. cyprini* after Moroff is given though Krascheninnikow's papers are cited.

The present authors had in their disposal the extensive materials of the ciliates belonging to the genus *Chilodonella*, collected from several species of fishes in various age, and originating from some localities in Poland. The morphological analysis of these ciliates allowed to distinguish two species among them, without any difficulty. One of these species corresponds to *Ch. cyprini* (Moroff), the other one to *Ch. hexasticha* (Kiernik). The aim of the present paper is to demonstrate differences between these species and to prove their validity³.

Material and methods

Ciliates for study were collected from several species of fishes caught in various periods of the year, in water reservoirs of various character from some localities in Poland. *Coregonus peled* (Gmel.), *Cyprinus carpio* L., *Ctenopharyngodon idella* (Val.), *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.), *Aristichthys nobilis* (Rich.), and *Lucioperca lucioperca* (L.) originated from fish pond farm in Żabieniec near Piaseczno and Wilga near Garwolin (environs of Warszawa). *Salvelinus fontinalis* (Mitchill) originated from water tanks of salmon breeding centre in Oliwa near Gdynia, belonging to the Institute of Inland Fishery, and *Tinca tinca* (L.) originated from the lake Arkłity (Mazurian Lakeland) situated to the north from Kętrzyn. Precise data on localities, fish species and age of fishes, as well as dates of examination, are given in Tables 1 and 2.

Smears were made from gills and skin of fishes. Then, these smears were impregnated with AgNO₃ according to Klein's method. Some data on the intensity of infection and incidence of ciliates on fishes were published in part by Mięgała 1970, 1971, and Mięgała and Kazubski 1972.

³ This problem has been briefly reported (Kazubski and Mięgała 1973) in a communication presented at the IV International Congress of Protozoology in Clermont-Ferrand.

Morphology of the ciliates was studied with the aid of the light microscope with oil immersion. Photograph method (Kazubski 1971) was widely used. Maximum sample size from each host species was arbitrarily determined for 20 specimens. In some cases of low intensity of infection all ciliates appropriate for study were used. In all cases specimens in course of division (from the appearance of dorsal kinety primordium of the opisthe) were eliminated from further study (Tables 1 and 2).

Results

Chilodonella cyprini (Moroff) (Table 1, Fig. 1, Pl. I 1-5)

The ciliate body is flattened at the ventral (oral) side, oval or cordate in shape. Dimensions of the ciliates are given in Table 1.

Ventral ciliature is composed of two systems — the right and left ones separated by a wide naked zone with the oral cavity situated in its anterior region. Short preoral row of cilia runs in front of the oral cavity or slightly to the right. Most kineties of both systems begin near this row. The numbers of kineties in the right and in the left system, found in various samples of ciliates, are demonstrated in Table 1. The kineties lie tightly one close to the other; they are formed of proportionally small kinetosomes.

In the right system the postoral kineties are present, their number being usually 5 or 6. Sometimes, there are one kinety more or less but no correlation of their number with the total number of kineties has been observed. Further kineties begin near the preoral row; two outermost kineties begin even more anteriorly surrounding at front the kineties of the left system. Virtually all kineties of the right system reach the posterior end of the body forming a fan-shaped arrangement, only the outermost row being sometime shorter.

In the left system, with more variable number of kineties, shorter rows occur both at the inner posterior and the outer anterior parts of the ciliate body. Undoubtedly, zones of growth and new kineties formation occurs in these places.

Contractile vacuoles, two in number, are situated in the region of the right ciliary system in the anterior and in the left system in the posterior part of the body. They discharge themselves through simple (rarely double) pores situated in the interkinetal spaces. When two pores occur they are situated in two adjacent interkinetal spaces. The anterior contractile vacuole pore is situated in about 1/4 to 1/3 of the body length from the anterior end, most frequently between the 3rd and 4th, rarely between the 2nd and 3rd kinety of the right system. The posterior vacuole pore occurs in about 3/4 of the body length from the anterior end, most frequently between the 3rd and 4th, rarely between the 4th and 5th, very rarely between the 2nd and 3rd kinety. Sporadically, the pore situated between the 5th and 6th kinety has been observed. No correlation between the situation of pores, the anterior and the posterior ones as well, and the number of kineties in both systems has been

Table 1

Measurements of *Chilodonella cyprini*, present authors material (dimensions in μm)

1	Locality and date of collection	Żabieniec 19 March 1971	Żabieniec 21 March 1970	Żabieniec 16 April 1971	Żabieniec 23 April 1970	Żabieniec 23 April 1970	Żabieniec 30 April 1968	Oliwa 10 June 1969	Żabieniec 10 June 1970	Oliwa 17 June 1970	Żabieniec 9 July 1968	Arklity Lake 10 August 1962	Żabieniec 15 August 1968
2	Host species and age*	<i>Aristichthys nobilis</i> , 1	<i>Cyprinus carpio</i> , 1	<i>Lucioperca lucioperca</i> , 1	<i>Cyprinus carpio</i> , 1	<i>Ctenopharyngodon idella</i> , 1	<i>Hypophthalmichthys nobilis</i> , 1	<i>Salvelinus fontinalis</i> , 0+	<i>Coregonus paled</i> , 0+	<i>Salvelinus[†] fontinalis</i> , 0+	<i>Aristichthys nobilis</i> , 0+	<i>Tinca tinca</i> , 1	<i>Aristichthys nobilis</i> , 0+
3	Localization	skin	skin	skin	gills	skin	skin	skin	skin and gills	skin and gills	skin and gills	skin and gills	skin and gills
4	Length of body	53.0–73.0** 60.8***	52.0–80.0 62.4	55.0–68.0 61.7	47.4–64.9 56.9	53.0–70.0 59.6	44.0–65.0 53.2	50.0–58.0 53.5	46.0–61.0 54.3	43.0–66.0 56.1	50.0–58.0 53.2	50.0–68.3 58.3	44.0–68.0 53.0
5	Width of body	35.0–57.0 46.7	35.0–58.0 44.9	40.0–53.0 46.6	34.0–46.4 38.9	35.0–57.0 45.2	33.0–51.0 41.1	40.0–50.0 46.3	34.0–56.0 44.8	37.0–62.0 47.6	38.0–45.0 42.2	37.5–50.0 43.6	40.0–55.0 45.0
6	Number of kineties in right system	11 11.0	11–13 12.1	10–12 11.1	10–13 11.4	11–12 11.2	10–11 10.5	10–12 10.8	10–12 10.9	10–11 10.6	8–10 9.2	8–10 8.9	9–10 9.7
7	Number of kineties in left system	11–15 12.7	11–13 12.3	11–14 12.1	12–15 13.4	11–13 11.6	9–12 10.5	11–15 13.6	11–15 13.4	12–14 13.0	10–14 12.0	11–14 11.8	10–14 12.0
8	Number of specimen examined	20	20	20	15	5	20	10	20	10	6	20	3

* Age of fish is designated as follow: 0+ — fish on first year of life (from hatching, to the first wintering), 1 — second year of life (from spring to wintering), 2 — third, 3 — fourth, 4 — fifth years of life respectively.

** Range.

*** Mean value.

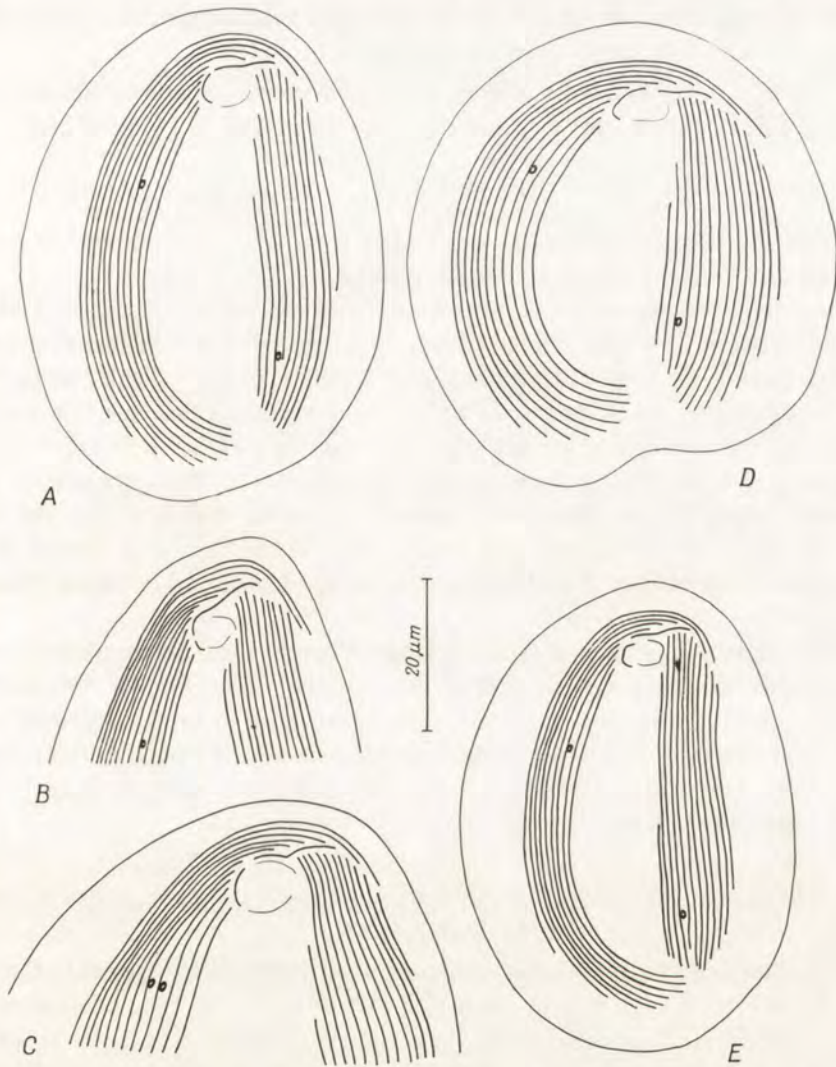


Fig. 1. *Chilodonella cyprini* (Moroff). A — specimen from *Lucioperca lucioperca*, 16 Apr. 1971, 11 kineties (6 postoral) in right and 11 in left system. B — anterior part of the specimen from *Cyprinus carpio*, 21 March 1970, 13 kineties (7 postoral) in right and 12 in left system. C — anterior part of the specimen from *Ctenopharyngodon idela*, 23 Apr. 1970, 12 kineties (6 postoral) in right and 13 in left system, double anterior pore of contractile vacuole. D — specimen from *Salvelinus fontinalis*, 17 June 1970, 11 kineties (6 postoral) in right and 14 in left system. E — specimen from *Tinca tinca*, 10 Aug. 1962, 9 kineties (4 postoral) in right and 12 in left system

observed. Around the ciliature a concentric argentophilic ring is frequently visible.

At the dorsal side of the body only one short row of cilia occurs. This row is marked x by some authors in other species of *Chilodonella*.

The macronucleus is large and oval in shape. Its structure and that of the micronucleus in our preparations was not visible.

Specimens of *Chilodonella cyprini* were numerous, sometimes abundant, on skin and gills of young fishes (fry and young specimens, up to 1 year of life).

Chilodonella hexasticha (Kiernik) (Table 2, Fig. 2, Pl. II 6–10, III, 11–12)

The ciliate body is flattened at the ventral (oral) side, oval or slightly cordate in shape. The dimensions are given in Table 2.

The ciliature of the ventral side is composed of two systems — the right and the left ones separated by a wide naked zone. In the anterior part of this zone occurs the oral opening. One short preoral row of cilia runs at front or slightly to the right from the oral cavity. Most kineties of both systems begin near this row. The numbers of kineties in the right and the left systems in various samples of ciliates are given in Table 2. The kineties lie loosely; some irregularity in their arrangement is visible in the right system. The inner kineties lie in greater distances from the others than the outer ones. The latter are usually the most tightly lying kineties in *Ch. hexasticha*. Kineties of the left system are arranged virtually in equal distances, fairly loosely.

In the right system 1 to 3 postoral kineties occur; their number being greater in specimens with greater number of kineties in this system. Farther kineties begin near the preoral row: two outermost rows begin more anteriorly surrounding at front the kineties of the left system. Virtually, all kineties of the right system reach the posterior end of the body forming a fanshaped arrangement. Only the outer row is sometimes shorter.

In the left system short rows occur at the inner side in the posterior as well as outer side in the anterior part of the body. In both these places zones of growth and new kineties formation undoubtedly occur.

Two contractile vacuoles occur in a zone of the right ciliary system in the anterior and in the left system in the posterior part of the body. They open to outside through single pores, double pores were seldom observed. The anterior vacuole pore is situated in about 1/4 of the body length from the anterior end, at the left side of the 2nd (when 5 kineties are present) or of the 3rd row (when 7 kineties occur). In the specimen with 8 kineties the pore situated at the 4th kinety has been observed. The pore of the posterior vacuole lies in about 3/4 of the body length from the anterior end, at the left side of the kinety, most frequently between the 3rd and 4th row of the left system. Sometimes, this pore is situated between the 4th and 5th row, very rarely between the 2nd and 3rd row. Correlation between the posterior pore position and the number of kineties in the left system is less clear than in the case of the anterior vacuole pore.

Frequently a concentric argentophilic ring is visible around the ventral ciliature. At the dorsal side of the body one short row of cilia is present (kinety x).

Table 2
Measurements of *Chilodonella hexasticha*, present authors material (dimensions in μm)

1	Locality and date of collection	Żabieniec 26 March 1971	Wilga 31 March 1970	Żabieniec 8-13 April 1970	Żabieniec 9 April 1970	Wilga 25 April 1971	Żabieniec 26 April 1969	Żabieniec 7 November 1970
2	Host species and age*	<i>Cyprinus carpio</i> , 2	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> , 2, 4	<i>Cyprinus carpio</i> , 2	<i>Cyprinus carpio</i> , 1	<i>Aristichthys nobilis</i> , 3	<i>Cyprinus carpio</i> , 1	<i>Cyprinus carpio</i> , 0+
3	Localization	gills	gills	skin and gills	gills	gills	gills	gills
4	Length of body	50.0-68.0** 57.3***	48.0-65.0 56.3	48.0-63.0 53.8	52.0-66.0 61.0	48.0-63.0 54.6	57.0-70.0 63.7	60
5	Width of body	40.0-61.0 48.5	34.0-59.0 46.5	35.0-50.0 44.6	35.0-50.0 42.7	35.0-50.0 42.5	40.0-58.0 51.4	53
6	Number of kineties in right system	7-8 7.1	7-8 7.1	5-7 5.3	5-8 5.5	5-7 6.2	7-8 7.1	7
7	Number of kineties in left system	8-10 8.9	8-9 8.5	6-9 7.8	7-10 8.5	7-9 7.7	7-9 8.1	8
8	Number of specimen examined	20	20	20	17	20	7	1

See notes in Table 1.

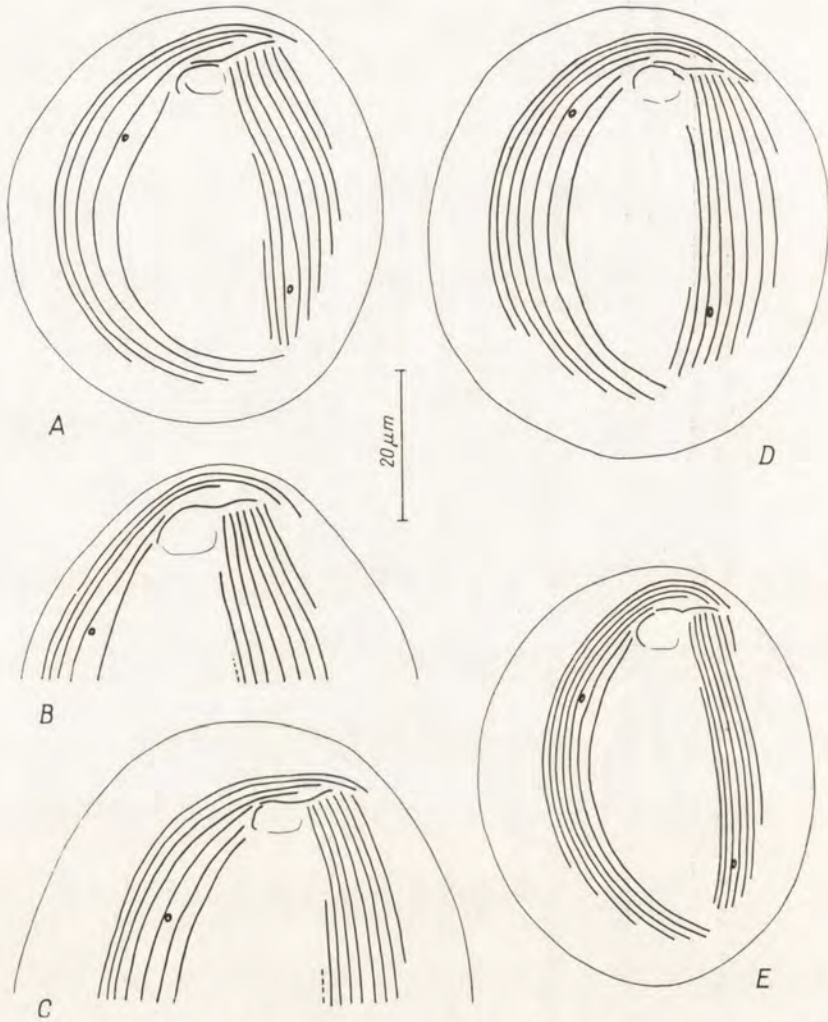


Fig. 2. *Chilodonella hexasticha* (Kiernik). A — specimen from *Cyprinus carpio*, 13 Apr. 1970, 5 kineties (one postoral) in right and 9 in left system. B — anterior part of the specimen from *C. carpio*, 13 Apr. 1970. 5 kineties (two postoral) in right and 8 in left system. C — anterior part of the specimen from *C. carpio*, 7 Nov. 1970, 7 kineties (3 postoral) in right and 9 in left system; in B and C dotted line on the inner side of the left system represent short kinety situated on the posterior part of the ciliate. D — specimen from *Hypophthalmichthys molitrix*, 31 March 1970, 7 kineties (3 postoral) in right and 9 in left system. E — specimen from *H. molitrix*, 31 March 1970, 7 kineties (two postoral) in right and 8 in left system. Kineties tightly arranged but distances between inner kineties of the right system are clearly greater

Micronucleus is large, oval. The structure of the macronucleus and of the micronucleus in our preparations was not visible.

Specimens of *Chilodonella hexasticha* were numerous, sometimes abundant, on gills, rarely on skin of older fishes (in the 2nd year of life or order).

Discussion

As it was mentioned in the introduction the main problem of the present paper is to ascertain whether *Chilodonella cyprini* (Moroff) and *Ch. hexasticha* (Kiernik) are distinct species or not. The materials collected and studied by us show that Kiernik (1909), Ten Kate (1934), Prost (1952), and others were right admitting the separateness and validity of these species.

These species differ mainly by the number of kineties, being greater in *Ch. cyprini* (Table 1) and smaller in *Ch. hexasticha* (Table 2). The number of kineties when plotted on correlation diagram of the left and the right ciliary systems gives a distinct hiatus between groups of points representing both species (Table 3).

Table 3
Number of kineties in right and left systems of *Chilodonella cyprini* and *Ch. hexasticha*, present authors material

		Left system												
		4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
Right system	4													
	5				9	14	9							
	6			2	5	7								
	7				4	17	25	7						
	8				1	2	3			1	2			
	9								11	5	3	2		
	10						1	7	4	3	9	3	2	
	11							4	14	25	18	13	8	
	12									1	11	12	2	
	13									1	2	4		
	14													

Further, the differences concern the arrangement of kineties. In *Ch. cyprini* the kineties are close one to the other, lying in nearly equal distances (Fig. 1), while in *Ch. hexasticha* the kineties are loosely arranged and the distances between them are not equal. Especially the inner kineties of the right system are outstanding, lying in much greater distances than the other kineties of both systems (Fig. 2). Contractile vacuole pores are situated at different kineties in both species. There are also some differences in the number of the postoral rows, being 5-6 in *Ch. cyprini* and only 1-3 in *Ch. hexasticha*. Another difference concerns the body shape of these ciliates but this feature is not very prominent and can not be taken into account in species determination. Great value attributed to this feature by former authors caused many mistakes in determination of these species.

Both species of chilodonellae exhibit wide specificity towards their hosts, they may occur even on the same host species. But there are some differences concern-

ing their biology, *Ch. cyprini* most frequently occurs on young fishes, on their gills and skin, while *Ch. hexasticha* occurs usually on gills of older fishes. Mixed infections rarely occur, but even in such cases one species dominates the other one. It is also probable that both species display some differences in pathogenicity towards their hosts.

In spite of the above mentioned clearly marked differences many authors voted for the identity of these species. These views will be discussed.

Roth's (1910) and André's (1912) arguments about great variability of chilodonellae can no more be regarded as actual. To a great degree they resulted from poor knowledge of the morphology of these ciliates and from imperfect methods of study used at that time. On the contrary, contemporary data on morphological variability of these species show that they are no more variable than any other species of ciliates. Besides, detail analyse of the data given by Roth and André, as well as by Schäperclaus (1934) and Krascheninnikow (1934 a, b, 1939) show that these authors had to do only with *Ch. cyprini*, so the Kiernik's description might have seem incorrect for them.

Special attention ought to the paid to the works of Bespalyj (1950) and Krascheninnikow (1952, 1953) partly based on the same materials. These authors had in their disposal abundant materials of the ciliates, collected from several fish species from the Ukraina and from aquarium fishes. Bespalyj (1950) gave the numbers of kineties in populations of ciliates from various fish specimens and found them to be very variable, while the body size of these ciliates showed only a little variability. So he came to the conclusion that he had to do with only one but highly variable species. Similar conclusions were drawn by Krascheninnikow (1952) on the base of statistical counts, in spite of the fact that he had noticed two morphologically distinct forms which he believed to be different races of *Ch. cyprini*. One of these forms, occurring on carps and other fish species except tench, is represented in his Fig 1 (specimen with 12 ciliary rows in the right and 10 in the left system) and in the diagram of variation of the kineties number in A-population (Plate 3). Second form, from tench, is represented in Fig. 2 (specimen with 7 ciliary rows in the right and 8 in the left system) and in the diagram of variation in B-population (Plate 4) (Krascheninnikow 1952). This author analysed statistically the frequency of occurrence of the total kineties number in ciliates from examined population of chilodonella taking into account individual variants of the kineties number in both ciliary systems of the ciliate body. Particular classes were designated as follows: the number of kineties of the right system was assumed as a basis and in each class designated in such way the number of kineties of the left system was arranged in an increasing order, e. g. — 5/5, 6/5, 6/6, 7/5, 7/6, 7/7, 8/5, etc. (numerator /5 designates the number of ciliary rows in the right, and the denominator /5 the number of rows in the left system). Variation curves in Plates 3 and 4 display several peaks in their course but are not interrupted (are continuous), for example in A-population the total number of kineties falls within 10 and 26. Diagrams of both compared

populations are virtually very like. On the base of such material Krascheninnikow concluded that great variability of ciliates examined by him “are best explained by assuming a mixture of different races of *Chilodonella cyprini*” (Krascheninnikow 1952 p. 297). For this author the most convincing was the fact that the variability of the kineties number in ciliates collected from individual fishes was always small, in one case even the same number was observed in all examined ciliates. This phenomenon, in his opinion, may be the best explained by occurrence of single clones or mixtures of clones on particular fish specimens. Thus, Krascheninnikow (1952, p. 299) states that “differences between each two adjoining variants are very little, so that there are no hiatuses in either. Absence of a hiatus in the progression of the variation curve, however, supports the view just expressed” and further: “It follows as a matter of course that the species described by Kiernik as *Chilodon hexastichus* (6/6) should be dropped”.

Repeated analyse of the same materials, but made with regard to the correlation between the numbers of kineties in both systems (Table 4 and 5), has shown that two groups of specimens, corresponding with two discussed species, may be distinguished in the materials of Bepalyj (1950) and of Krascheninnikow (1952) either. Similarly the drawings made by Krascheninnikow (1952) exactly correspond with two species of chilodonellae distinguished by us. The specimen represented in Fig. 1 (with 12 rows in the right and 10 in the left system) and subscribed “*Chilodonella cyprini* from carp” correspond with *Chilodonella cyprini* (Moroff), while that in Fig. 2 (with 7 rows in the right and 8 in the left system) and subscribed “*Chilodonella cyprini* from tench” corresponds with *Chilodonella hexasticha* (Kiernik). So it may be stated with certainty that in Krascheninnikow’s

Table 4

Number of kineties in right and left systems in *Chilodonella “cyprini”* according to the material of Bepalyj 1950

		Left system												
		4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
Right system	4													
	5		1											
	6			23										
	7		9	9	43									
	8		1	1	4									
	9				2									
	10				1									
	11								1	10				
	12				1		3	2	9					
	13							2	6	3				
	14									1	1			

materials the A-population, comprising the ciliates from carps and other fishes, was composed in nearly equal parts of both species *Ch. cyprini* and *Ch. hexasticha* and the B-population was composed mainly of *Ch. hexasticha* except 3 specimens (with kinety numbers 11/10, 10/12, and 12/13) which ought to be classified among *Ch. cyprini* (see Table 5).

Similarly the data concerning the numbers of kineties in chilodonellae, collected from different fish specimens (in the materials of Bespalyj 1950 and Krascheninnikow 1952, p. 298), have been analysed. These data gave the evidence that individual fishes were infected mainly by one species of these ciliates; only in few cases, on carps, small numbers of ciliates of the second species of chilodonellae were found. Detailed analysis of these data is given in Table 6 in the present paper.

One more morphological feature, described by Krascheninnikow (1953) and attributed by this author only to the form regarded by us as *Ch. hexasticha*, are argentophilic rings surrounding the ciliature. It is worthy to note that Prost (1952) observed similar rings in typical *Ch. cyprini*. We have found also such rings in both examined species (comp. Pl. I 2, 3 and Pl. III 11). Thus, this feature can not be regarded as a species character.

As a result of the above consideration we have come to the conclusion that two distinct species of chilodonellae, namely *Ch. cyprini* (Moroff) and *Ch. hexasticha* (Kiernik), occur on fishes. These species differ clearly by the number and arrangement of kineties. Basing on this conviction we have analysed all available published data (descriptions and drawings) on chilodonellae found on fishes including those comprised in textbooks on fish diseases and keys for determination of fish parasites, in order to determine to which species they may be attributed. The results of this review are given in Table 6.

Considering the data checked in the Table 6 we may state with complaint that not all chilodonellae observed on fishes may be determined due to a lack of documentation. Even a number of textbooks comprises misleading information and outdated drawings. But in many cases the identification of species was not possible and many data, which would be useful for wider characteristic of these species, ought to be omitted.

The species, *Ch. cyprini* and *Ch. hexasticha* studied by us, do not differ virtually in the body dimensions and only slightly differ in the body shape. Major differences occur in the argentophilic system and concern the arrangement of the kineties and their number as well. In the number of kineties a clear hiatus is seen, separating both species.

Both species occur on the same hosts but *Ch. cyprini* mainly on young fishes while *Ch. hexasticha* on older specimens. Both are probably widely distributed in the whole holarctic zone. The number of host species of these ciliates is probably greater than it has been ascertained in the present paper. It is proved by a wide list of fish species in which chilodonellae had been found but species identification of these ciliates was not possible (Table 6). Very probable is the occurrence of chilo-

Table 5

Number of kineties in right and left systems in *Chilodonella* "cyprini" according to the paper of Krascheninnikov 1952

Population A

from carp, *Carassius auratus*, *Leuciscus idus*, *Gambusia* sp., trout and telescope fish

		Left system													
		4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15		
Right system	4														
	5		1												
	6		1	17											
	7		6	7	43										
	8		1	1	4										
	9			2	2										
	10				1										
	11								1						
	12				1		3	3*	9						
	13							3	6	3					
	14									1	1				

Population B

from tench

		Left system													
		4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15		
Right system	4	1													
	5	1	14	7	5										
	6			56	6										
	7			4	14	6*									
	8			1		6									
	9														
	10										1				
	11								1						
	12											1			
	13														
	14														

* Specimens shown in Figures 1 and 2 by Krascheninnikov 1952 — represented populations A and B respectively.

Tab
A critical review of the chilo

Author	Name used	Host and locality	Measurements	
			length	width
Moroff 1902	<i>Chilodon cyprini</i> sp. n.	Carp Munich, FRG	50-70	30-40
Hofer 1903	<i>Chilodon cyprini</i>	Carp and gold fishes	—	—
Hofer 1906	<i>Chilodon cyprini</i>	Carp, cyprinid fishes especially <i>Carassius auratus</i> originating from Italy	50-70	30-40
Kiernik 1909	<i>Chilodon hexastichus</i> sp. n.	Tench, <i>Tinca vulgaris</i> Environs of Kraków, Poland	42-54	34-42
Roth 1910	<i>Chilodon cyprini</i>	Carp and gold fishes	—	—
André 1912	<i>Chilodon cyprini</i>	<i>Carassius auratus</i> , Geneva, fishes originated from Italy	40-60	—
Plehn 1924	<i>Chilodon cyprini</i>	Carp, trout and aquarium fishes	70	40
Scheuring in Plehn 1924, Fig. 40	<i>Chilodon cyprini</i>	—	—	—
Moore 1925	<i>Chilodon cyprini</i>	Gold fishes, trout. Fish hatcheries in the State of New York, USA	—	—
	<i>Chilodon truttiae</i>	—, —	83*	63*
Zassuchin 1928	<i>Chilodon cyprini</i>	Tadpoles of <i>Pelobates fuscus</i> and <i>Rana esculenta</i> . Biological Station at Oka, near Murom, USSR	—	—
Ten Kate 1931	<i>Chilodon cyprini</i>	Carp Munich, FRG	40-64 (56)	32-51 (43)
Dogiel 1932	<i>Chilodon cyprini</i>	Carp and trout USSR	50	40
Dogiel and Petrushevsky 1933	<i>Chilodon cyprini</i>	<i>Esox lucius</i> and <i>Pungitius pungitius</i> . Outlet of Neva, USSR	—	—

le 6

donellae occurring on fishes

Ciliature		Comments	Proper name
right system	left system		
uniform		Description and drawing not quite correct, but cordate body shape and dense ciliature distinguish this species from other chilodonellae from fishes and allow to identify <i>Ch. cyprini</i> in the actual sense with that by Moroff.	<i>Chilodonella cyprini</i>
—	—	Description and drawing after Moroff 1902. The author had also own material, at least from gold fishes, but he did not account any differences in comparison with Moroff's material.	<i>Chilodonella cyprini</i>
—	—		
6	6	Description and drawings correct and accurate. Distinctness of this species from <i>Ch. cyprini</i> described by Moroff, is without doubts.	<i>Chilodonella hexasticha</i>
totally ca. 30		Description and drawings after Moroff, 1902, with fault, but the Roth's material corresponded with that of Moroff.	<i>Chilodonella cyprini</i>
8-15	slightly less	Description and drawing correct, species determination without doubts.	<i>Chilodonella cyprini</i>
—	—	Description based on old data, mainly those of Moroff 1902.	<i>Chilodonella cyprini</i>
11 or 12	12 or 13	Protographs excellent, species determination without doubts.	<i>Chilodonella cyprini</i>
—	—	Lack of precise description but some data as heart-shaped form of the body (Fig. 1) and occurrence on young fishes show that most probably the ciliates belong to <i>Ch. cyprini</i> .	<i>Chilodonella cyprini?</i>
11*	11-12*	Lack of precise description. Status of the species can not be precised any further study.	<i>Chilodonella truttae?</i>
—	—	Lack of description and any other documentation. Occurrence of fish chilodonellae on tadpoles ought to be ascertained.	?
14-16	12 and 8	Description and original drawings show that the author to do with <i>Ch. cyprini</i> .	<i>Chilodonella cyprini</i>
—	—	Ciliature not taken into account in the description of species. Drawing, according to Davis, represents <i>Ch. cyprini</i> .	<i>Chilodonella cyprini?</i>
—	—	Lack of description, species identification impossible.	?

Author	Name used	Host and locality	Measurements	
			length	width
Jirovec 1934	<i>Chilodon cyprini</i>	Carp and trout Czechoslovakia	—	—
Schäperclaus 1934	<i>Chilodon cyprini</i>	Trout and carp Eberswalde, FRG	41–63 (58)	30–49 (45)
Krascheninnikow 1934	<i>Chilodonella</i> (= <i>Chilodon</i>) <i>cyprini</i>	Young carp, gold fishes. Environs of Kiev, Ukr. SSR	45.0–71.3 (62.6)	38.0–57.6 (47.7)
Krascheninnikow 1936	<i>Chilodonella cyprini</i>	Material as above	—	—
Novikova 1936	<i>Chilodon cyprini</i>	<i>Cyprinus carpio</i> from fish ponds, <i>Osmerus esperlanus esperlanus</i> m. <i>spirinchus</i> Dembolovskie, Vele and Valdaj- skoje Lakes, environs of Lenin- grad, USSR	—	—
Krascheninnikow 1939	<i>Chilodonella cyprini</i>	Carp Environs of Kiev, Ukr. SSR	—	—
Davis 1946	<i>Chilodon cyprini</i>	Trout USA	—	—
Ljajman 1946	<i>Chilodon cyprini</i>	Carp, 0–5 years of age USSR	—	—
Fantham and Porter 1948	<i>Chilodon den- tatus</i>	<i>Micropterus dolomieni</i> , <i>Bufo</i> and <i>Rana</i> sp. sp. Environs of Montreal, Canada	—	—
Fantham and Porter 1950	<i>Chilodon cyprini</i> var. <i>serpentis</i>	<i>Ablabophis rufulus</i> , <i>Boaedon li- neatum</i> , <i>Trimerophinus tritaenia- tus</i> , <i>Naja nivea</i> Environs of Port Elizabeth, South Africa	40–56	25–35.5

Ciliature		Comments	Proper name
right system	left system		
—	—	Basing on the drawing, mainly on the body shape, the ciliate belongs to <i>Ch. cyprini</i> .	<i>Chilodonella cyprini</i>
10-14	10-14	Description and drawings (Abb. 2-4) allow to identificate the species without doubts.	<i>Chilodonella cyprini</i>
10-12 (11.2)	10-12 (11.4)	Description and all drawings and photographs represent typical <i>Ch. cyprini</i> . The same description and illustrations are given in the Ukrainian version of the paper (Krascheninnikow 1934 b).	<i>Chilodonella cyprini</i>
—	—	The nuclear apparatus is described. Description and drawings (body shape) show that the author had to do with <i>Ch. cyprini</i> .	<i>Chilodonella cyprini</i>
—	—	Lack of description, species identification impossible.	?
—	—	Virtually the same description and materials are given as in the former papers (Krascheninnikow 1934, 1936). The data of Bespalyj, published in 1950, are also cited.	<i>Chilodonella cyprini</i>
6	6	Details of the description — more or less heart-shaped body and the occurrence on young fishes, especially on fingerlings, allow to suppose that the author had to do with <i>Ch. cyprini</i> , while the drawing (Fig. 10 B, p. 42) represents <i>Ch. hexasticha</i> . This drawing is repeated in other works of the author. It is possible that he had both species in his materials.	<i>Chilodonella cyprini?</i> and <i>Chilodonella hexasticha</i>
—	—	Lack of description. On account of fish age both species of chilodonellae might have been found.	?
—	—	The drawing (Pl. I, fig 16) and description (“deeply incurved ciliated cytopharynx and toothed cytostome”) show that the ciliate can not be classified in the genus <i>Chilodonella</i> .	Not <i>Chilodonella!</i>
8-12 or 5 or 15	8-12 or 5 or 15	Description and drawings very inaccurate, identification of species impossible. Information about the occurrence of chilodonellae in the intestine, rectum and cloaca of snakes seems to be improbable and needs further study. To this species authors included formerly described <i>Chilodon</i> sp. Fantham, 1929, found in the rectum and cloaca of snakes <i>Trimerophinus</i>	?

Author	Name used	Host and locality	Measurements	
			length	width
Bespal'j 1950	<i>Chilodonella cyprini</i>	<i>Cyprinus carpio</i> Environs of Kiev, USSR	40.0–72.0 (53.1)	28.8–57.6 (39.2)
			55.8–72.0 (61.4)	40.0–52.8 (44.5)
		<i>Carassius auratus</i> —,,—	48.8–67.2 (52.8)	32.0–52.8 (39.5)
		<i>Leuciscus idus m. orfus</i> —,,—	43.2–56.0 (46.4)	27.2–36.8 (33.5)
		<i>Giardinus januaris</i> —,,—	40.0–54.4 (44.3)	30.4–46.4 (37.1)
		<i>Gambusia affinis</i> —,,—	43.2–56.0 (50.7)	32.0–40.0 (35.2)
		<i>Salmo trutta m. fario</i> —,,—	48.0–68.8 (59.5)	35.2–59.2 (46.2)
		<i>Cyprinus macrophthalmus</i> —,,—	43.2–60.8 (51.6)	33.6–54.4 (39.7)
		<i>Tinca tinca</i> —,,—	28.8–52.8 (41.7)	24.0–40.0 (31.6)
		<i>Xiphophorus striatus</i> —,,—	—	—
Markewitsch 1951	<i>Chilodonella cyprini</i> (syn. <i>Ch. hexasticha</i>)	Carp and other fish species Ukrainian SSR	40–70	30–58
Dubinin 1952	<i>Chilodon cyprini</i>	<i>Acipenser nudiventris</i> Fresh water part of Caspian See, USSR	—	—
Golikov and Abrosov 1952	<i>Chilodon cyprini</i>	Carp, Valdajski District Perch, Sopki Lake USSR	—	—
Prost 1952	<i>Chilodonella cyprini</i>	<i>Tinca tinca</i> , Lake in Ślesin, near Nakło, Poland	48–65	30–50
		<i>Carassius carassius</i> Lake in Molki	38–61	28–45
		<i>Cyprinus carpio</i> , Bydgoszcz, aquarium	36–48	32–34

Ciliature		Comments	Proper name
right system	left system		
		<i>tritaeniatus</i> and <i>Ablabophis rufulus</i> and the frog <i>Rana fuscigula</i> .	
5-10	5-7	Lack of drawings but the species may be identified on the base of the number of kineties given for the ciliates from each examined fish.	<i>Chilodonella hexasticha</i>
11-13	9-12	Out of 6 carps examined 3 were infected exclusively by <i>Ch. hexasticha</i> , one by <i>Ch. cyprini</i> and two showed mixed infection.	<i>Chilodonella cyprini</i>
6-8	6-7	Body dimensions and number of kineties allow to identificate the species without doubts.	<i>Chilodonella hexasticha</i>
6-8	6-7	—, —	<i>Chilodonella hexasticha</i>
7	6-7	—, —	<i>Chilodonella hexasticha</i>
7	6-7	—, —	<i>Chilodonella hexasticha</i>
13-14	11-12	—, —	<i>Chilodonella cyprini</i>
11	11	—, —	<i>Chilodonella cyprini</i>
6-7	5-6	—, —	<i>Chilodonella hexasticha</i>
—	—	Lack of description	?
11*	11*	Rough description, the drawing (from Markevitsch 1933) represents <i>Ch. cyprini</i> .	<i>Chilodonella cyprini</i>
—	—	Young specimen of host. Lack of description of ciliates, species identification impossible.	?
—	—	Lack of description and illustrations but the authors mention that the ciliates they found occurred mainly on gills of carp fry. Most probably it was <i>Ch. cyprini</i> .	<i>Chilodonella cyprini?</i>
10	11-12	Accurate description, species determination without doubts.	<i>Chilodonella cyprini</i>
10	11		
10	11?		

Author	Name used	Host and locality	Measurements	
			length	width
	<i>Chilodonella hexasticha</i>	<i>Cyprinus carpio</i> , Bydgoszcz, aquarium	28-50	20-28
Krascheninnikow 1952	<i>Chilodonella cyprini</i> Population A	Carp and other fishes (except tench), Ukrainian SSR	—	—
		Tench, Ukrainian SSR	—	—
	<i>Chilodonella cyprini</i> (from p. 298)	Carp, <i>Carassius auratus</i> , <i>Leuciscus idus</i> <i>Gambusia</i> sp. Trout, The telescope, "Krapchatka" Ukrainian SSR	—	—
		Various fish species, Ukrainian SSR	—	—
Krascheninnikow 1953	<i>Chilodonella cyprini</i>	<i>Carassius carassius</i>	—	—
		<i>Cobitis taenia</i> , <i>Misgurnus fossilis</i>	—	—
			—	—
Jirovec 1953	<i>Chilodonella cyprini</i>	Carp, tench, trout and aquarium fishes, Czechoslovakia	60-80	30-50
Dyk 1954	<i>Chilodonella cyprini</i>	Carp, tench and trout Czechoslovakia	60-80	35
Schäperclaus 154	<i>Chilodonella cyprini</i>	Carp, tench, trout and other fresh water fishes FRG	41-63 (58)	30-49 (45)
		<i>Rasbora heteromorpha</i>	36-56 (41.4)	24-38 (31.5)
Chen 1955	<i>Chilodonella</i> (<i>Chilodon</i>) <i>cyprini</i>	<i>Tenopharyngodon idellus</i> , China	40-60 (49)	25-46.6 (30)
Chen 1955 in Bychowsky 1962	<i>Chilodonella cyprini</i>	—	—	—

Ciliature		Comments	Proper name
right system	left system		
8 (?)	6	Precise description and drawings, species determination without doubts.	<i>Chilodonella hexasticha</i>
5-10	5-7	Published drawings and numbers of kineties in samples of ciliates from particular examined fish sufficient for identification of the species (see Table 5).	<i>Chilodonella hexasticha</i>
11-14	7-12		<i>Chilodonella cyprini</i>
4-8	4-8		<i>Chilodonella hexasticha</i>
10-12	10-13		<i>Chilodonella cyprini</i>
—	—	Author gives the data on 7 successive population of chilodonellae from carps and single populations from other fish species on the base of his own materials and those of Bespalyj. Species composition of these ciliate is determined and their status is broadly discussed in the text of present paper.	<i>Chilodonella hexasticha</i> and <i>Chilodonella cyprini</i>
—	—	See comments above.	<i>Chilodonella hexasticha</i> and <i>Ch. cyprini</i>
4-7	4-7	Number of kineties given for the ciliates allows for species identification.	<i>Chilodonella hexasticha</i>
—	—	Lack of description, species identification impossible.	?
—	—	Rough description, not precise drawing (after Jirovec 1933) corresponding with the species <i>Ch. cyprini</i> .	<i>Chilodonella cyprini</i>
8-15	8-15	Not precise description, drawing after Jirovec 1933.	<i>Chilodonella cyprini</i>
8-15	8-15	Correct description, species determination without doubts. Figures 163 and 164 represented <i>Ch. cyprini</i> from carp.	<i>Chilodonella cyprini</i>
6 (?)	—	Incomplete description. The ciliate in Phot. 167 is probably <i>Ch. hexasticha</i> having only 6 (?) loosely arranged rows of cilia in the right system.	<i>Chilodonella hexasticha?</i>
7	9	Correct description and drawings, species identification without doubts.	<i>Chilodonella hexasticha</i>
6*	8*	The drawing (Fig. 324 A, in Bychowsky) represents <i>Ch. hexasticha</i> by the body shape and number and arrangement of kineties. This drawing is not present in the paper of Chen 1955 cited above.	<i>Chilodonella hexasticha</i>

Author	Name used	Host and locality	Measurements	
			length	width
Chen 1956	<i>Chilodonella cyprini</i>	<i>Mylopharyngodon piceus</i> China	—	—
Davis 1956	<i>Chilodon</i> sp.	Trout and other fresh water fishes, gold fishes USA	—	—
Bauer and Nikolskaja 1957	<i>Chilodonella cyprini</i> (syn. <i>Ch. hexasticha</i>)	Carp Fish ponds in Valdajski District USSR	—	—
Reichenbach-Klinke 1957	<i>Chilodonella cyprini</i>	Fresh water fishes	41–63	30–49
	<i>Chilodonella hexasticha</i>	—, —	54	42
Volf and Havelka 1958	<i>Chilodonella cyprini</i>	Carp Czechoslovakia	—	—
Ščerbina 1960	<i>Chilodonella cyprini</i>	Carp, trout and other fishes USSR	40–41	30–57
Kocylowski and Międzyński 1960	<i>Chilodonella cyprini</i> and <i>Ch. hexasticha</i>	Carp, tench Poland	—	—
Amlacher 1961	<i>Chilodonella cyprini</i>	Various fishes, among other <i>Pterophyllum scalare</i>	60	45
Jara in Amlacher 1961	<i>Chilodonella cyprini</i>	—	—	—
Reichenbach-Klinke 1962	<i>Chilodonella cyprini</i>	<i>Acerina cernua</i> Danube, Bavaria, FRG	—	—
Bychowski 1962	<i>Chilodonella cyprini</i> (syn. <i>Ch. hexasticha</i>)	Various fish species USSR	33–70	21–40
Mikhailov 1963	<i>Chilodonella cyprini</i>	<i>Salmo caspicus</i> Kura River, USSR	—	—
Smirnova, Strelkov, Timofeev and Schulman 1964	<i>Chilodonella cyprini</i>	<i>Gobio gobio</i> , <i>Carassius carassius</i> outlet of Neva River, <i>Pseudaspius leptcephalus</i> Amur River, USSR	—	—

Ciliature		Comments	Proper name
right system	left system		
7	9	Lack of drawing, number of kineties show on <i>Ch. hexasticha</i> .	<i>Chilodonella hexasticha</i>
6*	6*	Lack of precise description. The drawing (Fig. 7) represents <i>Ch. hexasticha</i> by the number and arrangement of kineties.	<i>Chilodonella hexasticha</i>
12*	10*	Lack of precise description, the drawing (Fig. 1) represents <i>Ch. cyprini</i> . This drawing, slightly changed, was reprinted by Bauer 1958 (Fig. 22), Bauer 1959 (Fig. 2). Bychowsky 1962 (Fig. 324 B) and Osmanov 1971 (Fig. 36).	<i>Chilodonella cyprini</i>
8-15	8-15	Inaccurate description, drawing (Fig. 31) after Moroff 1902.	<i>Chilodonella cyprini</i>
5*	5*	The drawing (Fig. 32) represents <i>Ch. uncinata</i> by the body shape, especially of the anterior end, and arrangement of kineties at periphery. This species may occur sporadically on fish beside other nonspecific ciliates (Migala and Kazubski 1972).	<i>Chilodonella uncinata</i>
11	13	Drawing not precise but identification of species is possible.	<i>Chilodonella cyprini</i>
10-12	10-12	Description incomplete but contains the data sufficient for identification of species. Drawing after Bauer and Nikolskaja 1957.	<i>Chilodonella cyprini</i>
—	—	Drawings and measurements of both species of chilodonellae according to Prost 1952. Original photograph (Fig. 130) represents <i>Ch. cyprini</i> (number of kineties 12? and 11?).	<i>Chilodonella cyprini</i> and <i>Ch. hexasticha</i>
8-15	8-15	Rough description and illustrations concerning <i>Ch. cyprini</i> .	<i>Chilodonella cyprini</i>
10*	12*	The ciliate in photograph (Taf. 1 b) represents <i>Ch. cyprini</i> . Species determination without doubts.	<i>Chilodonella cyprini</i>
—	—	Lack of description and drawings. Species identification impossible.	?
—	—	Rough description conforming with both species. Fig. 324 A represents <i>Ch. hexasticha</i> , Fig. 324 B — <i>Ch. cyprini</i>	<i>Chilodonella hexasticha</i> and <i>Ch. cyprini</i>
—	—	Lack of description and drawings.	?
—	—	Lack of description and drawings.	?

Author	Name used	Host and locality	Measurements	
			length	width
Gogebašvili and Kandilov 1964	<i>Chilodonella cyprini</i>	<i>Varicorhinus copoëta</i> Basin of Kura River, USSR	—	—
Kandilov 1964	<i>Chilodonella cyprini</i>	<i>Rutilus rutilus caspicus natio ku- rensis</i> Kura River, USSR	—	—
Bajljozov, Savov and Yankov 1964	<i>Chilodonella cyprini</i>	<i>Cyprinus carpio</i> , <i>Salmo irideus</i> Bulgaria	—	—
Lucky 1965	<i>Chilodonella cyprini</i>	Carp fry Moravia, Czechoslovakia	—	—
Reichenbach- Klinke and Elkan 1965	<i>Chilodonella cyprini</i> and <i>Ch. hexasticha</i>	Fresh water fishes	—	—
Reichenbach- Klinke 1966	<i>Chilodonella cyprini</i>	Fresh water fishes	—	—
	<i>Chilodonella hexasticha</i>	—, —	—	—
	<i>Chilodon</i> sp.	—, —	—	—
Gogebašvili 1966	<i>Chilodonella cyprini</i>	<i>Varicorhinus capoëta</i> , <i>Barbus ca- pito</i> , <i>Chalcalburnus chalcoides</i> , <i>Alburnus filipi</i> , <i>Nemachilus brandt</i> , <i>Cobitis aurata</i> Georgian part of Kura River, USSR	—	—
Duijn 1967	<i>Chilodonella cyprini</i>	Various fresh water fishes	40–70	30–50
	<i>Chilodonella hexasticha</i>	—, —	42–54	34–42
Hoffman 1967	<i>Chilodonella cyprini</i>	Trout and other fishes USA	50–70	—
Bauer, Musse- lius and Strel- kov 1969	<i>Chilodonella cyprini</i>	Carp and other pond fishes USSR	45–70	38–57
Ergens and Lom 1970	<i>Chilodonella cyprini</i> (syn. <i>Ch. hexasticha</i>)	Numerous species of fresh water fishes, Czechoslovakia	30–70	20–40

Ciliature		Comments	Proper name
right system	left system		
—	—	Lack of description and drawings.	?
—	—	Lack of description and drawings.	?
—	—	Lack of description and drawings.	?
—	—	Lack of description. Fig. 6 represents probably <i>Ch. cyprini</i> , while the ciliate in Phot. 4 fits well <i>Ch. hexasticha</i> having 7 kineties in the right and 7 in the left system. The same photograph is published by Dyk and Lucky 1963 (Pl. I 4).	<i>Chilodonella cyprini</i> (?) and <i>Ch. hexasticha</i>
—	—	The same description and illustrations as in Reichenbach-Klinke 1957 (see comments on p. 31)	<i>Chilodonella cyprini</i> and <i>Ch. uncinata</i>
—	—	Lack of description, drawing (Fig. 160) after Moroff 1902!	<i>Chilodonella cyprini</i>
—	—	Fig. 160. See comments on p. 31.	<i>Chilodonella uncinata</i>
5*	6*	Lack of precise description. Drawing after Davis 1953 (?). The same drawing in Davis 1946, 1956, see comments on p. 31.	<i>Chilodonella hexasticha</i>
—	—	Lack of description and drawings.	?
—	—	Descriptions and drawings according to older authors. The drawing of <i>Ch. cyprini</i> after Moroff 1902, and <i>Ch. hexasticha</i> after Kiernik 1909 and Roth 1910.	<i>Chilodonella cyprini</i>
—	—	Lack of drawing and precise description. Mentioned characters fall within the range of named species.	<i>Chilodonella hexasticha</i>
—	—	Lack of drawing and precise description. Mentioned characters fall within the range of named species.	<i>Chilodonella cyprini</i>
—	—	Description not very precise, the drawing after Volf and Havelka 1958.	<i>Chilodonella cyprini</i>
9-12	9-14	Description, drawings and photographs concern only <i>Ch. cyprini</i> . Species determination without doubts.	<i>Chilodonella cyprini</i>

Author	Name used	Host and locality	Measurements	
			length	width
Migala 1970	<i>Chilodonella cyprini</i>	<i>Cyprinus carpio</i> Poland	—	—
Grabda J. 1971	<i>Chilodonella cyprini</i>	<i>Salmo trutta trutta</i> m. <i>lacustris</i> , <i>Salmo</i> sp., <i>Esox lucius</i> , <i>Cyprinus carpio</i> , <i>Tinca tinca</i> , <i>Barbus barbus</i> , <i>Carassius carassius</i> , <i>Abramis bramae</i> Poland	—	—
	<i>Chilodonella hexasticha</i>	<i>Tinca tinca</i> , <i>Cyprinus carpio</i> Poland	—	—
Migala and Kazubski 1972	<i>Chilodonella cucullulus</i>	<i>Cyprinus carpio</i> Żabieniec and Wilga, near Warszawa, Poland	90-130 (110)	60-70
	<i>Chilodonella uncinata</i>		42	24-33
	<i>Chilodonella cyprini</i>		—	—
	<i>Chilodonella hexasticha</i>		—	—
Lahav and Sarig 1972	<i>Chilodonella</i> sp.	<i>Cyprinus carpio</i> , <i>Tilapia aurea</i> , <i>Mugil cephalus</i> Upper Galilee and Jordan Valley, Israel	—	—
Yunchis 1972	<i>Chilodonella cyprini</i>	<i>Alburnus alburnus</i> , <i>Leuciscus idus</i> Vrevo Lake, Region of Leningrad, USSR	—	—
Banina and Isakov 1972	<i>Chilodonella cyprini</i>	<i>Gasterosteus aculeatus</i> , <i>Pungitius pungitius</i> Environs of Leningrad, USSR	—	—

Numerous papers, concerning the occurrence of chilodonellae on fish, in which no description or drawings are included, The columns entitled "measurements" and "ciliature" include the ranges of variability and mean (in parentheses) The number of kineties or body dimensions calculated on the basis of drawings are designated by asterisk*. In the column entitled "comments" designation of cited figures is given in agreement with original papers. None

donella (*Ch. cyprini*?) on the skin of tadpoles but the occurrence of these protozoans in the intestine, rectum and cloaca of snakes (Fantham and Porter 1950) is rather doubtful and should be verified.

On the basis of the information on well identified findings of chilodonellae that following diagnoses of the species may be established:

Ciliature		Comments	Proper name
right system	left system		
—	—	Lack of description. Fig. 8 represents <i>Ch. cyprini</i> . Species determination correct. The same material is used in the other paper of this author (Migala 1971).	<i>Chilodonella cyprini</i>
—	—	The catalogue. Data concerning the occurrence of chilodonellae on various fish species are taken from various authors, they are not provided with descriptions or drawings, and in most cases need reexamination.	<i>Chilodonella cyprini</i> or/and <i>Chilodonella hexasticha</i>
—	—	The catalogue. Data concerning <i>Ch. hexasticha</i> are taken from Kiernik 1909 and Prost 1952.	<i>Chilodonella hexasticha</i>
17-20 (18-19)		Correct description, species determination unquestionable.	<i>Chilodonella cucullulus</i>
5	5	Correct description, species determination unquestionable	<i>Chilodonella uncinata</i>
—	—	Description lacking, material used, as a part, in the present paper.	<i>Chilodonella cyprini</i>
—	—		<i>Chilodonella hexasticha</i>
—	—	Lack of description. Ciliates were found on young fishes so it is more probable that they were <i>Ch. cyprini</i> .	<i>Chilodonella cyprini?</i>
—	—	Lack of description. Ciliates were found on young fishes so it is more probable that they were <i>Ch. cyprini</i> .	<i>Chilodonella cyprini?</i>
—	—	Lack of description. Ciliates were found on young as well as on older (2-3 years old) sticklebacks. Their classification ought to be reexamined.	?

as well as any information about new hosts, are omitted in the present paper. given by a cited author.

of these figures is reproduced in the present paper.

Chilodonella cyprini (Moroff, 1902)

syn. *Chilodon cyprini* Moroff, 1902

Cyrtophorina — *Chlamyodontidae* flattened at the ventral (oral) side, oval or cordate in shape. Body length 30-80 µm, body width 20-62 µm. Mean body dimensions in various populations of the ciliates are as follows: length 51.6-62.6

μm , width 38.9–47.7 μm . The ciliature on the ventral body side is composed of a short preoral row and two systems of kineties — the right system composed of 7–15 kineties and the left one formed of 8–14 kineties separated by a wide naked zone. In the right system there are usually 5–6 postoral kineties. Kineties of both systems are comparatively closely arranged. Two contractile vacuoles open at the ventral side through single pores (rarely double pores occur). The anterior pore is most often situated between the 3rd and 4th kinety of the right system and the posterior one lies between the 3rd and 4th or 4th and 5th kinety of the left system. At the ventral body side a concentric argentophilic ring may be visible outside the ciliature. At the dorsal side of the body only one, very short row of cilia is present. Large oval macronucleus and single micronucleus are present.

Ch. cyprini occurs on skin and gills of young fishes, mainly in the first year of life.

The ciliate is recorded of the following fish species: *Salmo trutta* m. *fario*, *Salvelinus fontinalis*, *Coregonus peled*, *Tinca tinca*, *Ctenopharyngodon idella*, *Cyprinus carpio*, *C. macrophthalmus*, *Carassius carassius*, *C. auratus*, *Hypophthalmichthys molitrix*, *Aristichthys nobilis*, *Lucioperca lucioperca*, *Pterophyllum scalare*.

Distribution: Federal Republic of Germany, German Democratic Republic, Switzerland, Italy, Poland, Czechoslovakia, European part of the USSR and central Asiatic republics of the USSR (?).

Chilodonella hexasticha (Kiernik, 1909)

syn. *Chilodon hexastichus* Kiernik, 1909

Cyrtophorina — *Chlamyodontidae*, flattened at the ventral (oral) side, oval, rarely slightly cordate in shape. Body length 28–72 μm , body width 20–61 μm . Mean values in different population of the ciliate are as follows: length 41.4–63.7 μm , width 30.0–51.4 μm . The ciliature of the ventral body side is composed of a short preoral row and two systems of kineties — the left system consisting of 4–10 kineties and the right one of 4–10 kineties, separated by a wide naked zone. Kineties are loosely arranged, especially distant being the inner kineties of the right system. Two contractile vacuoles open through single, rarely double pores, the anterior one being situated between the 1st and 2nd or the 2nd and 3rd kinety of the right system and the posterior pore between the kineties of the left system. At the ventral body side there may be visible an argentophilic concentric ring, lying outside of the ciliature. At the dorsal body side only one, short row of cilia is present.

Large, oval or nearly round macronucleus and single small micronucleus are present.

Ch. hexasticha occurs on gills, rarely on skin of fishes, mainly on older specimens.

The species is recorded from the following hosts: *Tinca tinca*, *Malopharyngodon piceus*, *Ctenopharyngodon idella*, *Cyprinus carpio*, *Leuciscus idus* m. *orfulus*, *Carassius carassius*, *C. auratus*, *Hypophthalmichthys molitrix*, *Aristichthys nobilis*, *Giardinus januarius*, *Gambusia affinis*.

Distribution: Federal Republic of Germany, German Democratic Republic, Poland, Czechoslovakia, USSR (Ukraina), USA and China.

Summary

The problem of separateness of *Chilodonella cyprini* (Moroff) and *Ch. hexasticha* (Kiernik) have been studied on material collected from various fish species originating from different water reservoirs in Poland. The study has shown that both species, regarded by numerous authors as only one, are clearly distinct and valid ones, differing by the number of kineties and their arrangement. Moreover, these ciliates, occurring on the same fish species, display different affinities toward their hosts, depending on the age of fishes; *Ch. cyprini* occurs almost exclusively on young—while *Ch. hexasticha* on older fishes.

A critical review of hitherto published descriptions and drawings of these ciliates is made in order to elucidate their proper classification. Diagnoses of the species are given together with their geographical distribution and lists of hosts based on the identified data.

STRESZCZENIE

Na podstawie obszernego materiału z różnych gatunków ryb, pochodzących z różnych zbiorników wodnych w Polsce, przebadano odrębność gatunkową *Chilodonella cyprini* (Moroff) i *Ch. hexasticha* (Kiernik). Badania wykazały, że są to całkowicie odrębne i walidne gatunki, różniące się m. in. ułożeniem i liczbą kinet, i choć mogą występować u tych samych gatunków żywicieli *Ch. cyprini* spotykana jest głównie u ryb młodszych, a *Ch. hexasticha* pasożytuje u ryb starszych.

Przeprowadzono krytyczną analizę dotychczasowych opisów i materiału ilustracyjnego dla wyjaśnienia przynależności do jednego z dwu rozpatrywanych gatunków. Przedstawiono diagnozy obu i ustalono na podstawie zidentyfikowanych danych listę ich żywicieli i rozszedlenie.

REFERENCES

- Amlacher E. 1961: Taschenbuch der Fischkrankheiten. Gustav Fischer Verlag, Jena pp. 286.
- André E. 1912: Les Chilodontes parasites des Cyprinides. Rev. Suisse Zool., 20, 207–212.
- Bajljozov D., Savov D. and Yankov G. 1964: Paraziti po ribite v njakoi ribov'gni stopanstva. Vet.-Med Nauki, 1, 8, 49–59.
- Banina N. N. and Isakov L. S. 1972: Opyt ekologičeskogo analiza parazitofauny koljušek. Izv. Gos. naučn.-issled. Inst. ozern. i rečn. rybn. hoz., 80, 89–113.
- Bauer O. N. 1958: Parazitarnye zabojevanija ryb v prudovyh merestovo-vyrastnyh hozjajstvah i rybopitomnikah i mery bor'by s nimi. Osnovnye problemy parazitologii ryb. Izd. Leningr. Univ., 267–335.
- Bauer O. N. 1959: Ekologia parazitov presnovodnyh ryb. Izv. Gos. naučn.-issled. Inst. ozern. i rečn. rybn. hoz., 49, 1–206.
- Bauer O. N., Musselins V. A. and Strelkov J. A. 1969: Bolezni prudovyh ryb. Izd. Kolos, Moskva 1969.
- Bauer O. N. and Nikol'skaja N. P. 1957: *Chilodonella cyprini* (Moroff, 1902) ee biologija i epizootologičeskoe značenie. Izv. Vsesojuzn. naučn.-issled. Inst. ozern. i rečn. rybn. hoz., 42, 53–66.
- Bespalyj I. G. 1950: Pro minlivist' diagnostičnih oznak *Chilodonella cyprini* Moroff, 1902. Tr. Inst. Zool. A. N. Ukr. SSR, 4, 108–111.
- Bychovsky B. E. 1962: Opredelitel' parazitov presnovodnyh ryb SSSR. Izd. Akad. Nauk USSR. Moskva–Leningrad 1962, pp. 776.
- Chen Chih-len 1955: The protozoan parasites from four species of chinese pond fishes: *Ctenopharyngodon idelus*, *Mylopharyngodon piceus*, *Aristichthys nobilis*. Acta Hydrobiol. Sinica, 2, 123–164.

- Chen Chih-len 1956: The protozoan parasites from four species of chinese pond fishes: *Ctenopharyngodon idellus*, *Mylopharyngodon piceus*, *Aristichthys nobilis* and *Hypthalmichthys molitrix*. II. The protozoan parasites of *Mylopharyngodon piceus*. Acta Hydrobiol. Sinica, 1, 19-42.
- Davis H. S. 1946: Care and Diseases of Trout. Research report 12. Fish and Wildlife Service.
- Davis H. S. 1956: Culture and Diseases of Game Fishes. Part II, Parasites and Diseases of Game Fishes. Univ. Calif. Press.
- Doflein F. and Reichenov E. 1929: Lehrbuch der Protozoenkunde (5th ed) Gustav Fischer, Jena, pp. 1262.
- Doflein F. and Reichenov E. 1953: Lehrbuch der Protozoenkunde (6th ed), Gustav Fischer, Jena, pp. 1214.
- Dogiel V. A. 1932: Parazitarnye zabojevanija ryb. Sel'hoz'giz, 1-151.
- Dogiel V. A. and Petruschevsky Ju. K. 1933: Parazitofauna ryb Newskoj Guby. Tr. Leningr. Obšč. Estestospyt., 62, 366-434.
- Dubinina B. E. 1952: Parazitofauna molodi osetrovych ryb Nižnoj Volgi. Uč. Zap. LGU, ser. biol. nauk., 141 (28), 238-252.
- Duijn C. van 1966: Diseases of Fishes. Iliffe Books Ltd., London, pp. 309.
- Dyk V. 1954: Nemoci naših ryb. (2 vyd.) Nakl. ČS Akad. ved., 1-392.
- Dyk V. and Lucky Z. 1963: Rezervoary cizopasnika karpa a jiných užitek'ovych ryb. Sbornik vys. školy zemedelske v Brne. 11, 53-69.
- Ergeus R. and Lom J. 1970: Puvodci parazitarnich nemoci ryb. Academia, Praha, 1-384.
- Fantham H. B. and Porter A. 1948: The parasitic fauna of vertebrates of certain canadian fresh waters. Proc. Zool. Soc., London, 117, 609-648.
- Fantham H. B. and Porter A. 1950: The endoparasites of certain South African snakes. Proc. Zool. Soc. Lond., 120, 599-647.
- Fantham H. B. 1929: Some parasitic *Protozoa* found in South Africa XII. S. Afr. J. Sci., 26, 386-395.
- Gogebašvili I. V. 1966: Paraziticheskie prostejšie ryb r. Kury (v predelah Gruzii). Soobšč. Akad. Nauk Gruz. SSR, 33, 465-472.
- Gogebašvili I. V. and Kandilov N. M. 1964: Ekologičeskij analiz parazitofauny hramuli basejna r. Kury. Soobšč. Akad. Nauk Gruz. SSR, 34, 439-444.
- Golovkov G. A. and Abrosov V. N. 1952: Novye issledovanija pričini gibeli odnoletnih karpov' vo vremja zimovki v severnyh rajonah. Zool. Žurn. 31, 128-138.
- Grabda J. (ed.) 1971: Pasożyty kragłoustych i ryb. In: Katalog Fauny Pasożytniczey Polski. II. (eds. Grabda E., Jaczewski T. and Kazubski S. L.), PWN, Warszawa-Wrocław, pp. 304.
- Hofer B. 1903: Ein neuer Krankheitserreger bei Fischen. Allg. Fisch-Ztg., 28, 24-26.
- Hofer B. 1906: Handbuch der Fischkrankheiten. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Hoffman G. L. 1967: Parasites of North American fresh-water fishes. Univ. Calif. Press. Berkeley and Los Angeles Calif., pp. 486.
- Jirovec O. 1934: Kozohryz, cizopasník naših ryb. Rybařsky vestník, 14, 122-123.
- Jirovec O. 1953: Protozoologie. Nakl. Českoslov. Ak. Ved. Praha, 1-647.
- Kahl A. 1931: Urtiere oder *Protozoa*. I. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria), eine Bearbeitung der freilebenden und ectocommensalen Infusorien der Erde, unter Ausschluss der marinen *Tintinnidae* In: Die Tierwelt Deutschlands (ed. Dahl F.), Teil 21, 181-398.
- Kandilov N. K. 1964: Ektoparaziticheskie prostejšie ryb basejna r. Kury. Trudy Inst. Zool. A. N. Azerb. SSR, 23, 134-149.
- Kazubski S. L. 1971: Some aspects of applying the photo method for investigating the morphology of ciliates. Acta Protozool., 9, 113-114.
- Kazubski S. L. and Migała K. 1973: On the distinctness of *Chilodonella cyprini* (Moroff) and *Ch. hexasticha* (Kiernik) parasites of fishes. Progress in Protozoology. Fourth int. Congr. Protozool., Clermont-Ferrand 1973. Univ. de Clermont, 219.
- Kiernik E. 1909: *Chilodon hexastichus* sp. nov. ein auf Süßwasserfischen parasitierendes Infusorium, nebst Bemerkungen über Vakuolenhautbildung und Zellteilung. Bull. Acad. Sci., Cracovie Cl. Mot. Nat., 75-119.
- Kocylowski B. i Miączyński T. 1960: Choroby ryb i raków. PIWRiL, Warszawa, 1-418.
- Krascheninnikow S. 1934 a: Ueber die Cilienanordnung bei *Chilodonella* (= *Chilodon*) *cyprini* Moroff nebst einigen biologischen Bemerkungen. Ann. Protistol., 4, 135-148.
- Krascheninnikow S. 1934 b: Pro roztašuvannja vijok u *Chilodonella* (= *Chilodon*) *cyprini* Moroff ta dejaki biologični sposterežennja nad cim vidom. Tr. Inst. Zool. ta biol., 3, 195-204.
- Krascheninnikow S. 1936: Sposterežennja nad budovuju jadernogo aparata *Chilodonella cyprini* ta *Blepharisma* Tr. Inst. Zool. ta biol., 10, 177-200.

- Krascheninnikow S. 1939: *Chilodonella cyprini* Moroff ta poširenija c'ogo vidu na Ukraini. Tr. Nauk-Doslidnogo Inst. Rybn. Gospodarstva Ukraini, 4, 107–146.
- Krascheninnikow S. 1952: The variability of *Chilodonella cyprini* Moroff. Ann. Ukr. Acad. Art. Sci., USA, New York, 2, 293–304.
- Krascheninnikow S. 1953: The silver-line system of *Chilodonella cyprini* (Moroff). J. Morph., 92, 79–114.
- Kudo R. R. 1966: Protozoology (5th ed) Ch. Thomas Springfield. Illinois, pp. 1174.
- Lahav M. and Sarig S. 1972: Control of unicellular parasites using formalin. Bamigden, 24, 3–11.
- Ljajman E. M. 1946: Vlijanie vozrasta karpa na zaražonnost' ego parazitami. Gel'm. sbornik posv. Skrjabinu, 171–177.
- Lucky Z. 1965: Výzkum cizopasníku karpího plúdku. Sb. vys. školy zemedelske v Brne, 13, 393–426.
- Markewitsch A. P. 1951: Parazitofauna presnovodnyh ryb USSR. Izd. Akad. Nauk Ukr. SSR, Kijów.
- Migała K. 1970: Badania zewnętrznych pasożytów karpia (*Cyprinus carpio* L.) w warunkach intensyfikowania produkcji stawowej, *Protozoa*. Roczn. Nauk Rolniczych, 92, 4, 49–52.
- Migała K. 1971: Studies on natural populations of parasitic protozoa on *Cyprinus carpio* L. in pond culture. Carps in the first year of life. Acta Protozool., 8, 309–339.
- Migała K. and Kazubski S. L. 1972: Occurrence of nonspecific ciliates on carps (*Cyprinus carpio* L.) in winter ponds. Acta Protozool., 9, 329–337.
- Mikailov T. K. 1963: Parazity promyslovych ryb r. Kury. Mater. Nauch. Sess. Gel'mintol. Republik Zakavkaz. Vopr. Gel'mintofauny i Bor'by s Gel'mintoz, Čeloveka, Sel'hoz. Životn. i Rastenii (Tbilisi Oct. 28–30, 1961), 147–154.
- Moore E. 1925: Diseases of fish. Fourteenth annual report for the year 1924. New York State Conservation Commission. Legislative Document (1925) No. 29, 83–97.
- Moroff Th. 1902: *Chilodon cyprini* nov. sp. Zool. Anz., 26, 5–8.
- Novikova K. M. 1936: Patazitofauna snetki i korjuški v estestvennyh i kulturnyh usloviah. Uč. Zap. Leningr. Univ. 7 (3), 154–162.
- Osmanov S. O. 1971: Parazity ryb Uzbekistana. Izd. FAN Uzbeksk. SSR, 1–532.
- Plehn M. 1924: Praktikum der Fischkrankheiten. Stuttgart, E. Schweizerbets'sche Verlagsbuchhandlung, pp. 479.
- Prost M. 1952: Badania nad pierwotniakami pasożytnymi skrzelí ryb. II. *Chilodonella cyprini* Moroff i *Chilodonella hexasticha* Kiernik. Ann. UMCS, sect. C 8, 1–13.
- Reichenbach-Klinke H.-H. 1957: Krankheiten der Aquarienfische. Alfred Kernen Verlag, Stuttgart.
- Reichenbach-Klinke H.-H. 1962: Die Parasiten der Donaufische. Arch. Hydrobiol., Suppl. 27. Donauforschung 1, 1, 40–56.
- Reichenbach-Klinke H.-H. 1966: Krankheiten und Schädigungen der Fische. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, pp. 390.
- Reichenbach-Klinke H.-H. and Elkan E. 1965: The Principal Diseases of Lower Vertebrates. Academic Press, London–New York, pp. 600.
- Roth W. 1910: Die parasitischen Chilodontiden *Chilodon cyprini* Moroff und *Chilodon hexastichus* Kiernik. Wochenschrift für Aquarien und Terrarienkunde, 7, 6, 73–75, 89–90.
- Schäperclaus W. 1934: *Chilodon cyprini* (Moroff) als Krankheitserreger bei Forellenbrut und seine fischpathologische Bedeutung im allgemeinen. Z. Parasitenkunde, 7, 447–464.
- Schäperclaus W. 1954: Fischkrankheiten. 3 auflage, Akademie-Verlag Berlin, 1–708.
- Smirnova T. S., Strelkov Ju. A., Timofeev V. A. and Schulman S. S. 1964: Nosovye polosti kostistyh ryb kak mesto obitanija parazitov. Zool. Žurn., 43, 1649–1658.
- Ščerbina A. K. 1960: Bolezni ryb i mery bor'by s nimi. Izd. Ukr. Akad. Sel.-Hoz. Nauk, Kijów.
- Ten Kate C. G. B. 1931: Zur Kenntnis von *Chilodon cyprini* Moroff nebst systematischen bemerkungen. Arb. Ungar. Biolog. Forschungsinstitutes 4, 64–83.
- Volf F. and Havelka J. 1958: Rybařska zdravotvė. Statní zemėdėlske Nakladatelst, Praha.
- Wenyon C. M. 1926: Protozoology. A Manual for Medical Men Veterinarians and Zoologists. Vol. I and II. (eds. Bailliėre, Tindall and Cox), London, 1563 pp.
- Yunchis O. N. 1972: Formirovanie parazitofauny plotvy, uklei i jazja ozera Vrevo v pervyj god žizni. Izv. Gos. naučn.-issled. Inst. ozern. i rečn. rybn. hoz., 80, 26–74.
- [Zassuchin] Sassuchin D. 1928: Zur Frage über die ecto- und endoparasitischen Protozoen des Froschkaulquappen. Arch. Protistenk., 64, 71–92.

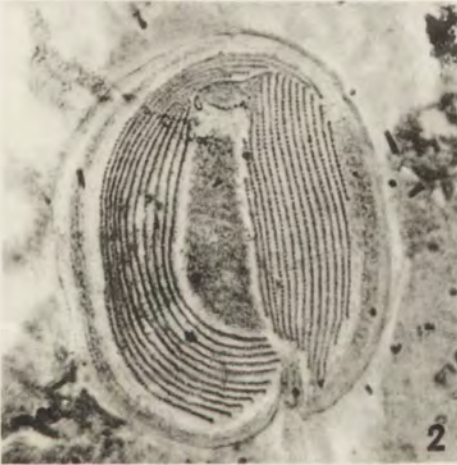
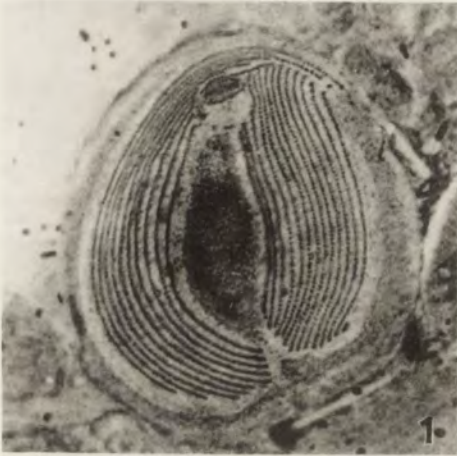
EXPLANATION OF PLATES I-III

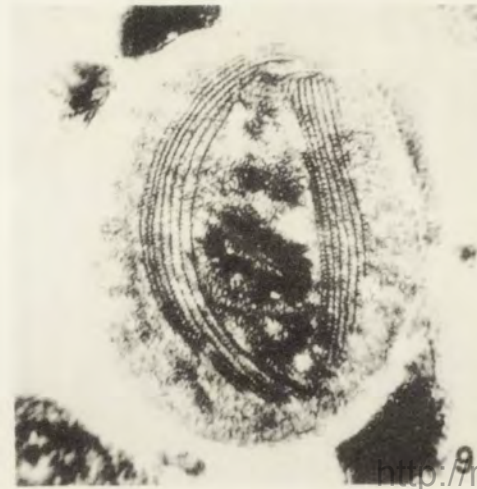
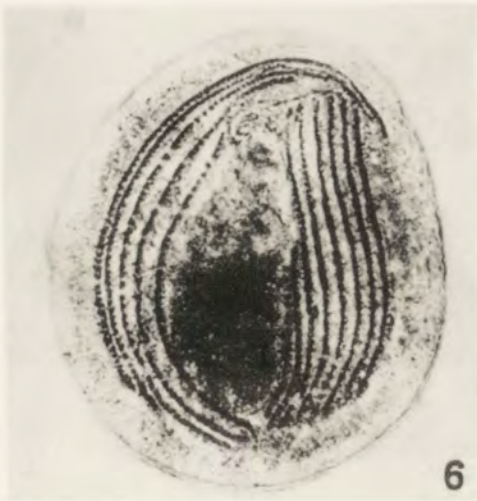
Chilodonella cyprini (Moroff)

- 1: Specimen from *Coregonus peled*, 10 June 1970, 10 kineties in right and 14 in left system, outer kinety of the left system extremely short
- 2: Specimen from *Coregonus peled*, 10 June 1970, 11 kineties in right and 14 in left system, two anterior contractile vacuole pores are visible
- 3: Specimen from *Aristichthys nobilis*, 19 March 1971, 11 kineties in right and 12 in left system. Note: in the photographs 1-3 concentric strands of argyrome are visible
- 4: Specimen from *Lucioperca lucioperca*, 16 Apr. 1971, 11 kineties in right and 12 in left system
- 5: Specimen from *Tinca tinca*, 10 Aug. 1962, 8 kineties in right and 12 in left system

Chilodonella hexasticha (Kiernik)

- 6: Specimen from *Cyprinus carpio*, 8 Apr. 1970, 5 kineties in right and 8 in left system
- 7: Specimen from *Cyprinus carpio*, 9 Apr. 1970, 5 kineties in right and 8 in left system, two inner and one outer kineties are very short
- 8: Specimen from *Cyprinus carpio*, 13 Apr. 1970, 5 kineties in right and 9 in left system
- 9: Specimen from *Hypophthalmichthys molitrix*, 31 March, 1970, 7 kineties in right and 8 in left system
- 10: Specimen from *Aristichthys nobilis*, 25 Apr. 1969, 7 kineties in right and 9 in left system
- 11: Specimen from *Cyprinus carpio*, 9 Apr. 1970, 5 kineties in right and 9 in left system, concentric strand of argyrome is well visible







J. Wynne McCOY

Biology and systematics of the ciliate genus *Cyrtolophosis* Stokes, 1885

Étude Biologique et Taxonomique
de *Cyrtolophosis* Stokes, 1885 (Ciliés Hyménostomes)

The upheavals of ciliate taxonomy have left a number of the older genera stranded among the ranks of the "unassigned". There was no home for these organisms in the taxonomic schemes (at least previous to that of Small 1967 and unpublished), which should have indicated a need for further revisions. It has not been especially heartening, either, to hear methods which have been available for forty years heralded as "modern methods". Our methods are not new; we are merely learning how to make better use of them and how to interpret the results.

Cyrtolophosis mucicola Stokes, 1885, is one of the most common of the "unassigned" ciliates. Its unique tube-dwelling habit and anterior tuft of (sometimes) curved cilia make it also one of the most easily recognized species. *C. major*, a larger form of very similar morphology, has not been reported since its description (Kahl 1926). Therefore, when *C. major* was collected from a mountain stream, the "modern" methods were applied to obtain a more thorough description. Despite certain unique features, *Cyrtolophosis* may now be placed in the Superfamily *Philasteroidea*, where it seems to make as satisfactory a fit as is currently possible.

Materials and methods

Cyrtolophosis mucicola is frequently encountered in collections from the Seattle area, several of which were used in this study (1969–1971). Other strains were obtained from a creek near Boone, Iowa (September, 1971), from Tomah Creek, Camp McCoy (U.S. Dept. Army), Wisconsin (August, 1972), and from ponds in Acadia National Park, Maine (October, 1972). This species is easily recognized by its habits. *C. major*, the only other species of this genus we have encountered, was collected once from a small brook, elevation about 1000 m, near Snoqualmie Pass, Washington (July, 1970). Both species were maintained with associated fauna in cerophyl or pea broth. *C. mucicola* was grown clonally in small plastic petri dishes, where it quickly set up a tube community on the bottom of the dish.

A useful modification of Borrer's (1968) nigrosin method involved fixation in sublimate-acetic acid solution, after which a drop containing the concentrated organisms, still in the fixative, was dropped onto an albumin-smear slide, followed by the nigrosin-Nissenbaum's fluid.

Cyrtolophosis is unusually difficult to stain by the Corliss modification (1953) of the Chatton-Lwoff procedure. The impregnation is faint and granular, while specimens of *Tetrahymena* on the same slide may be perfectly stained. When smears were allowed to air-dry with nigrosin, the cells entirely or partially disintegrated; other hymenostomes usually remain intact. When wet smears were exposed to OsO_4 fumes, the cells again disintegrated. Ordinary nigrosin smears revealed a few details, but it was necessary to use other methods which preserve the cells more adequately. Therefore, the "instant fixation" method of Párducz 1967 was used in conjunction with nigrosin for negative staining. When sufficient care is taken prior to staining, usable protargol preparations can be made using a modified protocol (Nanney and Chow, unpublished, after Jerka-Dziadosz and Frankel 1969). However, these strains carry hundreds of mucocysts which stain intensely with protargol under most conditions. With many fixatives the cells manage to discharge them partially, and with Champy's fluid, which prevents discharge effectively, they stain even more intensely.

Results

General morphology and life history

Cyrtolophosis major measures around $35 \mu\text{m} \times 15 \mu\text{m}$ in life. The cells are posteriorly rounded and bluntly pointed anteriorly. The mouth is situated in a prominent shallow groove occupying the anterior third of the cell. Although this species is not a tube-dweller it often rests while feeding, so that most of the features to be described can be seen in living specimens. Its diet consists of bacteria and very small zooflagellates.

Encystment has occurred in the Camp McCoy strain (and several others) of *C. mucicola*, in petri dish cultures to which cerophyl was added over a period of two weeks. Without subculturing, such feedings produce very high concentrations of the ciliates, after which further feeding produces no growth response. Often such a "mature" culture exhibits the "stickiness" which is characteristic of the onset of conjugation in forms such as *Tetrahymena* or *Glaucoma*, but all of our cultures so treated were clones, and no selfing conjugation occurred. When the cultures were examined a week later, numerous monogenetic resting cysts, but not ciliates were observed. The cysts are spherical, about $15 \mu\text{m}$ in diameter, with a wall thickness of about $1/2 \mu\text{m}$. Cells encyst most readily under coverslips introduced into the cultures. The cyst wall is smooth but slightly irregular. Excystment was obtained by transferring cysts deposited on coverslips into fresh cerophyl. Excystment occurred over a period of about 12 h, and the excysted cells remained immobile for several hours, after which they began establishing their mucilaginous tubes. When disturbed, the ciliates leave their tubes, but whenever food is plentiful they regain them with astonishing speed. Cysts which were allowed to dry remained viable, although excystment began more than 24 h after transfer to fresh culture medium. Dried cysts have been successfully recovered from liquid nitrogen.

Internal features

The nucleus is centrally placed and spherical, with peripheral granules visible in vivo. There is no trace of an endosome. The micronucleus is ovoid and flattened so that it is closely apposed to the macronucleus.

The contractile vacuole is about one fourth of the body length from the posterior end and is connected by a permanent, posteriorly-directed tubular canal, 3 μm long in *C. major* and somewhat shorter in *C. mucicola*, to the single ventral contractile vacuole pore (Pl. I 2, 3). Similar canals have been noted in a few hymenostomes, such as *Lembadion* and *Sathrophilus muscorum* (Kahl 1930–1935).

Cortical features

The kinetome of *C. major* consists usually of ten kineties (of 54 specimens scored for kinary number, 78% had 10 kineties, 15% had 9, 5% had 11, and 2% had 12). The kineties spiral posteriorly to the left (Pl. I 3, 4, 5). The cilia are evenly spaced, each arising from a socket-like depression, bounded by an argentophilic ring, but arising from a pair of kinetosomes. The kinetosomes are paired over the entire body surface. When single the cilium arises from the posterior basal body of each pair. Over at least part of the anterior half, the cilia occur in pairs. In vivo, the ciliary depressions appear as slightly refractile granules on low ridges of the pellicle. The few specimens which remained relatively intact on unfixed smears were covered with minute holes, interpreted as mucocyst pores. The pores are also seen in silver preparations, where they are arranged on numerous cross-connections between kineties (Pl. I. 5) and also between kinetids on the kineties. During stomatogenesis there is a structure which could be considered a "director meridian", a faint sinuous crease terminating at the haplokinety (see below). In our protargol preparations, this "director meridian" stains faintly. It has not been possible to trace a distinct director meridian amid the many cross-connections present on any non-dividing cell. The kinety to the right of the mouth and director meridian is numbered 1, by convention. Kinety 2 stops short of the posterior pole, where it bears the single contractile vacuole pore (CVP). The other end of kinety 2 lies on the right side of the anterior convergence region, while the anterior end of kinety 3 lies to the left side of this area. The cytoproct has not been located on any stained cell; presumably it is terminal as originally reported by Stokes 1885. Penard gives the number of kineties in *C. mucicola* as 7–8; our strains were similar except for the Camp McCoy collection, in which corticotype 9 was most common.

Some protargol-stained cells (of *C. mucicola*) show clear subpellicular fibril patterns, including structures apparently corresponding to longitudinal, transverse, and postciliary fibrillar elements. There is also a second longitudinal element associated with each kinety.

In other details, *C. mucicola* is very similar to *C. major*. The CVP is again on kinety 2. The ciliation is more sparse, and the cell is more fusiform. The tube-dwelling habit of *C. mucicola* seems not to be shared by *C. major*.

Buccal apparatus

The buccal apparatus of the interphase cell was examined in both species and appears identical in the two. The buccal area is a broadly rounded, irregular triangle, with the anterior vertex displaced to the right, almost in line with the right posterior vertex. The cytostome is seen as a circle near the left posterior vertex in some silver preparations. The buccal cavity is located in a median depression extending posteriorly about 1/3 of the body length from the anterior pole.

A haplokinety of two segments is visible on the right lip of the buccal cavity, extending to the anterior pole. From the anterior pole back to the buccal cavity, the haplokinety (segment "a") bears long, fine cilia which appear to function much like the somatic ciliature in creating a current into the buccal cavity during feeding. This structure is the "anterior tuft". Beyond a minute gap, segment "b" follows the border of the buccal cavity nearly to its longitudinal midline and bears heavy cilia on its right side in addition of fine cilia on its left side, together forming the paroral membrane, visible *in vivo*. This unusual arrangement is shown in Pl. I 1, in which the plane of focus is slightly above the points of insertion of the cilia. An argentophilic crease connects the haplokinety with kinety 9, in a typical cell with 10 kineties. There is no trace of a "protargol-positive patch", such as that reported for the loxocephalids (Small 1967, although Peck 1971 reports its absence there, too).

On the left slope of the buccal cavity is a polykinety structure of compound organization, consisting of four minute polykineties, which bear cilia visible *in vivo* as a metachronous field. From the cytostome to the apex of the triangular aperture extends a column of argentophilic granules which are seen only in Chatton-Lwoff preparations (Pl. I 7, II 8). They are not mucocysts and no structure appears here in protargol preparations. They could be parasomal sacs, a possibility which would raise questions as to their function, if any.

This assemblage of mouthparts is of novel arrangement, and would warrant the resurrection of the Family *Cyrtolophosiidae* Stokes, 1888, even without the other unusual features described below.

Stomatogenesis

In addition to the few specimens from the collections of 1969–1971 which gave limited information on the question of morphogenesis, we have available several preparations from the material of 1972, stained mainly with protargol. The accompanying plates (Pl. II, 9–16) illustrate that these preparations require some patience in interpretation, due to the heavy background of discharging mucocysts. Most of the stages in stomatogenesis can be seen, and some of the gaps can be filled in from the earlier Chatton-Lwoff and nigrosin material, which tends to be more flattened and therefore more accessible under the microscope.

The earliest indication of the onset of stomatogenesis is the replication of the kinetids. A new kinetosome appears anteriorly to each kinetosome of the somatic ciliature, beginning at the equator of the cell and mainly in the kineties of the right side. The posterior sections of kineties 1-5 also replicate very early, followed immediately by the appearance of a distinct curvature in these kineties along an axis running approximately posterior from the haplokinety. The curved parts of these kineties then take the wholly unexpected step of transforming into the opisthe anlage! The polykinetal anlagen (five of them) differentiate first, followed by segments of the haplokinetal anlagen which are associated at first with at least four meridians (1-4). Differentiation occurs directly from distinct segments of these kineties. The fifth "polykinetal" anlage consists of only 3-4 kinetosomes when complete, although more kinetosomes are used in its formation. The polykinetal anlagen migrate slightly so that they are aligned along the cell's longitudinal axis. The haplokinetal anlagen undergo a rotation approximately 90° clockwise (from the ciliate's viewpoint), and then fuse to form a single haplokinetal anlage, the anterior portion of which next arches around in front of the first polykinetal anlage (this sequence is illustrated in Pl. II 9-15). At this time the macronucleus, with the micronucleus still attached, elongates in amitotic division. A "director meridian" appears, running from the parental haplokinety to the middle of kinety 1(!), at which point the proter CVP is formed, continuing thence to the opisthe anlage, and finally to the parental CVP, which at this time is directly posterior to the opisthe anlage, not in association with any somatic kinety. The peculiar column of argento-philic granules appears in the opisthe as the haplokinety is assembled.

As the opisthe anlage nears completion, the parental buccal apparatus dedifferentiates (Pl. II 16), so that a structure very much like the opisthe anlage results. The fifth polykinetal anlage appears in the proter in its completed form, 3-4 kinetosomes. The opisthe anlage migrates forward and the kineties rearrange around it in preparation for cytokinesis. When the opisthe anlage is formed, parental kinety 1 is transected by it, and a segment of that kinety appears behind the anlage. After the anlage migrates forward to the middle of the cell, it is kinety n which is transected, while kinety 1 reappears intact on the anlage's right. The opisthe CVP, too, is thereby associated with kinety 1. While the cell constricts in cytokinesis, the daughter cells become progressively more twisted with respect to each other about the fission furrow. On silver-stained cells the secondary meridians can often be followed to show that the daughter cells are out of register by up to two kineties. The daughter nuclei remain connected by a fine strand until division is complete. The nuclei occupy the extreme poles of the dividing cell. After the cells separate, the buccal apparatus develops in its mature form (resorbing the fifth polykinety) and the CVP moves in relation to the somatic kineties to assume its normal position at the end of kinety 2.

Discussion

The most recent and also most accurate account of the morphology of *C. mucicola* is Penard's description (1922). The sinistral torsion of the kineties was correctly indicated and the kineties were enumerated. The paroral membrane was described and apparently the anterior tuft of the haplokinety was recognized: (p. 118) "Les cils sétiformes qui garnissent la troncature antérieure sont mobiles, et fonctionnent tous à la fois, comme un organ unique; ils figurent une sorte de capuchon qui tantôt se referme au-dessus de la dépression buccale, et tantôt se relève en arrière". Kahl's drawing (1930-1935) shows what appears to be a caricature of the anterior tuft on kinety 1 instead of on the haplokinety. It should be noted that the cilia of the anterior parts of all the kineties may be ventrally curved, but these cilia are much shorter than those of the anterior tuft. No division figures are presented in any of the earlier works.

The stomatogenic sequence proposed here is unique in the involvement of the somatic kineties, but the stages seen do not seem to be consistent with any other interpretation. The overall pattern bears a strong resemblance to that figured for *Dexiotrichia* and *Philaster* (Small 1967, Peck 1971). Indeed, it is only with the *Philasterina* that any resemblance at all is seen. The previously-studied scuticociliates have permanent director meridians and, generally, permanent "scuticovestiges". However, the complex haplokinetal pattern and the stomatogenetic processes eliminate any possibility that *Cyrtolophosis* is actually an aberrant hymenostome, *sensu stricto*.

Nanney 1969 used the term "cortical slippage" to describe a condition in *Tetrahymena pyriformis* in which anlage formation occurred in such a way that the proter and opisthe were misaligned. In the same analysis, Nanney also noted the incidence of double opistheanlagen, forming on adjacent kineties. The observations were interpreted to mean that the axes of the cell's somatic cortex were separable from the axes used in the orientation of morphogenesis. There the evidence was decisively against "stomatogenic kineties". While the present case does not exactly qualify as "cortical slippage", we may emphasize that here, too, anlagen formation occurs in positions clearly related to the axes of the cell, and not directly related to the orientation of the kineties. For more extensive, if polemical treatment of "stomatogenic kineties", the reader is referred to the monographic reviews of Canella (1964, 1971).

There is a certain presumption about the current treatment of ciliate taxonomy and phylogenetic speculations — which was the target of Canella's scathing reviews — this presumption being expressed as a belief that the several categories of stomatogenesis now neatly defined are therefore also neatly exhibited by all related ciliates. As we are largely ignorant of stomatogenetic processes and even of their outward symptoms, the best we can do a priori is at least to grant to the ciliates the ability to accomplish division and multiplication by whatever expedients they find

necessary. In other taxa development is seen to take shortcuts or even wild deviations in an evolutionary context. When the form of an organism changes, there is no reason why a very ancient group such as the ciliates should not modify its developmental processes accordingly. And in ciliates, such modifications are to be expected particularly because "development" most often takes place in the context of a mature, differentiated cell, rather than starting with an undifferentiated ovum (*tabula rasa*). This fact is a fundamental stumbling block in the application of metazoan logic to protozoans. Even the presumed analogy of ciliate morphogenesis and metazoan ontogeny raises serious questions. We have now an instance in which the cell seems to have found it more convenient to modify its development than to elaborate a skewed opisthe anlage. It is indeed true that "once suitably provoked, any kinty could be made to support stomatogenesis" (Frankel 1960, p. 188), such a modification need not be very difficult.

We view the construction of an opisthe anlage as an engineering problem (properly, "embryogenesis") separable in principle from its subsequent development (traditional "ontogeny"). The construction of an anlage in turn entails the problems of position and means of construction. *Cyrtolophosis* has chosen a somatic site, but uses means characteristic of the scuticociliates: direct formation of polykinetal anlagen which move as units. In the hymenostomes, on the other hand, the site may be similar (as in *Tetrahymena*), but the means of construction is "elineation" to form an extended and loosely organized kinetosomal field which includes the eventual site of the new oral apparatus, and from which the polykineties are in turn organized. We may characterize the scuticociliates by their lack of "elineation", in general, and by the small size of their "anarchic fields", which are also notably less anarchic than those of the hymenostomes. Instead of elaborating a long field, individual polykinetal units are constructed and then moved into position. They may be subsequently fragmented or integrated into larger structures, as illustrated by such diverse forms as *Pleuronema*, *Cyrtolophosis*, and *Pseudocohnilembus*. The scuticociliates give the curious impression of an exercise in squad drill, which is absent in the hymenostomes.

Systematic status of *Cyrtolophosis* Stokes, 1885

In spite of the fact that the director meridian is absent from the interphase cell, the type of anlage seen and the organization of the haplokinety seem most similar to the "scuticociliate" genera. To date, all the scuticociliates examined have had at least the anterior portions of their ciliature arising from double kinetosomes. The anlage itself corresponds approximately to that of the Suborder *Philasterina* (Small 1967), but its origin is very different. Since the final anlage has little obvious functional significance and since it is of a distinctive type found hitherto only in this suborder, we consider the similarity as evidence of relationship. That the fifth polykinety of the opisthe actually differentiates to mimic its homologue in the proter, only to vanish soon after, is a tantalizing whisper of phylogeny. This

element is of course the "scuticus" found during stomatogenesis of all scuticociliates, but in this instance formed without any "whiplash" effect. The infraciliature of the metachronous field formed by the several polykineties recalls similar formations in the *Philasteroidea* (*Paranophrys*, *Parauronema*, *Porpostoma*, etc. — unpublished observations, and Small 1967 and unpublished), and differs from the *Pseudocohnilemboidea*. Currently, the *Philasteroidea* seem to be rather heterogeneous, but still quite distinct from the other superfamilies. The *Loxocephaloidea* all have pseudo-tetrahymenine polykinetal organization, plus a postoral kinety formed from "vestiges" of the polykinetal fields. These features are not found in *Cyrtolophosis*, in spite of a resemblance during the "scuticus" stage. The assignment of *Cyrtolophosis* to the *Loxocephaloidea* would seriously increase the heterogeneity of the latter. None of the existing families (*Philasteridae*, *Uronematidae*, *Cohnilembidae*, and the two families limited to sea-urchin commensals) share the significant diagnostic features including buccal organization, socketed cilia, tubular excretory canal, and the intermittent "director meridian", so that the genus must be assigned at least to a separate family. Therefore, the assignment to the Superfamily *Philasteroidea* of the Family *Cyrtolophosiidae* Stokes, 1888, seems warranted, with *Cyrtolophosis* as the sole known genus. Until more of the "unassigned" forms are dealt with, this is the most conservative assignment possible. The genus was included by Kahl 1930–1935 in his Family *Frontoniidae*, and subsequently removed from it by Corliss 1961 who recognized that it did not obviously fit into any current taxonomic family. In the end, we have returned to Stokes' original taxonomic judgement, and all investigators agree on the uniqueness of *Cyrtolophosis*.

The species included by Kahl 1930–1935 were divided into two "form groups" on the basis of the position of the contractile vacuole. *C. major* and *C. mucicola*, described here, constitute one form group, while the others are dubious species. A careful comparison of the descriptions of these species, especially using Watson's study (1940), leads to the following (hopeful) clarification:

1. *Cyrtolophosis musicola* Stokes, 1885
 Syn. *Balantiophorus minutus* Schewiakoff, 1889
 B. elongatus S., 1896
 C. elongatus (S.) Kahl
2. *C. major* Kahl, 1926
3. *Colpoda* sp.
 Syn. *B. minutus* of Watson 1940
4. Unidentified hymenostome not congeneric with *C. mucicola*
 Syn. *Cyrtolophosis acuta* Kahl, 1926.

The species studied by Watson appears to be a trichostomatous ciliate with 18 kineties and with much resemblance to *Colpoda*. *Colpoda* has been recovered under similar circumstances (Bradbury and Outka 1967). If Watson's figures do not correspond exactly to *Colpoda*, they are even less similar to anything else.

Typical colpodid cysts and endosomes are figured in his second paper on "*Balantiophorus*" (Watson 1944), but again no division figures are shown. Watson's figures are all mirror images (or by "right" he means "observer's right"?), and he has misnumbered the kineties, although the same error has been made many times by others working with *Colpoda*! (Continuity of silverline structures does not demonstrate that the left and right halves of a supposed kinety comprise a functional unit). Thus, his *Balantiophorus* is, if correctly figured, not a hymenostome, although it corresponds superficially to Schewiakoff's original description. It may be of some interest to note that difficulty was experienced by knowledgeable protozoologists in correctly identifying *Colpoda maupasi* collected from the intestine of a skink (Bradbury and Outka 1967).

It is not to be overlooked that the original *B. minutus* was stated by its discoverer to be synonymous with *C. mucicola*, and the description, as far as it goes, bears out that statement. The only person who saw the original *B. minutus* indicates synonymy, and we can only agree with him, when he happens to be Schewiakoff! In view of the questionable uses to which this name has been subjected, we suggest it be gracefully retired.

Other ciliates bearing the name have included diverse species now known as *Cyrtolophosis* spp., *Espejoia culex* (Smth, 1897) Kahl, 1931, and "*Pinchatia chaetophorae*" (Penard, 1922) Shibuya, 1931. It remains to be demonstrated that the latter is a valid species. The only remaining "*Balantiophorus*" (*B. bursaria* S., 1896) is clearly not congeneric with *C. mucicola* and may even be a tetrahymenid (or a *Sathrophilus*?). We wait with interest to learn the identity of the latest "*Balantiophorus*", mentioned in one of Corliss' pregnant footnotes (1971). There can be no doubt that the continued use of the name contravenes the provisions of the International Code of Zoological Nomenclature, since its type is also type for *Cyrtolophosis*, which clearly has priority.

The literature of *Balantiophorus* seems to have been inspired by the comic genius of Gilbert and Sullivan — we have dealt only with the conclusion (may there be no sequel!). Among the low points of the rest of this otherwise abysmal scenario we may cite the curious case of *Balantidium minutum* Jakobý and Schaudinn, 1899, specimens of which were soon identified by Schaudinn (Schulz 1899) as *Colpoda cucullus*. The published figures of this species were identified by Watson 1945 as his *Balantiophorus minutus*! By similar "logic", and through the useful intermediary of *B. minutus*, it would be possible to "prove" the identity and synonymy of many other small ciliates!

Acknowledgements

It is a pleasure to recognize the enthusiastic discussion and comments of Dr. Eugene B. Small, University of Maryland. Facilities of the Departments of Zoology and Genetics, University of Washington, were made available for portions of this study through the courtesy of Drs. K. L. Osterud and H. L. Roman, among others. Supported in part by NIH grant GM-07779 to Dr. D. L. Nanney.

Summary

Cyrtolophosis major and *C. mucicola* were studied by cytological methods. The somatic cilia arise from paired kinetosomes, arranged in kineties with spiral posteriorly to the left. The buccal apparatus consists of a haplokinety of two segments on the right lip of the buccal cavity, and a membranelle at the left side, consisting of four minute polykineties. Stomatogenesis is "somatic", but the completed opisthe anlage and its subsequent development place this genus in the Superfamily *Philasteroidea*. Unique features of stomatogenesis and morphology require the re-establishment of the Family *Cyrtolophosiidae* Stokes, 1888, with *Cyrtolophosis* as the sole genus.

RÉSUMÉ

De l'étude cytologique de *Cyrtolophosis major* et *C. mucicola*, ciliés peu connus, nous donnons les observations suivantes: les cinétosomes doubles portent des cils simples ou doubles, et forment des cinéties qui tournent en spirale vers la gauche et postérieure. L'appareil buccal se compose d'une haplocinétie à deux segments au bord droit de la cavité buccale, et d'une seule membranelle à gauche qui se compose elle-même de quatre petites polycinéties. La stomatogèse est «somatique»; cependant, l'anlage buccale achevée et son évolution subséquente appartiennent à la Surfamille *Philasteroidea*. Le rétablissement de la Famille *Cyrtolophosiidae* Stokes, 1888, est nécessité par des caractères uniques de la morphologie et de la stomatogène de ce genre.

REFERENCES

- Borror A. C. 1968: Nigrosin-HgCl₂-formalin; a strain-fixative for ciliates (*Protozoa, Ciliophora*). Stain. tech., 43, 289-295.
- Bradbury P. C. and Outka D. E. 1967: The structure of *Colpoda ellioti* n. sp. J. Protozool., 14, 344-348.
- Canella M. F. 1964: Structure buccali, infraciliatura, filogenesi e sistematica dei Ciliofori. Ann. Univ. Ferrara, Sez. III, Biol. An., 2, 119-188.
- Canella M. F. 1971: Sur les organelles ciliaires de l'appareil buccal des Hyménostomes et autres Ciliés. Ann. Univ. Ferrara, Sez. III, Biol. An., 3 (suppl.), 1-235.
- Corliss J. O. 1953: Silver impregnation of ciliated protozoa by the Chatton-Lwoff technique. Stain tech., 28, 97-100.
- Corliss J. O. 1961: The Ciliated *Protozoa*: Characterization, Classification, and Guide to the Literature. Pergamon Press, New York.
- Corliss J. O. 1971: Establishment of a new family (*Glaucomidae* n. fam.) in the holotrich hymenostome ciliate suborder *Tetrahymenina*, and a description of a new genus (*Epenardia* n. g.) and a new species (*Glaucoma dragescui* n. sp.) contained therein. Trans. Am. Microsc. Soc., 90, 344-362.
- Jakoby M. and Schaudinn F. 1899: Ueber zwei neue Infusorien im Darm des Menschen. Zbl. Bakt. (Abt. I), 25, 487-494.
- Jerka-Dziadosz M. and Frankel J. 1969: An analysis of the formation of ciliary primordia in the hypotrich ciliate *Urostyla weissei*. J. Protozool., 16, 612-637.
- Kahl A. 1926: Neue und wenig bekannte Formen der Holotrichen und Heterotrichen Ciliaten. Arch. Protistenk., 55, 197-438.
- Kahl A. 1930-1935: Urtriere oder *Protozoa*. I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). In: Die Tierwelt Deutschlands, (ed. Dahl F.), teile 18, 21, 25, 30. G. Fischer, Jena.
- Nanney D. L. 1969: Cortical slippage in *Tetrahymena*. J. exp. Zool., 166, 163-170.
- Párducz B. 1967: Ciliary movement and coordination in ciliates. Int. Rev. Cytol., 21, 91-128.
- Peck R. K. 1971: Fine structure, morphogenesis and interrelationships within three ciliated protozoan genera. Ph. D. Dissertation, University of Illinois, Urbana, Illinois.

- Penard E. 1922: Études sur les infusoires d'eau douce. Geneva.
- Rudzinska M. A., Jackson G. J. and Tuffrau M. 1966: The fine structure of *Colpoda maupasi* with special emphasis on food vacuoles. J. Protozool., 13, 440-459.
- Schewiakoff W. 1889: Beiträge zur Kenntniss der holotrichen Ciliaten. Bibliot. Zoologica, 5.
- Schewiakoff W. 1893: Ueber die geographische Verbreitung der Süßwasser-Protozoen. Mém. Acad. Impér. Sci. St. Pétersburg, Sér. 7, 41, 1-201.
- Schewiakoff W. 1896: Organizatziya i sistematika *Infusoria aspirotricha* (*Holotricha auctorum*). Mém. Acad. Impér. Sci. St. Pétersburg, Sér. 8, 4, 1-395.
- Schulz P. 1899: *Colpoda cucullus* im Darm des Menschen. Berl. Klin. Wschr., 36, 353.
- Small E. B. 1967: The *Scuticociliatida*, a new order of the Class Ciliatea (*Phylum Protozoa*, *Subphylum Ciliophora*). Trans. Am. Microsc. Soc., 86, 345-370.
- Stokes A. C. 1885: Some new infusoria. Am. Nat., 19, 433-443.
- Stokes A. C. 1888: A preliminary contribution toward a history of the fresh-water infusoria of the United States. J. Trenton Nat. Hist. Soc., 1, 71-319.
- Watson J. M. 1940: Studies on the morphology and bionomics of a little-known holotrichous ciliate — *Balantiophorus minutus* Schew. I. Structure and relationships. Jl. R. microsc. Soc., 60, 207-231.
- Watson J. M. 1944: Studies on the morphology and bionomics of a little-known holotrichous ciliate — *Balantiophorus minutus* Schew. II. The effect of environmental factors. Jl. R. microsc. Soc., 64, 31-67.
- Watson J. M. 1945: The identity of the ciliate *Balantidium minutum*, an alleged parasite of man. Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg., 39, 151-160.

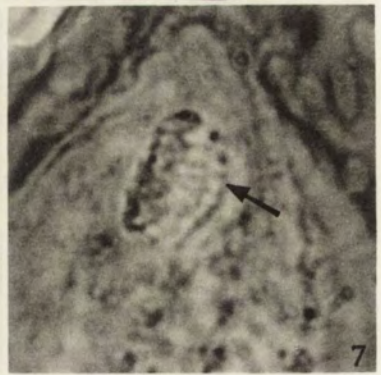
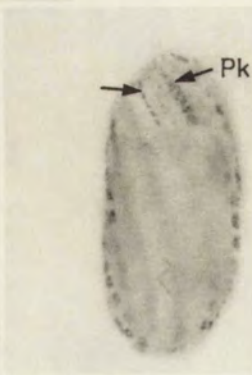
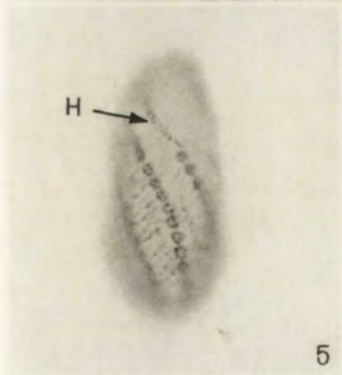
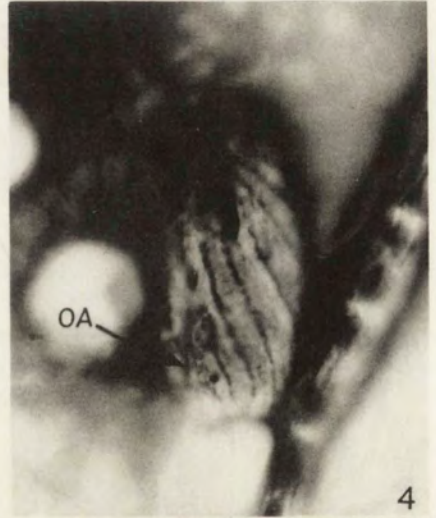
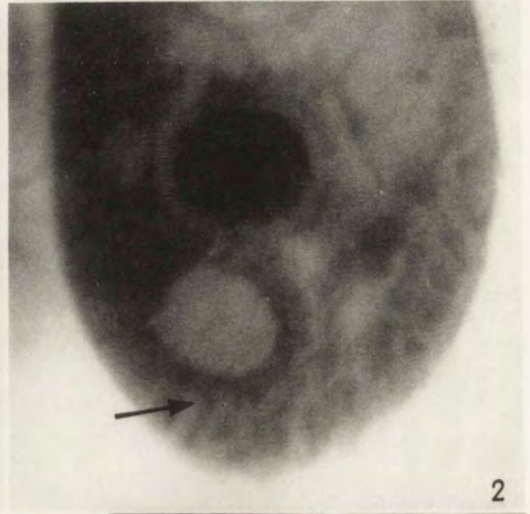
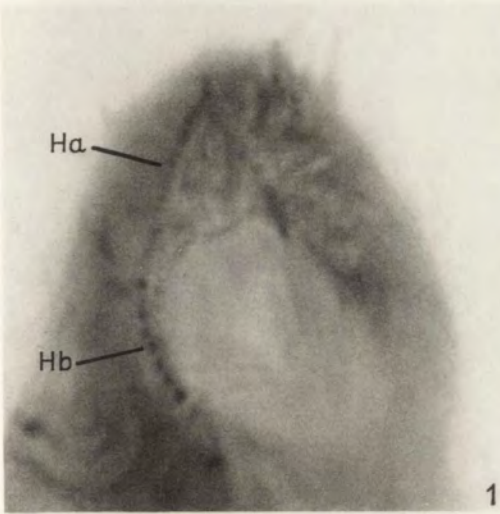
EXPLANATION OF PLATES I-II

Morphology of *Cyrtolophosis major*

- 1: Cilia of the paroral membrane, just above the level of their insertion into the cell. Cilia of segment Ha are directed outward. Heavy cilia on the right side of segment Hb are directed outward, while cilia on the left side of Hb are directed into the oral cavity. Fixation and hematoxylin stain according to Párducz 1967, 3000×
- 2: Contractile vacuole and tubular canal (arrow). Sublimate fixation, Borrer's nigrosin, 3000×
- 3: Kineties of the right side, tubular canal (arrow), and cilia, viewed through the cell. Párducz "instant" fixation, negative staining by nigrosin, 1070×
- 4: Negatively stained cell in division. Opisthe anlage (OA) is situated on kinety 1, prior to moving forward to intercept kinety 10. Both CVP's are visible. 1070×
- 5: Silver impregnated cell, showing kineties of the right side, haplokinety (H), and cross-connections between kineties. 1070×
- 6: Silver impregnated cell, showing polykinety (Pk) and column of argentophilic granules in buccal cavity (arrow). 1070×

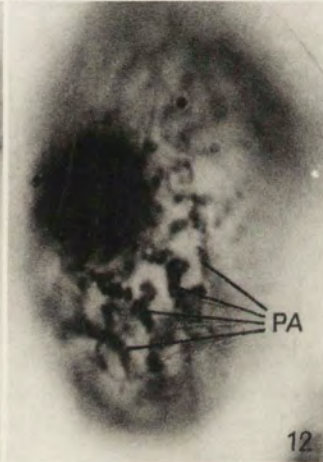
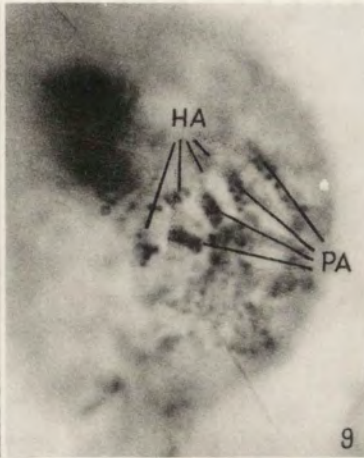
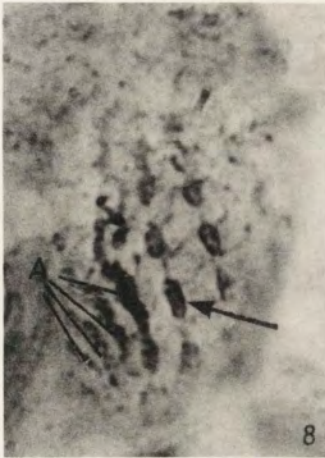
Morphology and division in *Cyrtolophosis mucicola*

- 7: Silver impregnated cell, showing polykineties, argentophilic granules (arrow), and connecting structures in buccal cavity. The haplokinety is at high focus to the (cell's) right of the granules. 2500×, viewed through the cell
 - 8: Silver impregnated cell showing first stage of division primordium (A) Argentophilic rings around adjacent kineties are elongated due to the replication of the basal bodies they surround (arrow). 2400×
- Stages in the formation of the opisthe anlage, from cells stained with protargol. All 2400×
- 9: Polykinetal anlagen (PA) and haplokinetal anlagen (HA) as they begin to migrate
 - 10: View through the cell showing PA, HA, and segments of the somatic kineties posterior to the PA (arrows)
 - 11: Cell in the same stage as that in Phot. 9
 - 12: Rotation of HA
 - 13: Formation of a single HA
 - 14: The fifth PA or scuticus (arrow). Pk's 1, 3, and 4 now consist of 3 rows of kinetosomes each
 - 15: Completed opisthe anlage and proter CVP (arrow)
 - 16: Arrangement of kinetosomes in the proter during division. The opisthe of this cell is similar to Phot. 14. 2400×



J. W. McCoy

auctor phot.



J. W. McCoy

auctor phot.

Институт Зоологии Академии Наук Азербайджанской ССР, Баку, ул. Крылова 5, СССР
и Лаборатория цитологии одноклеточных организмов, Институт Цитологии Академии Наук СССР,
Ленинград, Ф-121, пр. Маклина 32, СССР

Institute of Zoology, Academy of Sciences of the Azerbaijan SSR, Baku, Krylova 5, USSR, and Laboratory of Cytology
of Unicellular Organisms, Institute of Cytology, Academy of Sciences of the USSR, Leningrad F-121, Prospekt Maklina 32,
USSR

Ф. Г. АГАМАЛИЕВ

F. G. AGAMALIEV

Инфузории обрастаний Каспийского моря

Ciliates of the solid surface overgrowth of the Caspian Sea

На поверхности подвижных и неподвижных подводных предметов обычно происходит развитие обрастаний — водных животных и водорослей, которые снижают скорость судов, вызывают повреждения подводных гидротехнических сооружений и т. д. Изучению основных групп организмов, входящих в состав обрастаний (макрообрастаний), посвящено много работ. Однако литература по простейшим — компонентам обрастаний почти отсутствует.

Следует отметить, что простейшие (в частности, инфузории) сами по себе не имеют в обрастаниях вредного характера. Тем не менее, оседая на поверхности одними из первых, они, благодаря слизистой пленке, ими создаваемой, способствуют оседанию и развитию личинок или спор других организмов. Кроме того, простейшие несомненно играют важную роль в пищевых цепях биоценоза обрастания. В этом плане изучение инфузорий обрастаний Каспийского моря представляет значительный интерес. Поскольку это море сильно опреснено и изолировано от мирового океана, изучение указанных инфузорий интересно также в зоогеографическом и экологическом отношении.

Инфузории микробентоса Каспийского моря в настоящее время изучены довольно полно (Агамалиев 1967, 1968, 1971 а, б, 1972). Здесь нами было обнаружено свыше 300 видов инфузорий, имеющих в основном морское происхождение. Что касается инфузорий обрастаний Каспийского моря, то этот вопрос до недавнего времени не затрагивался. В 1971–1972 гг. в комплексе гидробиологических исследований, проводимых Институтом зоологии АН Азерб. ССР, нами обследовалась фауна инфузорий обрастаний восточного побережья Среднего и Южного Каспия. Был изучен их видовой состав на неподвижных подводных предметах (скалы, камни, деревянные сваи и т.п.,

талломы водорослей, гидротехнические сооружения и т.д.) и на экспериментальных стеклянных пластинках. Одновременно проводился ряд экологических наблюдений (сезонные изменения фауны, ее распределение, влияние прибойности, загрязнения и др.).

Окончательная обработка и уточнение видового состава инфузорий завершены в Лаборатории цитологии одноклеточных организмов Института цитологии АН СССР (Ленинград).

Пользуюсь случаем выразить глубокую благодарность доктору биол. наук И. Б. Райкову за помощь и ценные советы в работе.

Материал и методика

Исследования проводились в различных районах восточного побережья Среднего и Южного Каспия. Всего из обрастаний неподвижных подводных предметов было собрано (соскабливанием) и обработано около 500 проб. Кроме того, изучались суточные и сезонные изменения фауны инфузорий на экспериментальных пластинках. Для этого в море были опущены (в подвешенном состоянии) 350 стеклянных пластинок, чтобы уточнить время появления как подвижных, так и сидячих (прикрепленных) форм в различных экологических условиях. Пластинки просматривались в течение первых суток каждые 3 часа, а в дальнейшем — через каждые 24 часа, поскольку оседание подвижных инфузорий в мелководных районах просходит в первые сутки. Максимальная продолжительность нахождения пластинки в воде составляла 10 дней. Для наглядности на Рис. 1 нами приведены фотографии обросших за первые-десятые сутки экспериментальных пластинок.

Определение инфузорий производилось в основном на живом материале. Ядерный аппарат изучался на тотальных препаратах, окрашенных гемалауном. Для изучения инфрацилиатуры применялся метод серебрения Шаттона и Львова (Chatton et Lwoff 1930).

В ходе работы определялись также соленость и температура воды.

Видовой состав и распределение инфузорий

В составе фауны обрастаний восточного побережья Среднего и Южного Каспия найдено 130 видов инфузорий, относящихся к 3 подклассам и 7 отрядам (см. Таблицу 1). Из них 83 относятся к *Holotricha* и *Spirotricha*, а 47 — к *Peritricha*. Следует отметить, что почти все виды *Holotricha* и *Spirotricha* были отмечены в наших предыдущих исследованиях (Агамалиев 1967, 1971 а, б, 1972, 1973) в псаммоне, а также и в других биотопах (в водорослевом, ракушечном иле и др.) Среднего и Южного Каспия. Только 13 видов (в таблице отмечены звездочками) являются новыми для Каспийского моря. Эти виды обнаружены нами пока только в обрастаниях как на подводных предметах, так и на экспериментальных пластинках. Вполне вероятно, что в дальнейшем они могут встретиться и в микробентосе. Что касается *Peritricha*, то большинство видов этой группы впервые отмечено в Каспийском море. Правда, 11 видов из *Vorticellidae* были обнаружены нами при исследовании псаммо-

фильных инфузорий западного побережья Среднего и Южного Каспия (Агамалиев 1971).

Сравнение приведенного в таблице списка видов подвижных инфузорий с данными наших предыдущих исследований по псаммофильным инфузориям и с данными различных авторов по другим морям и районам Мирового океана показывает, что основные представители обнаруженных

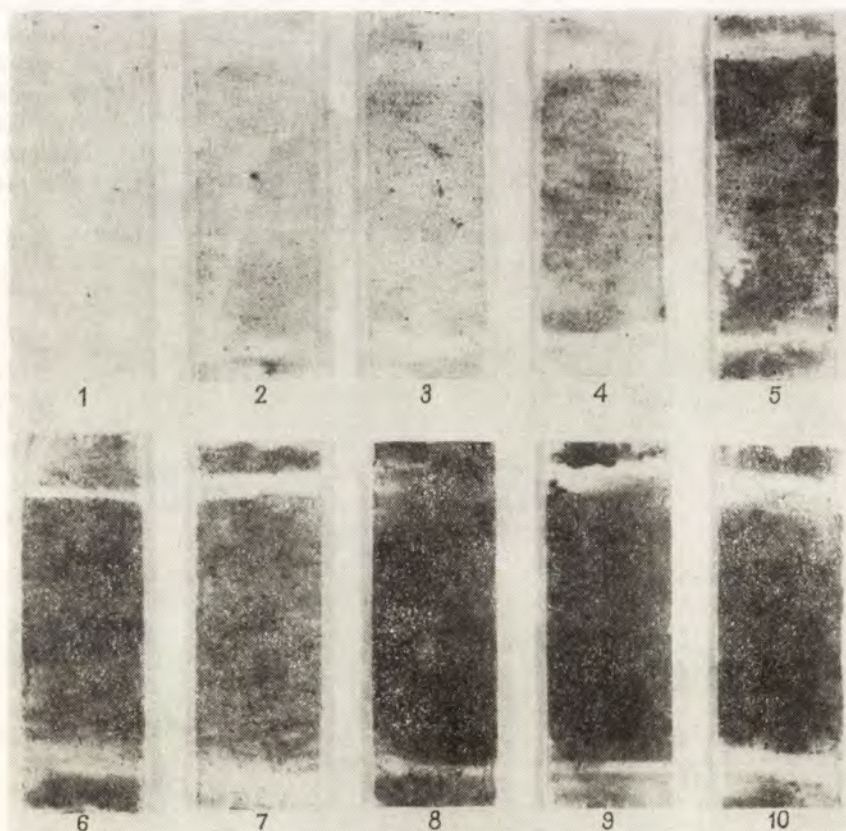


Рис. 1. Обросшие за первые-десятье сутки экспериментальные стекла в летнем сезоне 1972 г. Цифры обозначают количество дней пребывания пластинки в море

Fig. 1. Overgrowth on slides during 10 days of the experiment in summer 1972. Duration of the experiments in days is indicated by numerals

Holotricha и *Spirotricha* являются эвритопными. Однако в составе фауны обрастаний встречаются и некоторые псаммофильные (мезопоральные и эврипоральные) виды инфузорий (*Mesodinium pulex*, *Condylostoma arenarium*, *Keronopsis rubra* и др.), которые в обрастаниях также образуют массовые популяции. Кроме того, во время обработки проб из обрастаний камней, скал, а также на экспериментальных пластинках нами встречены некоторые

Таблица 1

Видовой состав инфузорий обрастаний восточного побережья Каспийского моря

Table 1

Occurrence of ciliate species in the solid surface overgrowth of the eastern coast of the Caspian Sea

Виды Species	Обрастания неподвижных предметов Overgrowth on the immobile underwater objects	Обрастания эксперимен- тальных стекло Overgrowth on the experimental glass slides
1	2	3
Subclassis <i>Holotricha</i>		
Ordo <i>Gymnostomatida</i>		
1. <i>Enchelyodon sulcatus</i> Kahl	++	—
2. <i>Enchelys marina</i> Meunier	+	+
3. <i>Lagynophrya halophila</i> Kahl	+	+
4. <i>Pseudoprorodon halophilus</i> Kahl	++	++
5. <i>Prorodon marinus</i> Fauré-Fremiet	+++	++
6. <i>P. teres</i> Ehrbg.	++	++
7. <i>Lacrymaria coronata</i> Clap. et Lachm.	++	+++
8. <i>L. cohni</i> Kent	++	++
9. <i>Chaenea robusta</i> Kahl	+	—
10. <i>Coleps similis</i> Kahl	++	+
11. <i>C. tessellatus</i> Kahl	+	+++
12. <i>Vasicola parvula</i> Kahl	++	++++
13. <i>Tracheloraphis prenanti</i> Dragesco	+++	++
14. <i>Trachelonema oligostriata</i> Raikov	++	+
15. <i>Litonotus lamella</i> Ehrbg.	+++	+
16. <i>L. cygnus</i> (O.F.M.)	++	+
17. <i>Hemiophrys filum</i> Gruber	++	+
18.** <i>H. rotunda</i> Kahl	+	++
19. <i>Loxophyllum helus</i> Stokes	++	+
20. <i>L. variabilis</i> Dragesco	+	—
21. <i>L. fasciolatum</i> Kahl	+	+
22. <i>L. uninucleatum</i> Kahl	++	++
23. <i>Mesodinium pulex</i> Clap. et Lachm.	+++	++
24. <i>Cyclotrichium cyclokaryon</i> Meunier	+	+
25. <i>Spathidium curvatum</i> Kahl	++	+
26. <i>S. extensum</i> Kahl	+	+
27.* <i>Hartmannula angustipilosa</i> Dragesco	+++	+++
28.* <i>Trochiloides recta</i> Kahl	+	++
29. <i>Dysteria monostyla</i> Ehrbg.-Stein	++	+++
30. <i>Chlamydodon mnemosyne</i> Ehrbg.	+	+
31. <i>Ch. triquetrus</i> (O.F.M.)	++	+++

	1	2	3
Ordo <i>Trichostomatida</i>			
32.*	<i>Plagiopyla cucullio</i> Wallengren	++	+
33.*	<i>P. nasuta</i> Stein	+	+
Ordo <i>Hymenostomatida</i>			
34.	<i>Paramecium calkansi</i> Woodruff	++++	++
35.	<i>Frontonia marina</i> Fab.-Dom.	++++	+++
36.	<i>Uronema marinum</i> Dujardin	+++	+++
37.*	<i>U. elegans</i> Maupas	++++	+++
38.	<i>Pleuronema coronatum</i> Kent	+++	+
39.	<i>Cyclidium bergeri</i> Agamaliev	++	++
40.	<i>C. veliferum</i> Kahl	+	+
41.	<i>Cristigera setosa</i> Kahl	+	—
Subclassis <i>Spirotricha</i>			
Ordo <i>Heterotrichida</i>			
42*.	<i>Folliculina gigantea</i> Dons	+	+++
43.*	<i>F. viridis</i> Wright	—	++
44.*	<i>F. ampulla</i> Müller	+	++++
45.*	<i>F. similis</i> Dons	—	+
46.*	<i>Pseudofolliculina melitta</i> (Laackmann)	—	++
47.	<i>Peritromus faurei</i> Kahl	—	+
48.	<i>Metopus contortus</i> Quenn.	++	+
49.**	<i>M. hyalinus</i> Kahl	++	++
50.	<i>Blepharisma clarissimum</i> Anigstein	++	+
51.	<i>Spirostomum teres</i> Clap. et Lachm.	+	—
52.	<i>Protocrucia pigerrima</i> (Cohn.)	+	++
53.	<i>Condylostoma arenarium</i> Spiegel	+++	++
54.	<i>C. arenarium</i> f. <i>proturostyla</i> Spiegel	++	++
55.*	<i>C. magnum</i> Spiegel	++	+
Ordo <i>Oligotrichida</i>			
56.	<i>Strombidium sulcatum</i> Clap. et Lachm.	+++	+
57.	<i>S. calkinsi</i> Kahl	++	—
Ordo <i>Hypotrichida</i>			
58.	<i>Holotricha manca</i> Kahl	+++	++++
59.	<i>Amphisiella milnei</i> Kahl	++	++
60.	<i>Urostrongylum caudatum</i> Kahl	+++	++
61.	<i>Trachelostyla caudata</i> Kahl	++	++
62.	<i>Oxytricha aeruginosa</i> Wrzesn.	+++	+++
63.	<i>Urostyla marina</i> Kahl	++	+
64.	<i>Keronopsis rubra</i> (Ehrbg.)	++++	++++
65.	<i>Uroleptus zignis</i> Entz.	++	+
66.	<i>Euplotes raikovi</i> Agamaliev	+++	+++
67.	<i>E. minuta</i> Yocom	+++	++
68.	<i>Euplotes crassus</i> Dujardin	+++	++
69.	<i>E. euristomus</i> var. <i>marinus</i> Agamaliev	+++	++

	1	2	3
70.	<i>E. charon</i> O. F. Müller	++++	++++
71.*	<i>E. trisulcatus</i> Kahl	++	+++
72.	<i>E. harpa</i> Stein	+++	+
73.	<i>E. zenkewitchi</i> Burkowski	++	+
74.	<i>E. balteatus</i> Dujardin	+++	++
75.	<i>E. gracilis</i> Kahl	++	+
76.	<i>Diophrys scutum</i> Dujardin	+++	++
77.	<i>D. kasymovi</i> Agamaliiev	++	—
78.	<i>Uronychia transfuga</i> O.F.M.	+++	++
79.	<i>U. heinrothi</i> v. Budd.	++	+
80.	<i>Aspidisca caspica</i> Agamaliiev	+++	+++
81.	<i>A. fusca</i> Kahl	++	+++
82.*	<i>A. aculeata</i> (Ehrbg)	+	+++
83.	<i>A. leptaspis</i> Fresenius	++	++++

Subclassis *Peritricha*

84.*	<i>Scyphidia hydrobiae</i> Kahl	+	++
85.*	<i>Paravorticella terebellae</i> (Fauré-Fremiet)	++	++++
86.*	<i>Rhabdostyla arenaria</i> Cuénot	++	+
87.*	<i>Opisthostyla sertularium</i> Kent	++	+++
88.*	<i>Epistylis calisiformis</i> Kahl	++++	++++
89.*	<i>E. vermicola</i> Kahl	+	+
90.*	<i>E. barbata</i> Gourret et Roeser	++	+++
91.*	<i>Vorticella annulata</i> Gourret et Roeser	++	+
92.*	<i>V. punctata</i> Dons	++	+
93.*	<i>V. striatula</i> Dons	+	+++
94.	<i>V. patellina</i> O. F. Müller	+++	++
95.*	<i>V. d'udekemi</i> Kahl	+	++
96.*	<i>V. claparedei</i> Andrussova	++	+++
97.*	<i>V. plicata</i> Gourret et Roeser	+	++
98.*	<i>V. striata</i> Dujardin-Kent	++	+++
99.*	<i>V. tenuinucleata</i> Dons	++	++++
100.*	<i>V. robusta</i> Dons	++	++
101.	<i>V. nebulifera</i> O. F. Müller	++	+++
102.*	<i>V. lima</i> Kahl	+++	++++
103.	<i>V. marina</i> Greff	++	+
104.*	<i>V. calisiformis</i> Kahl	++	++++
105.*	<i>V. subsphaerica</i> Dons	+	+
106.	<i>V. microstoma</i> Ehrbg	++;	+
107.	<i>V. campanula</i> Ehrbg	+	++
108.*	<i>V. cylindrica</i> Dons	++	+++
109.	<i>Zoothamnium elegans</i> d'Udekem	++	++
110.	<i>Z. marinum</i> Mereschkowsky	++	+++
111.*	<i>Z. commune</i> Kahl	+++	++++
112.*	<i>Z. duplicatum</i> Kahl	+++	+++
113.*	<i>Z. ponticum</i> Andrussova	+	++
114.*	<i>Z. nutans</i> Clap. et Lachm.	++	++
115.*	<i>Z. hidrobiae</i> Hofker	+	++

	1	2	3
116.*	<i>Z. mucedo</i> Entz	++	++++
117.*	<i>Z. dichotomum</i> Wright-Kent	+++	++++
118.	<i>Z. alternans</i> Clap. et Lachm.	++	+++
119.	<i>Z. pelagicum</i> Samsonov	+	++
120.*	<i>Carchesium gemellium</i> (O. F. Müller)	++	++
121.	<i>C. lachmanni</i> Kent	+	++
122.	<i>C. spectabile</i> Kent	+	+
123.*	<i>Carchesium</i> sp.	+	++
124.*	<i>Vaginicola crystallina</i> Entz	+	++
125.*	<i>V. amphora</i> Kahl	++	++
126.*	<i>Thuricola valvata</i> Wright	—	+
127.*	<i>Cothurnia simplex</i> Kahl	—	++
128.*	<i>C. recurva</i> Clap. et Lachm.	—	+
129.*	<i>Cothurnia cypridicola</i> Kahl	—	++
130.*	<i>Cothurnia ovalis</i> Kahl	—	+

Примечания:

Notes:

* Виды, впервые отмеченные в Каспии.

* Species found for the first time in the Caspian Sea.

** Пресноводные формы.

** Fresh-water organisms.

Условные обозначения: — вид отсутствует; + — встречается редко; ++ — умеренное количество; +++ — много; ++++ — очень много.

Designation used in the Table: — not occurring; + — rare; ++ — fairly numerous; +++ — numerous; ++++ — abundant species.

виды инфузорий, считавшиеся типично псаммофильными (микропоральными): *Pseudoprorodon halophilus*, *Tracheloraphis prenanis*, *Trachelonema oligostriata*, *Blepharisma clarissimum* и др. Их присутствие в обрастаниях безусловно не случайно.

Изучение обрастаний защищенных и открытых участков моря показало, что максимум численности инфузорий и их наибольшее видовое разнообразие характерны для защищенных от прибоя участков. Например, в Среднем Каспии разрезы Ералиево, Казахский залив и Бекдаш оказались богаче по сравнению, например, с разрезами Сагындыг, песчаный, Куули-Маяк, так как последние были более открытыми (прибойными). Здесь даже на подвешенных пластинках обнаруживались единичные экземпляры *Litonotus lamella*, *Cyclotrichium cyclocaryon*, *Cyclidium veliferum*, *Trachelostyla caudata*, *Aspidisca fusca*, *Vorticella tenuinucleata*, *V. lima*, *V. cylindrica*, *Zoothamnium dichotomum* и *Cothurnia simplex*. В Южном Каспии (восточное побережье) самыми богатыми районами оказались Красноводский, Балханский и Туркменский заливы, которые хорошо защищены от господствующих здесь ветров. В этих районах как на подводных предметах, так и на экспериментальных пластинках массовыми формами являлись *Lacrymaria coronata*, *Vasicola parvula*, *Dysteria monostyla*, *Frontonia marina*, *Uronema elegans*, *U. marinum*, *Folliculina ampulla*, *Holo-*

sticha manca, *Keronopsis rubra*, *Euplotes charon*, *Aspidisca aculeata*, *A. leptaspis*, *Paravorticella terebellae*, *Epistylis calisiformis*, *Vorticella tenuinucleata*, *V. calisiformis*, *Zoothamnium commune*, *Z. dichotomum*, *Z. duplicatum*, *Z. mucedo*.

Изучение обрастаний загрязненных районов Каспия показало, что видовое разнообразие инфузорий в них сильно падает. Однако некоторые формы, как, например, *Enchelyodon sulcatus*, *Paramecium calkinsi*, *Uronema marinum*, *U. elegans*, *Cyclidium bergeri*, *Strombidium sulcatum*, *Urostrongylum caudatum*, *Euplotes zenkewitchi*, *Aspidisca fusca*, *Vorticella microstoma*, *V. nebulifera*, *V. campanula*, *Zoothamnium alternans*, *Z. pelagicum* и др., на сваях, буях и на экспериментальных пластинках обнаруживались в большом количестве. Вероятно, указанные виды являются более устойчивыми к загрязнению формами в биоценозе обрастаний.

Обрастание экспериментальных пластинок

Регулярная обработка материала показала, что через сутки после погружения пластинки в воду на ее поверхности обнаруживаются подвижные инфузории. Самое быстрое по времени оседание инфузорий на пластинки происходило летом (в июне-июле), в наиболее защищенных районах, на глубине 0.5–1 м. В течение 6 часов первых суток на пластинках уже появились единичные экземпляры *Holosticha manca*, *Amphisiella milnei* и *Aspidisca fusca*. Сидячих же форм в это время на пластинках еще не было. Спустя еще 6 часов на пластинках появляются новые формы подвижных инфузорий, а также начинают обнаруживаться единичные экземпляры *Vorticella striata*. К концу первых суток на пластинках уже есть как подвижные, так и сидячие инфузории. В следующие дни разнообразие тех и других продолжает увеличиваться. Растет и их численность. На Рис. 2 приводится график изменения численности инфузорий за первые-десятые сутки. Видно, что в первые сутки сидячих форм инфузорий мало. Они заметно увеличиваются в числе, начиная с третьих суток. В это же время резко возрастает и численность (а также видовое разнообразие) подвижных инфузорий. Начиная с 6-х суток, численность подвижных инфузорий перестает увеличиваться, а численность сидячих продолжает расти и обгоняет численность подвижных на 8-9-е сутки (см. Рис. 2). Приостановка роста (и даже некоторое снижение численности подвижных форм на 10-е сутки) обусловлена, видимо, тем, что в этот период они становятся уже объектом питания для других организмов, оседающих на пластинке.

Наличие или отсутствие отдельных видов инфузорий на пластинках тесно связано с сезонами года, т.е. с температурным фактором. Весной 70% обнаруженных видов (на экспериментальных стеклах) составляли представители *Holotricha*. Массовыми формами здесь оказались *Prorodon teres*, *Lacrymaria coronata*, *Frontonia marina*, *Cyclidium bergeri* и *Uronema marinum*. Последние на пластинках появлялись в начале вторых суток, а на 5-6-е сутки их числен-

ность достигала 2000–3000 тыс. экз. /м². Ближе к концу опыта (на 9-е и 10-е сутки) отмечались также представители *Spirotricha*, некоторые из которых, например *Metopus contortus*, *Holosticha manca*, *Keronopsis rubra* и *Euplotes charon*, образовывали на отдельных пластинках массовые популяции. Что касается сидячих форм (*Peritricha*), то весной они обнаруживались только на третьей сутке опыта. Преобладали *Zoothamnium nutans*, *Z. alternans*, *Z. duplicatum* и *Z. dichotomum*. Спустя 2–3 дня (на 5-е и 6-е сутки) на пластинках появлялось также большое количество *Vorticella calisiformis*, *V. tenuinucleata* и *Epistylis vermicola*. Таким образом, весной максимальное развитие инфузорий на пластинках начиналось с пятых суток опыта.

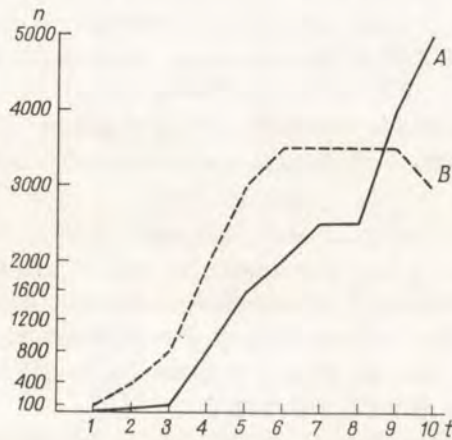


Рис. 2. Средняя численность инфузорий на экспериментальных пластинках в различные дни опыта (t) (A — сидячие формы, B — подвижные формы)

Fig. 2. Mean quantity of ciliates on slides in successive days of the experiment (t), A — sessile ciliates, B — mobile ciliates

Летом, как отмечено выше, происходило самое быстрое оседание инфузорий (в течение первых 6 часов). В это время на пластинках появлялись только подвижные формы, в основном *Hypotricha*. На вторые и последующие сутки некоторые из них (*Holosticha manca*, *Oxytricha aeruginosa*, *Aspidisca fusca*, *A. leptaspis*) образовывали массовые популяции. Одновременно на пластинках встречались одиночные экземпляры микропоральных инфузорий (*Tracheloraphis prenanti*, *Trachelonema oligostriata*). На пятые и шестые сутки встречались также *Frontonia marina*, *Condylostoma arenarium*, *Euplotes trisulcatus* и др. Далее (7–10 сутки) часто наблюдались *Chlamydodon triquetrus*, *Hemiophrys rotunda* и *Diophrys scutum*. Представители сидячих форм летом появлялись в течение 12 часов после погружения пластинки в воду. Начиная со вторых суток, эти инфузории получали большое развитие. Преобладали представители рода *Vorticella*, причем массовыми формами были *V. striata*, *V. punctata*, *V. calisi-*

formis и др. На пластинках были обнаружены также *Zoothamnium dichotomum*, *Z. nutans*, *Cothurnia simplex*, *Scyphidia hydrobiae*.

Осенью, так же как и весной, профилирующими формами являлись представители *Holotricha*. Подвижные формы инфузорий на пластинках были обнаружены в начале вторых суток. В дальнейшем (3-7-е сутки) они образовывали массовые популяции. К таким формам можно отнести *Hemiophrys filum*, *Litonotus lamella*, *Loxophyllum helus*, *Trochilioïdes recta*, *Dysteria monostyla*, *Chlamydodon triquetrus* и *Pleuronema coronatum*. Наряду с этим на отдельных пластинках были обнаружены также единичные экземпляры *Condylostoma arenarium* f. *proturostyla*, *Euplotes euryostomus* var. *marinus* и виды *Aspidisca*. На десятые сутки на пластинках было найдено только два вида подвижных инфузорий — *Chlamydodon triquetrus* и *Aspidisca aculeata*. В состав сидячих форм входило много видов *Folliculina*, отдельные экземпляры которых появлялись уже на вторые сутки. В дальнейшем (3-10-е сутки) виды *Folliculina ampulla*, *F. gigantea* и *Paravorticella terebellae* образовывали массовые популяции. Одновременно на пластинках оказалось много особей *Zoothamnium dichotomum* и *Vaginicola amphora*.

Зимой пластинки обрастали медленнее всего. Инфузории здесь появлялись только на четвертые сутки. Некоторые из них (*Cyclidium bergeri*, *Condylostoma arenarium* f. *proturostyla*, *Chlamydodon triquetrus*, *Aspidisca leptaspis*, *Folliculina ampulla*, *Vorticella punctata*, *V. lima*, *Zoothamnium duplicatum*) встречались сравнительно часто. Однако, общая численность инфузорий в течение всего опыта не превышала 100–700 тыс экз./м².

На Рис. 3 даются кривые сезонного изменения средней численности представителей трех подклассов инфузорий в обрастаниях на пластинках (экспериментальных стеклах).

Вторым важным фактором, определяющим время оседания инфузорий на пластинках, является глубина их погружения. Обработка пластинок с раз-

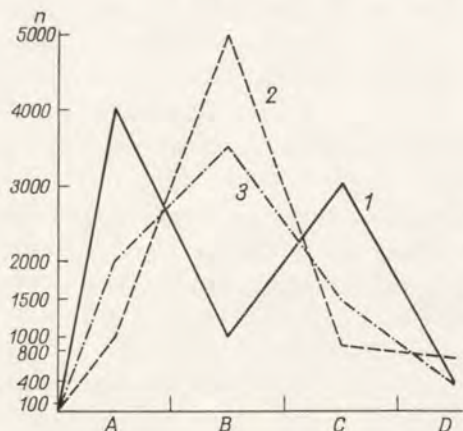


Рис. 3. Сезонная динамика численности инфузорий в обрастаниях в тысячах экземпляров на м² (n) на экспериментальных пластинках, А — весна, В — лето, С — осень, D — зима, 1 — *Holotricha*, 2 — *Spirotricha*, 3 — *Peritricha*
 Fig. 3. Seasonal dynamics of the numbers of ciliates in overgrowth on slides in thousands of specimens per m² (n), A — spring, B — summer, C — autumn, D — winter, 1 — *Holotricha*, 2 — *Spirotricha*, 3 — *Peritricha*

личных глубин (0–2, 2–4, 4–6, 6–8, 8–10 м) показала, что чем ближе к грунту (дну) подвешена пластинка, тем быстрее происходит ее обрастание инфузориями. Так, на глубине 10 метров (при общей глубине 11 метров) на пластинке уже в первые сутки появляются подвижные формы. В конце вторых и на третьи сутки наблюдаются уже сидячие формы. В слоях, расположенных выше (0–2, 2–4, 4–6 м), начало оседания инфузорий относится уже к четвертым-пятым суткам в защищенных бухтах, и к седьмым-восьмым суткам — в прибойных районах. Самое быстрое обрастание наблюдается на мелководьях в теплое время года.

Описания видов

Hartmannula angustipilosa Deroux et Dragesco, 1968 (Рис. 4, Табл. I 1)

Этот вид впервые был найден Деру и Дражеско (Deroux et Dragesco 1968) в обрастаниях района биологической станции в Роскове. Нам этот вид встретился на восточном побережье Южного Каспия (в районе Красноводского залива) в обрастаниях подводных предметов, а также в большом количестве на экспериментальных стеклах. Описание дается на основании прижизненных наблюдений и препаратов, серебрянных по методике Шаттона и Львова.

Форма тела вытянутая, сплюснутая в дорзо-вентральном направлении (Рис. 4А, Табл. I 1). Малоподвижная инфузория. Цитоплазма прозрачная, не забита включениями. Передний конец тела слегка загнут на левую сторону, а задний конец закруглен. Ротовая полость треугольная. Рот вооружен 11–12 палочками, которые хорошо видны на серебрянных препаратах (Рис. 4А, Табл. I 1). Справа от ротовой полости проходят 5 меридиональных рядов, которые доходят до обоих концов тела инфузории. Остальные ряды заканчиваются на разных уровнях, не доходя до заднего конца тела (Рис. 4А, Табл. I 1). С левой стороны ротовой полости проходят 11–12 меридиональных рядов. Позади рта начинаются 10 рядов ресничек. Таким образом ресничный покров, включая 10 посторальных рядов, состоит из 26–28 меридианов. Кинетосомы меридиональных рядов сильно сближены и расположены попарно (Рис. 4В). Имеется 7 сократительных вакуолей, которые расположены на одной продольной линии. Их поры хорошо сохраняются на импрегнированных препаратах (Рис. 4С).

Ротовая цилиатура состоит из двух циркуморальных рядов (длинного наружного и короткого внутреннего) и одного преорального ряда, расположенных так же, как описано в работе Деру и Дражеско (см. Рис. 4А).

Макронуклеус гетеромерный, имеет овальную форму, с одним микронуклеусом (Рис. 4С).

Длина тела у фиксированных особей составляет 70–80 μm , а ширина 50 μm .

Биотоп: обрастания.

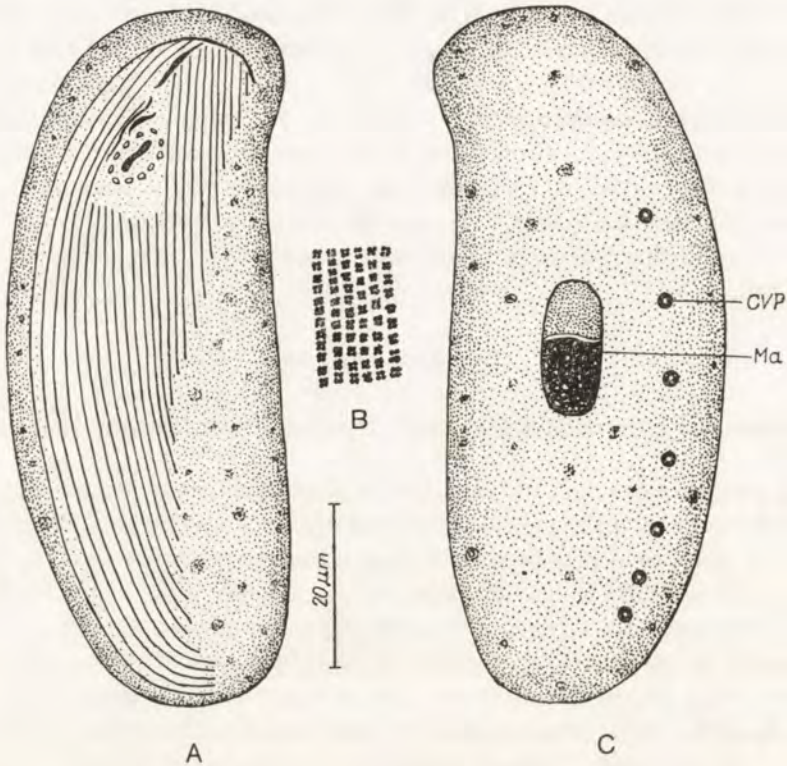


Рис. 4. *Hartmannula angustipilosa* Deroux et Dragesco, 1968. А — общий вид с вентральной стороны, В — деталь вентральной цилиатуры (А и В — серебрение), С — окрашенный препарат (гемалаун). Ма — макронуклеус. CVP — поры сократительных вакуолей
 Fig. 4. *Hartmannula angustipilosa* Deroux et Dragesco, 1968, А — general view of the ventral side, В — detail of the ventral ciliature (А and В — silvered preparations), С — specimen stained with haemalum, Ма — macronucleus, CVP — contractile vacuole pores

Описываемая форма почти по всем признакам идентична с формой Деру и Дражеско. Однако, для последней не отмечено число сократительных вакуолей и характерное попарное расположение гранул в ресничных рядах.

Trochiloides recta Kahl, 1928 (Рис. 5, Табл. I 2)

Описания этого вида приводятся Калем (Kahl 1928) и Дражеско (Dragesco 1966). Нами он обнаружен в обрастаниях восточного побережья Среднего и Южного Каспия (как на неподвижных подводных предметах, так и на экспериментальных пластинках). Этот вид характеризуется медленными движениями.

Форма тела ланцетовидная, сильно сплюснутая в дорзо-вентральном направлении (Рис. 5 А, Табл. I 2). Цитоплазма непрозрачная, забита вклю-

чениями. Передний край тела закруглен и на левом крае образует слабый выступ. Задний конец тела слабо заострен (Рис. 5 А, Табл. I 2). Рот округлый, расположен вблизи переднего конца тела и окружен палочковым аппаратом. Последние, однако, не были выявлены при серебрении. Имеются две сократительные вакуоли (Рис. 5 В).

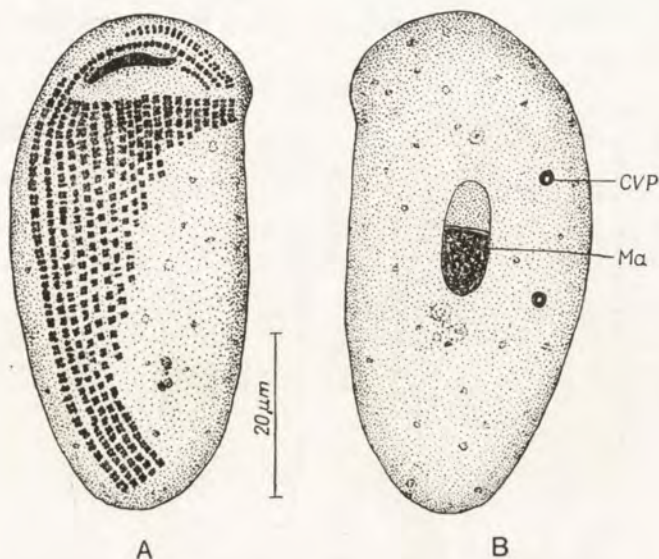


Рис. 5. *Trochiloides recta* Kahl, 1928. А — общий вид с вентральной стороны (серебрение), В — окрешенный препарат, (гемалаун) вид с дорзальной стороны, Ма — макронуклеус, Ми — микронуклеус, CVP — поры сократительных вакуолей

Fig. 5. *Trochiloides recta* Kahl, 1928. А — general view of the ventral side (silver impregnation), В — specimen stained with haemalum from the dorsal side, Ма — macronucleus, Ми — micro-nucleus, CVP — contractile vacuole pores

Ресничный покров односторонний, что характерно для рода *Trochiloides*. Реснички покрывают только вентральную сторону тела, образуя 20–22 продольных ряда. Почти все ресничные меридианы начинаются на одном уровне позади ротовой полости и заканчиваются на различных расстояниях от заднего конца тела. Только 5 меридианов доходят до заднего конца. Из них 2 крайних правых меридиана проходят в преоральную область, огибая передний конец тела (Рис. 5 А, Табл. I 2). Кинетосомы меридиональных рядов парные, на переднем и на заднем конце инфузории сильно сближены.

Макронуклеус овальный, длиной 10–15 μm , разделен на две части. Микронуклеусы не были обнаружены.

Длина тела 50–60 μm , ширина 30 μm .

Биотоп: обрастания.

Dysteria monostyla Ehrenberg-Stein, 1859 (Рис. 6, Табл. I 3)

Эта инфузория широко распространена на побережьях Среднего и Южного Каспия. Краткое ее описание приводится Калем (Kahl 1932). Дражеско (Dragesco 1966) обнаружил этот вид в Роскове. Нам эта форма встретилась в массовом количестве в обрастаниях экспериментальных пластинок. В предыдущих исследованиях обнаруживалась также и в других биотопах (в водорослевом иле, псаммоне и т.д.).

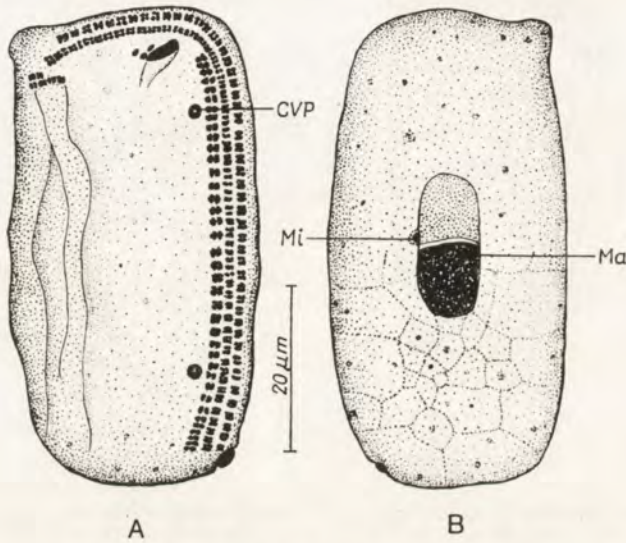


Рис. 6. *Dysteria monostyla* Ehrenberg-Stein, 1859. А — общий вид с вентральной стороны (серебрение), В — вид с дорзальной стороны (серебрение и гемалаун). Ма — макронуклеус, Ми — микронуклеус, CVP — поры сократительных вакуолей

Fig. 6. *Dysteria monostyla* Ehrenberg-Stein, 1859, А — general view of the ventral side (silver impregnation), В — view of the dorsal side (silver impregnation and haemalum), Ма — macronucleus, Ми — micronucleus, CVP — contractile vacuole pores

Форма тела близка к прямоугольной. Инфузории в падающем свете бесцветные. Передний край тела на правом крае образует слабый выступ (Рис. 6 А, Табл. I 3). Рот расположен вблизи переднего конца тела и окружен палочковым аппаратом. Последний на серебрянных препаратах не окрасился, но на живых инфузориях виден хорошо. У ротового отверстия обнаружено 3 изолированных базальных зерна ресничек. Имеются две сократительные вакуоли (Рис. 6 А, Табл. I 3).

Ресничный покров состоит из трех двойных меридианов (реснички расположены попарно) и занимает только левую часть вентральной стороны тела. Из них два ряда огибают передний конец тела, и у их переднего правого конца лежат 2 коротких независимых фрагмента ресничных рядов. Третий ряд спе-

реди доходит только до границы ротового отверстия (Рис. 6 А, Табл. I 3). На дорзальной стороне тела хорошо виден аргиром (Рис. 6 В).

Макронуклеус овальный, гетеромерный, длиной 18 μm . Имеется один микронуклеус.

Длина тела у фиксированных особей составляет 60 μm а ширина 30 μm .

Биотоп: микробентос и обрастания.

Каспийская форма *D. monostyla* отличается от описанной в литературе формы наличием слабого выступа на переднем (правом) конце тела, меньшими размерами и меньшим числом меридиональных рядов.

Plagiopyla nasuta Stein, 1860 (Табл. I 4)

Описания этого вида даются Калем (Kahl 1931) и Боррором (Bogor 1972) В обрастаниях Каспия нами встречено много особей этого вида. Форма тела овальная и закруглена на концах (Табл. I 4).

Ресничный покров густой, состоит из 60–70 меридианов. Ядерный аппарат располагается в середине тела инфузории и состоит из одного округлого макронуклеуса и тесно прилегающего к нему микронуклеуса.

Длина тела 70–80 μm , а ширина 40 μm .

Биотоп: обрастания экспериментальных пластинок.

Uronema marinum Dujardin, 1841 (Рис. 7, Табл. I 5–7)

В работе Томпсона (Thompson 1964) дается подробное описание соматической и буккальной цилиатуры данного вида.

Во время работы на Каспийском море в обрастаниях загрязненных районов (острова Артем, Жилой и Красноводский залив) были обнаружены многочисленные особи этого вида. Описание дается на основании прижизненных наблюдений и препаратов, импрегнированных серебром по методике Щаттона и Львова.

Форма тела овальная или яйцевидная, с закругленными концами (Рис. 7 А, В, Табл. I 5, 7).

Буккальная полость занимает больше половины тела. Она состоит из четырех элементов: ундулирующей мембраны (УМ) и трех мембранелл (M_1 , M_2 , M_3) (Рис. 7 А, Табл. I 5–7). Длина ундулирующей мембраны — 10 μm а длина буккальной полости — 20–30 μm M_1 расположена ближе к переднему концу тела и состоит из одного ряда гранул. Расстояние между M_1 и УМ составляет 5 μm M_2 располагается на уровне начала УМ и состоит из трех рядов гранул. Расстояние между M_1 и M_2 — 2.5 μm . M_3 располагается недалеко от M_2 и состоит из нескольких беспорядочно расположенных гранул (Рис. 7 А, Табл. I 5, 6).

Ресничный покров состоит из 15–18 меридианов. Меридиан, лежащий правее буккальной полости, не доходит до заднего конца тела, а меридиан, лежащий левее буккальной полости, не доходит до переднего конца тела, начинаясь на уровне начала M_1 . Остальные меридианы нормально заканчиваются на краю полярных безресничных площадок, передней и задней (Рис. 7 А, В, Табл. I 5–7).

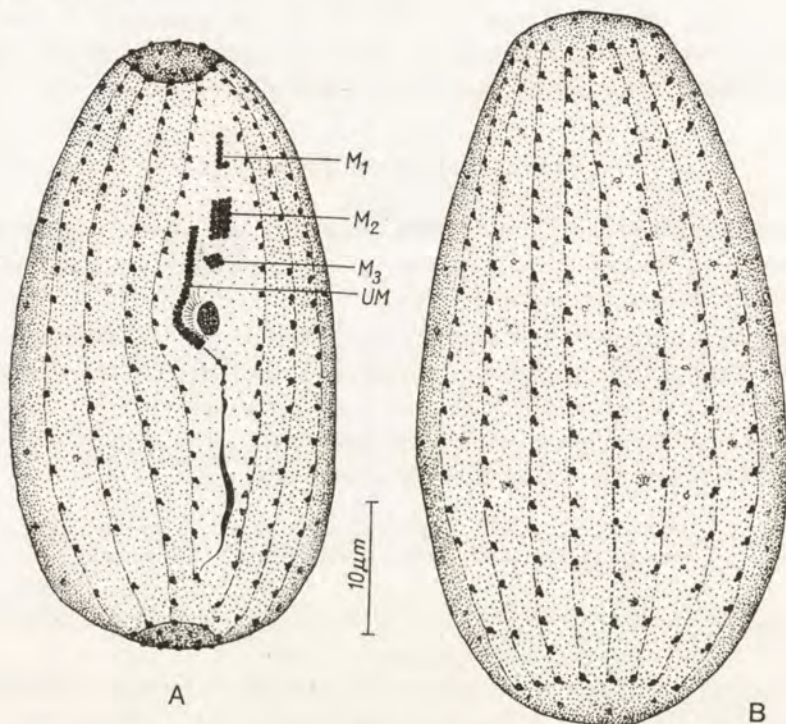


Рис. 7. *Uronema marinum* Dujardin, 1841. А — общий вид с брюшной стороны, В — вид со спинной стороны (А и В — серебрение). УМ — ундулирующая мембрана, M_1 , M_2 , M_3 — мембранеллы

Fig. 7. *Uronema marinum* Dujardin, 1841. А — general view of the ventral side (silver impregnation), UM — undulating membrane, M_1 , M_2 , M_3 — membranellae

В одном меридиане в среднем 24 гранулы. Последние на заднем конце инфузории расположены сравнительно редко.

Дорзальная сторона тела у некоторых особей несет 8, а у других до 10 рядов ресничек (Рис. 7 В, Табл. II 7).

Ядерный аппарат располагается в середине тела инфузории и состоит из одного округлого макронуклеуса и тесно прилегающего к нему микро-нуклеуса.

Длина тела фиксированных особей 50–60 μm и ширина 25–30 μm .

Биотоп: обрастания гидротехнических сооружений и экспериментальные стекла.

Почти по всем признакам каспийская форма *Uronema marinum* идентична форме Томпсона (Thompson 1964). Однако у нашей формы цитопиг начинается сразу за ундулирующей мембраной, а у формы Томпсона несколько ниже ундулирующей мембраны (Рис. 7 А, Табл. II 5).

Uronema elegans Maupas, 1883 (Рис. 8, Табл. II 8–10)

Uronema elegans часто встречается в обрастаниях Каспийского моря. Описания этого вида даются Томпсоном и Канеширо (Thompson and Kaneshiro 1968) на материале с Атлантического побережья США и Чапик (Czapik 1968) на материале из Роскова. Мы описываем этот вид на основании серебрянных материалов.

Форма тела округлая с закругленными концами (Рис. 8 А, Табл. II 8).

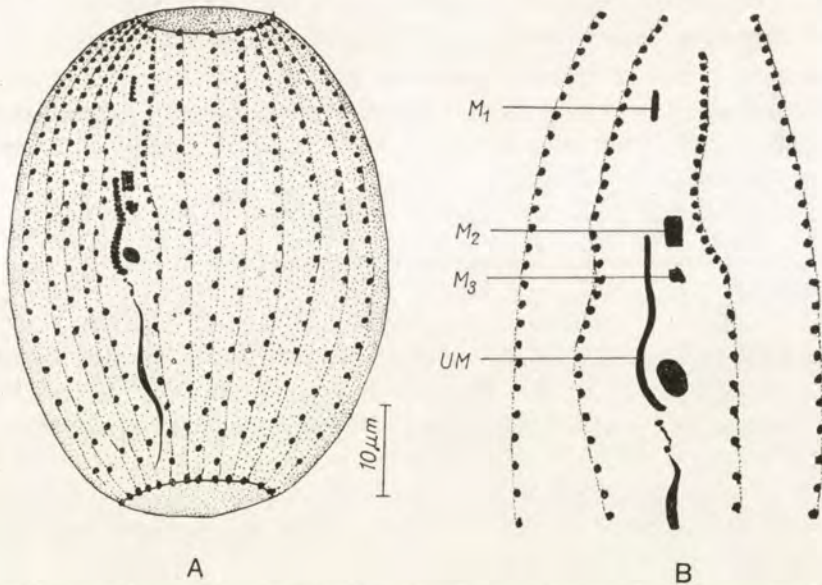


Рис. 8. *Uronema elegans* Маурас, 1883. А — общий вид с брюшной стороны, В — буккальный аппарат (А и В серебрение). УМ — ундулирующая мембрана, M_1, M_2, M_3 — мембранеллы

Fig. 8. *Uronema elegans* Maupas, 1883, А — general view of the ventral side, В — buccal apparatus (А and В — silver impregnation). УМ — undulating membrane, M_1, M_2, M_3 — membranellae

Буккальная полость занимает почти половину тела. Она состоит из четырех элементов: ундулирующей мембраны и трех мембранелл (M_1, M_2, M_3) (Рис. 8 А, В). Длина ундулирующей мембраны составляет 10–12 μm , а длина буккальной полости — 25 μm . Мембранелла M_1 у этого вида несколько больше

смещена к переднему полюсу инфузории, чем у *Uronema marinum*. Расстояние между M_1 и UM составляет $10 \mu\text{m}$. M_2 и M_3 располагаются близко друг к другу, недалеко от начала UM. Как у *U. marinum*, так и у *U. elegans* M_1 состоит из одного ряда гранул, M_2 — из трех, а M_3 — из нескольких беспорядочно расположенных гранул. Позади буккальной полости начинается щелевидный цитопиг (Рис. 8 А, В).

Ресничный покров состоит из 25–26 меридианов (Рис. 8 А, Табл. II 10). В одном ряду обнаруживается 27–30 гранул. Меридианы, лежащие левее и правее буккальной полости, нормально заканчиваются на концах инфузории. Гранулы на меридианах на переднем конце тела располагаются теснее, чем на заднем конце (см. Рис. 8 А, Табл. II 8). Дорзальная сторона тела у некоторых особей несет 11, а у других до 13 рядов ресничек. При фиксации нами обнаружены делящиеся особи (Табл. II 9).

Ядерный аппарат состоит из одного макронуклеуса и одного микронуклеуса.

Длина тела фиксированных особей $50 \mu\text{m}$, а ширина $40 \mu\text{m}$.

Биотоп: обрастания подводных сооружений Каспийского моря.

Каспийская форма почти идентична формам Томпсона и Канеширо (Thompson and Kaneshiro 1968). Главное отличие касается наличия одного-двух лишних ресничных меридианов: у Атлантической формы 24 ресничных ряда, а у каспийской — 25–26.

Metopus contortus Quënnnerstedt, 1867 (Табл. II 11–13)

Широко распространенная полисапробная форма. Краткие описания даются Калем (Kahl 1932) и Дражеско (Dragesco 1960). Первый обнаружил ее в Кильской бухте, второй в Роскове. Янковский (Janowski 1964) обнаружил этот же вид в пресных озерах Ленинградской области. Нами он был обнаружен на восточном побережье Южного Каспия. Мы часто находили его и в обрастаниях. Отличается большой устойчивостью к сероводороду. Поскольку в литературе нет описания этого вида на основании серебрянных материалов, мы даем такое описание.

Форма тела ланцетовидная, сильно сплюснутая в дорзо-вентральном направлении (Табл. II 11). Цитоплазма непрозрачная, забита разными включениями. Передний край тела слабо заострен и образует выступ. Задний конец тела закруглен и несет одну крупную сократительную вакуоль. Адоральная зона мембранелл поперечно пересекает брюшную сторону тела и спускается по правому краю, занимая больше половины тела. Она состоит из 45–50 мембранелл (Табл. II 11).

Ресничный покров равномерно одевает все тело инфузории и состоит из 50–55 меридиональных рядов (Табл. II 11, 12). Дорзальная сторона у неко-

торых особей несет 23, а у других до 27 рядов ресничек. Ядерный аппарат состоит из одного овального макронуклеуса длиной около 15 μm . Микронуклеус сферический и расположен близко от макронуклеуса.

Длина тела фиксированных особей 100–110 μm , ширина в среднем 50 μm ; прижизненно длина не более 150–160 μm . При серебрении нами обнаружены конъюгирующие особи, которые соединяются передними концами (Табл. II 13).

Биотоп: водорослевый ил и обрастания восточного побережья Среднего и Южного Каспия.

Spirostomum teres Claperede et Lachman, 1858 (Табл. III 14)

Краткие описания этого вида даются Калем (Kahl 1932) и Драгеско (Dragesco 1960). Полисапробный вид, в большом количестве был обнаружен в микробентосе загрязненных районов, а также в обрастаниях восточного побережья Южного Каспия (Красноводский залив). Краткое описание дается на основании серебрянных материалов.

Форма тела живых инфузорий веретенообразная или цилиндрическая, с закругленными концами. При фиксации оно сильно сокращается, и ресничные меридианы становятся спиральными (Табл. III 14). Имеется одна терминальная сократительная вакуоль.

Макронуклеус овальный, расположен в середине тела. Длина тела живых инфузорий 500–800 μm . Биотоп: водорослевый ил и обрастания.

Oxytricha aeruginosa Wrzeźniowski, 1870 (Рис. 9)

Пресноводная форма, широко распространенная в Каспийском море. В большом количестве была обнаружена в обрастаниях восточного побережья. Краткое описание этого вида приводится Калем (Kahl 1930–1935). Настоящее описание дается на основании прижизненных наблюдений и серебрянных материалов.

Тело вытянуто в длину, сильно сплющено в дорзо-вентральном направлении (Рис. 9 А, В). Цитоплазма непрозрачная, забита включениями. Передний конец тела слабо загнут влево. Перистом небольшой (40 μm), занимает 1/4 длины тела. Адоральная зона состоит из 30–32 мембранелл. Брюшная сторона имеет два ряда маргинальных цирр. Число цирр в одном маргинальном ряду составляет 38–40. Имеется 7 фронтальных, 5 вентральных и 5 трансверсальных цирр, расположенных вблизи заднего конца тела. Сократительная вакуоль расположена позади перистома (Рис. 9 А). На дорзальной стороне тела обнаружено 3 ряда щетинок. Число их в одном ряду варьирует в пределах от 13 до 21 (Рис. 9 В).

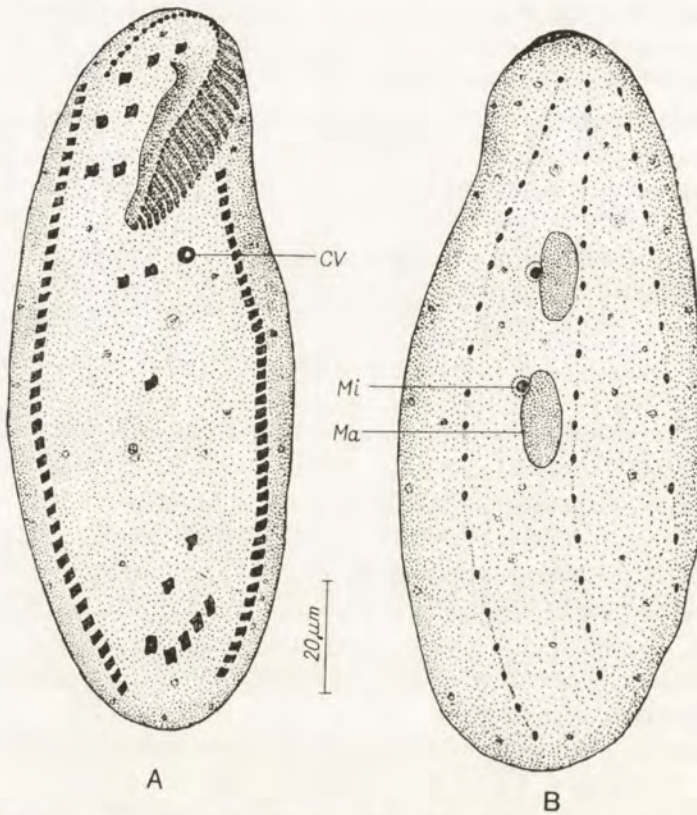


Рис. 9. *Oxytricha aeruginosa* Wrześniowski, 1870. А — общий вид с брюшной стороны серебрение, В — общий вид со спинной стороны (серебрение и гемалаун). Ма — макронуклеус, Ми — микронуклеус, CV — сократительная вакуоль

Fig. 9. *Oxytricha aeruginosa* Wrześniowski, 1870. А — general view of the ventral side (silver impregnation), В — general view of the dorsal side (silver impregnation and haemalum). Ма — macronucleus, Ми — micronucleus, CV — contractile vacuole

Ядерный аппарат обычно состоит из 2 овальных макронуклеусов и 2 микронуклеусов (Рис. 9 В). Длина тела у фиксированных особей составляет 120–130 μm а у живых — не более 150 μm .

Биотоп: мелкий песок, водорослевый ил и обрастания Каспийского моря.

Keronopsis rubra (Ehrenberg, 1838) (Рис. 10, Табл. III 15)

Эта инфузория широко распространена на западном и восточном побережьях Каспийского моря. В массовом количестве была обнаружена в обрастаниях подводных предметов и на экспериментальных пластинках. Краткое описание дается Калем (Kahl 1932). Настоящее описание дается на основании прижизненных наблюдений и серебрянных препаратов.

Тело инфузории вытянуто в длину, сильно сплющено в дорзо-вентральном направлении (Рис. 10 А, Табл. III, 15). Живые инфузории в падающем свете красновато-коричневые. Цитоплазма забита разными включениями. Имеется одна сократительная вакуоль позади адоральной зоны мембранелл (Рис. 10 А). Передний конец тела закруглен, а задний конец слегка сужен и заострен.

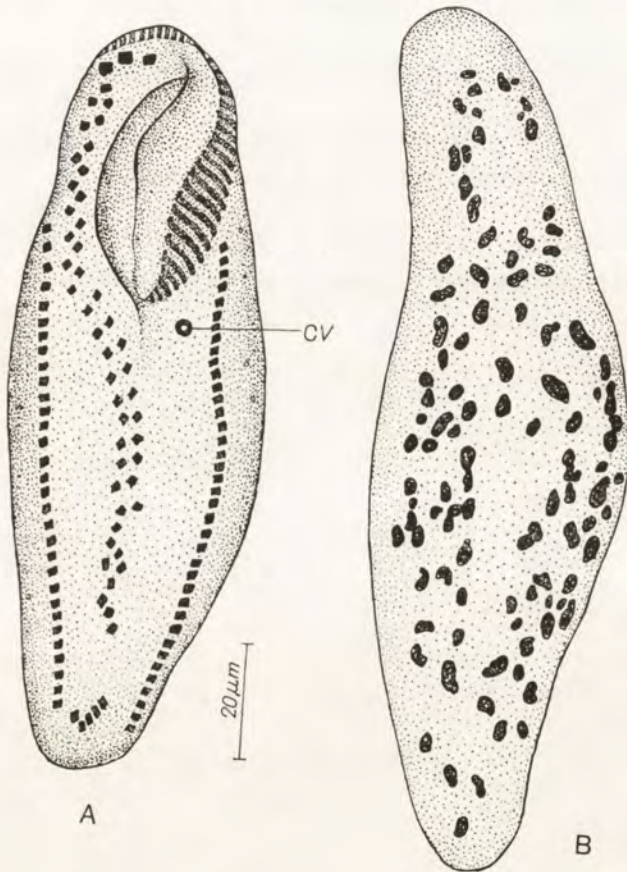


Рис. 10. *Keronopsis rubra*, (Ehrbg., 1838) А — общий вид с брюшной стороны (серебрение), В — ядерный аппарат (гемалаун). CV — сократительная вакуоль
 Fig. 10. *Keronopsis rubra* (Ehrbg., 1838), А — general view of the ventral side (silver impregnation), В — nuclear apparatus (haemalum). CV — contractile vacuole

Перистом небольшой (50 μm), занимает 1/3 длины тела. Адоральная зона состоит из 36–40 мембранелл. Брюшная сторона тела имеет два ряда маргинальных цирр и два ряда вентральных цирр. Последние, начинаясь у трех крупных фронтальных цирр, спускаются почти до верхней границы трансверсальных цирр, оканчиваясь в 15 μm выше последних (Рис. 10 А). Правый

и левый маргинальные ряды начинаются от нижней границы перистомальной полости и спускаются до нижней границы трансверсальных цирр. Маргинальные ряды состоят из 28–30 (правый) и 38 (левый) цирр, 5 трансверсальных цирр расположены вблизи заднего конца тела. Ядра многочисленные, количество их варьирует от 80 до 120 (Рис. 10 В). Длина тела у фиксированных особей составляет 140–170 μm , а у живых — не более 250 μm .

Биотоп: мелкий песок, водорослевый ил и обрастания Каспийского моря.

Euplotes crassus Dujardin, 1841 (Рис. 11, Табл. III 16, 17)

Описания этого вида приводятся Калем (Kahl 1930–1935) и Тюффро (Tuffrau 1960). Нами он обнаружен в водорослевом обрастании Южного Каспия.

Форма тела овальная (Рис. 11 А, В, Табл. III 16). Живые инфузории в падающем свете бесцветны. Перистом занимает больше половины тела.

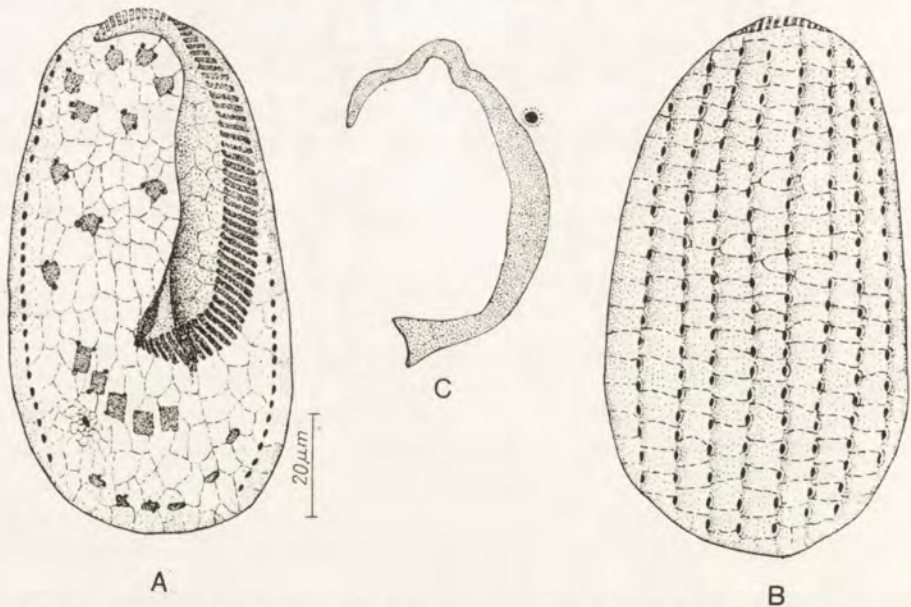


Рис. 11. *Euplotes crassus* Dujardin, 1841. А — общий вид с брюшной стороны, В — общий вид со спинной стороны (А и В — серебрение), С — ядра (гемалаун)

Fig. 11. *Euplotes crassus* Dujardin, 1841, А — general view of the ventral and В — of the dorsal side (silver impregnation), С — nuclei (haemalum)

Длина его составляет 60 μm . На правой стороне перистомальной полости наблюдается слабый выступ (Рис. 11 А, Табл. III 16). Адоральная зона состоит из 75–78 мембранелл. Вентральная сторона имеет 10 фронто-вентральных, 5 трансверсальных, 6 каудальных цирр. Иногда встречаются особи, которые

имеют 5 каудальных цирр. Вентральный аргиром как у типичной формы. Имеется одна сократительная вакуоль (Рис. 11 А, Табл. III 16).

В результате серебрения обнаруживаются 10 латерально-дорзальных рядов щетинок (Рис. 11 В, Табл. III 17). В одном дорзальном ряду 18–24 щетинки. Аргиром межщетниковых рядов такой же, как у форму Тюффро (Tuffrau 1960) (Рис. 11 В, Табл. III 17).

Длина тела 90–100 μm . Встречаются особи длиной 120–130 μm .

Ядерный аппарат, характерный для рода *Euplotes*, состоит из одного макронуклеуса и одного микронуклеуса (Рис. 11 С).

Биотоп: обрастания (скопления нитчатых водорослей).

Euplotes eurystomus var. *marinus* Agamaliyev, 1971. (Табл. III 18)

Подробное описание этого вида см. Агамалиев 1971. В данной работе мы приводим еще один характерный признак этого вида.

Крупная форма, в большом количестве была обнаружена в обрастаниях на восточном побережье Среднего и Южного Каспия.

Форма тела — как у типичной формы (Табл. III 18). Имеет крупный перистом длиной около 150 μm . Адоральная зона состоит из 80–85 мембранелл. Вентральная сторона тела имеет 9 фронто-вентральных, 5 трансверсальных и 4 каудальных цирры. В результате дополнительного изучения этого вида было выявлено, что в обрастаниях часто встречаются особи, имеющие 10 латерально-дорзальных рядов. В предыдущей работе было указано, что особи имеют 9 латерально-дорзальных рядов щетинок.

Euplotes charon O. F. Müller, 1786 (Рис. 12, Табл. III 19, 20)

Этот вид был отмечен в наших предыдущих исследованиях в псаммоне Каспийского моря (Агамалиев 1971). При исследовании инфузорий обрастаний восточного побережья Каспийского моря на экспериментальных пластинках были обнаружены массовые популяции данного вида. Описания его приводятся Калем (Kahl 1930–1935) и Тюффро (Tuffrau 1930). Мы описываем этот вид на основании обильного серебряного материала.

Форма тела овальная или округлая (Рис. 12 А, В, Табл. III 19, 20). Цитоплазма забита включениями. Перистом большой, занимает 2/3 длины тела. Длина его составляет 70 μm . Адоральная зона состоит из 50–58 мембранелл. Вентральная сторона тела имеет 10 фронто-вентральных, 5 трансверсальных, 5–8 каудальных цирр (Рис. 12 А, Табл. III 19). Имеется одна сократительная вакуоль, расположенная правее трансверсальных цирр. Вентральный аргиром такой же, как у формы Тюффро. В результате серебрения обнаруживается 11–12 латерально-дорзальных рядов щетинок (Рис. 12 А, В, Табл. III 19, 20). Иногда встречаются особи, которые имеют 10 латерально-дорзальных рядов

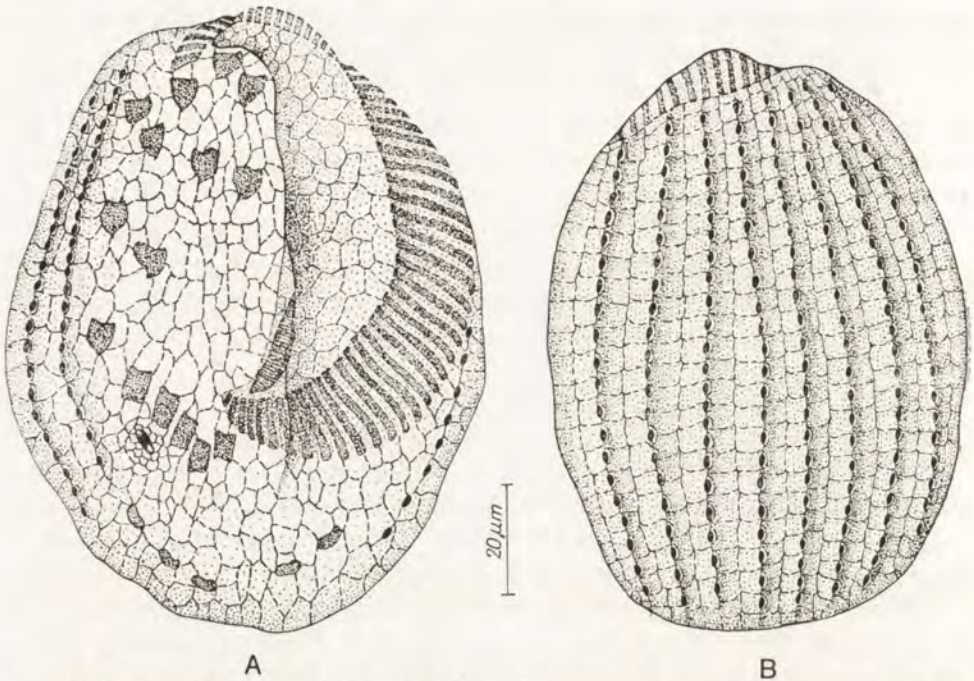


Рис. 12. *Euplotes charon* O. F. Müller, 1786. А — общий вид с брюшной стороны, В — общий вид со спинной стороны (А и В — серебрение)
 Fig. 12. *Euplotes charon* O. F. Müller, 1786, А — general view of the ventral and В — of the dorsal side (silver impregnation)

щетинок. В одном дорзальном ряду обнаруживается 20–25 щетинок. Аргиром межщетиновых рядов типа *E. eurystomus*.

Ядерный аппарат состоит из одного С-образного макронуклеуса и одного микронуклеуса.

Длина тела 120 μm .

Биотоп: водорослевый ил, обрастания Каспийского моря.

Каспийская форма *E. charon* почти по всем признакам идентична формам, описанным в литературе. Однако следует отметить, что у нашей формы отвечают особи с 10–11 латерально-дорзальными рядами щетинок (в литературе обычно 12). Каспийская форма крупнее описанных в литературе.

Euplotes trisulcatus Kahl, 1932 (Рис. 13, Табл. IV 21, 22)

Первое описание этого вида приводится Калем (Kahl 1932). Потом Тьюффро (Tuffrau 1960) описал этот вид на основании серебрянных материалов. Нам этот вид встретился в обрастаниях восточного побережья Южного Каспия.

Форма тела овальная (Рис. 13 А, Табл. IV 21, 22). Цитоплазма прозрачная. Перистом занимает больше половины тела. Длина его составляет 35 μm .

Адоральная зона состоит из 28–30 мембранелл. Вентральная сторона тела имеет 10 фронтально-вентральных, 5 трансверсальных и 4 каудальных цирры (Рис. 13 А, Табл. IV 21). Вентральный аргиром характерен для этого вида. Имеется одна сократительная вакуоль. Обнаружено 7–8 латерально-дорзальных рядов щетинок (Рис. 13 А, В, Табл. IV 21, 22). В одном дорзальном ряду 8–10 щетинок (Рис. 13 В, Табл. IV 22). Аргиром межщетиноквых рядов — как у формы Тюффро (Tuffrau 1960).

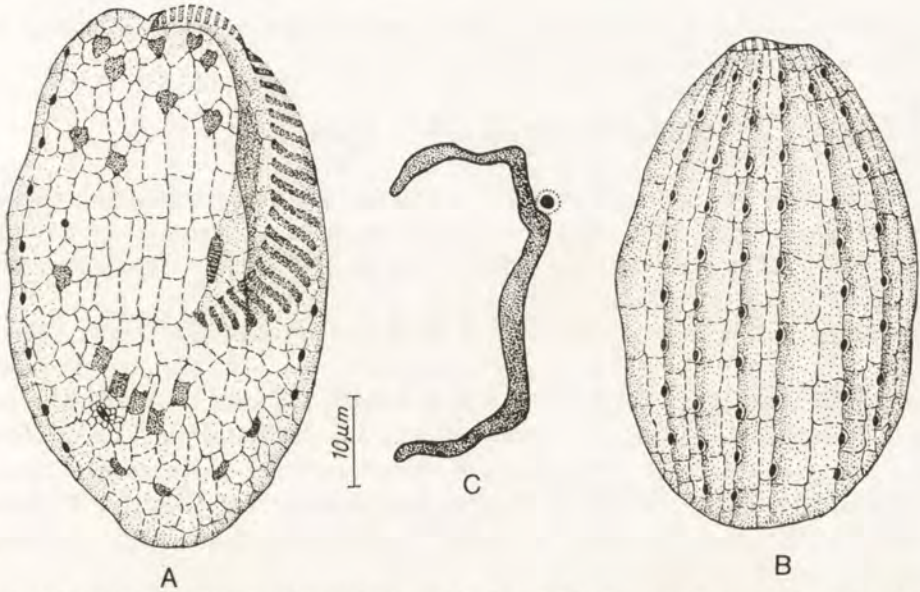


Рис. 13. *Euplotes trisulcatus* Kahl, 1932, А — общий вид с брюшной стороны, В — общий вид со спинной стороны (А и В — серебрение), С — ядра (гемалаун)
 Fig. 13. *Euplotes trisulcatus* Kahl, 1932, А — general view of the ventral and В — of the dorsal side (silver impregnation), С — nuclei (haemalum)

Ядерный аппарат состоит из одного С-образного макронуклеуса и одного микронуклеуса (Рис. 13 С).

Длина тела 55–60 μm .

Биотоп: обрастания Каспийского моря.

Каспийская форма *E. trisulcatus* по всем признакам идентична формам, описанным Тюффро (Tuffrau 1960). Однако наша форма отличается сравнительно крупными размерами.

Euplotes zenkewitchi Burkovsky, 1970 (Табл. IV 23, 24)

Вид впервые был описан Бурковским (1970) из Белого моря. Затем мы переописывали его из микробентоса Каспийского моря (Агамалиев 1972). При обработке проб обрастаний Каспийского моря нами встречено много

особей данного вида, что позволяет нам уточнить и дополнить предыдущее описание.

Форма тела овальная (Табл. IV 23, 24). Перистом занимает больше половины тела, длина его составляет 60 μm . Адоральная зона состоит из 48–50 мембранелл. Вентральная цилиатура такая же, как у ранее описанной формы. Однако, среди особей, обнаруженных в обрастаниях, некоторые имели 11 латерально-дорзальных рядов (обычно 8–10). В одном дорзальном ряду 13–16 щетинок.

Ядерный аппарат состоит из одного макронуклеуса и одного микронуклеуса. Длина тела 90–100 μm .

Euplotes harpa Stein, 1859 (Табл. IV 25)

Подробное описание этого вида приводится в нашей предыдущей работе (Агамалиев 1968). Эта инфузория также является одним из характерных представителей обрастаний Каспийского моря. В большом количестве она встречается в водорослевых обрастаниях.

Форма тела овальная (Табл. IV 25). Перистом занимает больше половины тела. Выступ на правой стороне перистомальной полости — характерный признак этого вида (см. Табл. IV 25). Адоральная зона состоит из 60–65 мембранелл. Вентральная цилиатура — как у типичной формы. В результате серебрения обнаруживается 11–12 латерально-дорзальных рядов щетинок. Однако среди особей, обнаруженных в обрастаниях, встречаются формы с 13 латерально-дорзальными рядами. В одном дорзальном ряду 16–21 щетинок. Длина тела 140–160 μm .

Uronychia transfuga O. F. Müller, 1786 (Табл. IV 26)

Эта инфузория часто встречается в Каспийском море. Она в большом количестве была обнаружена и в обрастаниях на экспериментальных стеклах. Нам удалось получить серебрение дорзальной цилиатуры этого вида (Табл. IV 26). Обнаружено 5 рядов дорзальных щетинок. Вентральная цилиатура — как у типичной формы.

Длина тела у фиксированных особей составляет 100–130 μm , а ширина — около 90 μm .

Aspidisca aculeata Ehrenberg, 1838 (Рис. 14, Табл. IV 27)

Краткое описание этого вида дается Калем (Kahl 1932). Позже он был переописан Боррором (Borror 1965) на основании материалов, серебрянных по Шаттону и Львову. Эта инфузория найдена нами в обрастаниях на экспериментальных стеклах.

Форма тела почти округлая (Рис. 14 А, Табл. IV 27). Живые инфузии бесцветные, цитоплазма прозрачная. Перистом небольшой, задняя часть адоральной зоны состоит из 12–13 мембранелл. Передняя группа мембранелл адоральной зоны состоит всего из 5 элементов (Рис. 14 А). Вентральная часть инфузии несет 7 фронто-вентральных и 5 трансверсальных цирр (Рис. 14 А, Табл. IV 27). В результате серебрения обнаружено 5 латерально-дорзальных рядов щетинок (Рис. 14 А, В). В одном дорзальном ряду располагается 4–7 щетинок. Аргиром межщетиновых рядов — как у типичной формы.

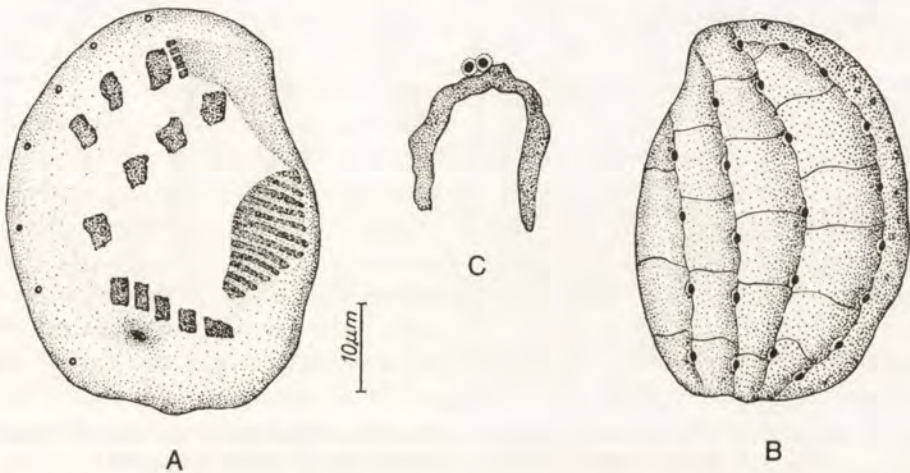


Рис. 14. *Aspidisca aculeata* Ehrbg., 1838. А — общий вид с брюшной стороны, В — общий вид со спинной стороны (А и В — серебрение), С — ядра (гемалаун)

Fig. 14. *Aspidisca aculeata* Ehrbg., 1838. А — general view of the ventral and В — of the dorsal side (silver impregnation), С — nuclei (haemalum)

Ядерный аппарат состоит из одного макронуклеуса с расположенными вблизи него 2 микронуклеусами (Рис. 14 С). Длина тела 45–50 µm.

Биотоп: обрастания Каспийского моря.

Aspidisca leptaspis Fresenius, 1865 (Рис. 15, Табл. IV 28)

Эта инфузия часто встречается в обрастаниях, особенно на экспериментальных пластинках. Краткое описание этого вида приводится Калем (Kahl 1932). Мы описываем его на основании серебрянных материалов.

Форма тела почти округлая (Рис. 15 А, Табл. IV 28). Имеется всего один зубец, расположенный на левом нижнем краю тела (Рис. 15 А, Табл. IV 28). Живые инфузии в падающем свете бесцветные, цитоплазма прозрачная, мало гранулированная. Перистом небольшой, задняя часть адоральной зоны состоит из 18–20 мембранелл. Передняя группа мембранелл адоральной

зоны состоит из 8 мембранелл (Рис. 15 А). Цилиатура характерна для рода *Aspidisca*. Вентральная часть инфузории несет 7 фронтально-вентральных и 5 трансверсальных цирр (Рис. 15 А, Табл. IV 28). Имеется 5 латерально-дорзальных рядов щетинок (Рис. 15 А, В). В одном дорзальном ряду располагается 9–13 щетинок. Аргиром межщетиновых рядов простой, образует крупные ячейки.

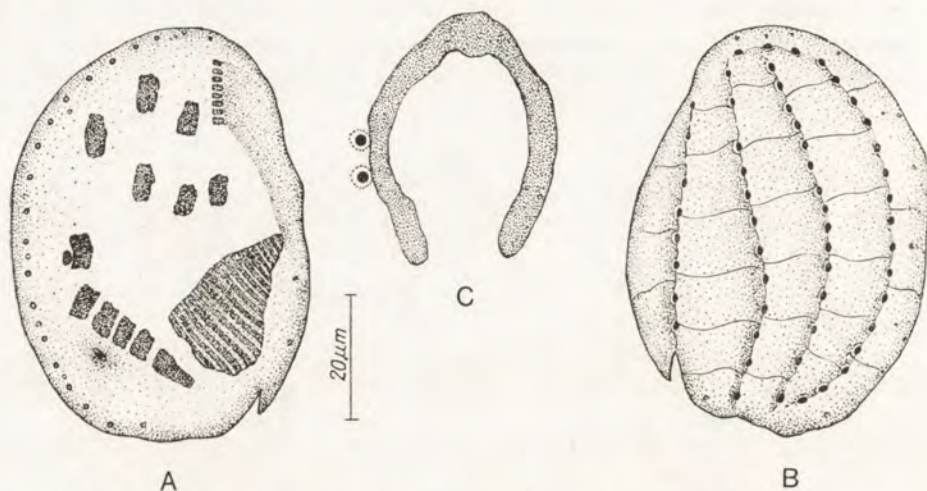


Рис. 15. *Aspidisca leptaspis* Fresenius, 1865. А — общий вид с брюшной стороны, В — общий вид со спинной стороны (А и В — серебрение), С — ядра (гемалаун)

Fig. 15. *Aspidisca leptaspis* Fresenius, 1865. А — general view of the ventral and В — of the dorsal side (silver impregnation), С — nuclei (haemalum)

Ядерный аппарат состоит из одного макронуклеуса с расположенными вблизи него 2 микронуклеусами (Рис. 15 С). Длина тела 65–70 μm , а ширина 40–46 μm .

Биотоп: водорослевый ил и обрастания Каспийского моря.

Резюме

Приводятся данные по фауне и экологии инфузорий обрастаний восточного побережья Среднего и Южного Каспия. Изучено около 500 проб обрастаний неподвижных подводных предметов (скалы, камни, дерево, скопления водорослей, гидротехнические сооружения и др.) и 350 экспериментальных пластинок. В составе фауны было найдено 130 видов инфузорий. Из них 83 относится к *Holotricha* и *Spirotricha*, а 47 — к *Peritricha*. 13 видов *Holotricha* и *Spirotricha* и 36 видов *Peritricha* оказались новыми для Каспийского моря.

Максимум численности инфузорий и их наибольшее видовое разнообразие характерны для обрастаний защищенных от прибоя участков. Фауна инфузории обрастаний загрязненных участков по видовому составу менее разнообразна, но некоторые специфические виды здесь образуют массовые популяции.

Суточные наблюдения над инфузориями в развивающемся обрастании экспериментальных пластинок показали, что в первые сутки на пластинках сидячие формы отсутствуют, а в дальнейшем (3–5 и т.д. сутки) их численность постепенно возрастает. Подвижные формы обнаруживаются уже в конце первых суток, достигают максимальной численности к 5–6 дню, после чего их численность более не растет. Появление отдельных форм инфузорий тесно связано с температурным фактором. При сезонном изучении инфузорий на экспериментальных пластинках выявлено, что весной около 70% обнаруженных видов инфузорий составляют представители *Holotricha*, летом — *Spirotricha* (в основном *Hypotrichida*), осенью — снова *Holotricha*. Зимой пластинки остаются слабо заселенными. Глубина также играет важную роль в обрастании пластинок: пластинки, находящиеся ближе к грунту (0.5–1 м ото дна), обрастали быстрее (особенно в первые сутки), чем пластинки, находящиеся несколько выше (5–10 метров ото дна). В этих слоях воды пластинки обрастали к четвертым-пятым суткам. Самое быстрое обрастание характерно для мельководных, защищенных районов в теплое время года.

В статье дается описание 19 наиболее характерных видов инфузорий, обнаруженных в обрастаниях Среднего и Южного Каспия (*Hartmannula angustipilosa*, *Trochiloides recta*, *Dysteria monostyla*, *Plagiopyla nasuta*, *Uronema marinum*, *U. elegans*, *Metopus contortus*, *Spirostomum teres*, *Oxytricha aeruginosa*, *Keronopsis rubra*, *Euplotes crassus*, *E. eurystomus* var. *marinus*, *E. charon*, *E. trisulcatus*, *E. zenkewitchi*, *E. harpa*, *Uronychia transfuga*, *Aspidisca aculeata*, *A. leptaspis*). Отмечена вариабельность ряда признаков и некоторые морфологические отличия найденных форм от типичных, описанных ранее.

SUMMARY

The paper deals with faunistics and ecology of the ciliates found in the solid surface overgrowth of the eastern coast of the Middle and South Caspian Sea. Nearly 500 samples of overgrowth from immobile underwater objects (rocks, stones, wood, algae, hydrotechnical constructions, etc.) and 350 immersed experimental glass slides were studied.

In all, 130 ciliate species were found in the fauna including 83 holotrichs and spirotrichs, and 47 peritrichs. Thirteen species of *Holotricha* and *Spirotricha* and 36 species of *Peritricha* are new for the Caspian Sea.

Maximum abundance and species diversity of ciliates was observed in overgrowth in wave-sheltered regions. In polluted regions, the ciliate fauna is less diverse quantitatively but some species form there mass populations.

Temporal observations on the settlement of ciliates upon glass slides suspended in water showed that only mobile forms appear there during the first day. Sessile ciliates appear at first on the second

day and their number grows rapidly between the third and the tenth day. The number of mobile ciliates reaches a stable level by the 5th–6th day. The appearance of many species is temperature-dependent. Seasonal studies on the settlement of ciliates on slides showed that in spring about 70 per cent of the ciliate species found on slides were holotrichs, while in summer spirotrichs (mainly hypotrichs) were the most numerous, in autumn holotrichs became again dominant. In winter, the slides remained poorly populated. The overgrowth of slides depends also on depth: the slides suspended near the bottom (0.5–1 m from the ground) became overgrown faster than those suspended higher (5–10 m from the ground). The latter became populated not before the 4th or 5th day. The fastest overgrowth occurs in shallow-water, in wave-sheltered bays during the warm season.

Descriptions of 19 most characteristic species of ciliates are given (*Hartmannulla angustipilosa*, *Trochiloides recta*, *Dysteria monostyla*, *Plagiopyla nasuta*, *Uronema marinum*, *U. elegans*, *Metopus contortus*, *Spirostomum teres*, *Oxytricha aeruginosa*, *Keronopsis rubra*, *Euplotes crassus*, *E. eurystomus* var. *marinus*, *E. charon*, *E. trisulcatus*, *E. zenkewitchi*, *E. harpa*, *Uronychia transfuga*, *Aspidisca aculeata*, *A. leptaspis*). Variability of some characters and morphological differences between the forms found in overgrowth and the type forms are noted.

ЛИТЕРАТУРА

- Agamaliyev F. G. 1967: La faune des Ciliés mésopsammiques de la cote ouest de la mer Caspienne. Cah. Biol. mar., 8, 359–402.
- (Agamaliyev F. G.) Агамалиев Ф. Г. 1968: Материалы по морфологии некоторых псаммофильных инфузорий Каспийского моря. Acta Protozool., 6, 226–244.
- (Agamaliyev F. G.) Агамалиев Ф. Г. 1971 а: Новые данные по фауне псаммофильных инфузорий Каспийского моря. Acta Protozool., 8, 379–406.
- (Agamaliyev F. G.) Агамалиев Ф. Г. 1971 б: Инфузорий мезопсаммона восточного побережья Среднего Каспия. Зоол. журн., 50, 1613–1620.
- (Agamaliyev F. G.) Агамалиев Ф. Г. 1972: Инфузории микробентоса островов Апшеронского и Бакинского архипелагов Каспийского моря. Acta Protozool., 10, 1–27.
- (Agamaliyev F. G.) Агамалиев Ф. Г. 1973: Инфузории микробентоса Краснодарского залива Каспийского моря. Зоол. журн., 52, 1957–1961.
- (Burkovsky I. V.) Бурковский И. В. 1970: Инфузории мезопсаммона Кандалакшского залива (Белое море) I. Acta Protozool., 7, 475–489.
- Borror A. C. 1965: New and little-known tidal marsh ciliates. Trans. Am. microsc. Soc., 84, 550–565.
- Borror A. C. 1972: Tidal marsh ciliates (*Protozoa*): morphology, ecology, systematics. Acta Protozool., 10, 29–72.
- Chatton E. et Lwoff A. 1930: Impregnation, par diffusion argentique, de l'infraction des Ciliés marins et d'eau douce, après fixation cytologique et sans dessiccation. C. r. Séanc. Soc. Biol. Paris, 104, 834–836.
- Czapik A. 1968: La morphologie de *Uronema elegans* Maupas et de *Uronema parva* sp. n. Acta Protozool., 5, 225–228.
- Dragesco J. 1960: Les Ciliés mésopsammiques littoraux (Systematique, morphologie, écologie). Trav. Sta. biol. Roscoff, 12 (N. S.), 1–356.
- Dragesco J. 1966: Observations sur quelques Ciliés libres. Arch. Protistenk., 109, 155–206.
- Deroux G. et Dragesco J. 1968: Nouvelles données sur quelques Ciliés Holotriches cyrtophores a ciliature ventrale. Protistologica, 4, 365–403.
- Jankowski A. W. 1964: Morphology and evolution of *Ciliophora*. III. Diagnoses and phylogenesis of 53 sapropelebiants, mainly of the order *Heterotrichida*. Arch. Protistenk., 107, 185–294.
- Kahl A. 1928: Die Infusorien der Oldersloer Salzwasserstellen. Arch. Hydrobiol., 19, 50–123.
- Kahl A. 1930–1935: Wimpertiere oder *Ciliata*. Teile 1–4. Die Tierwelt Deutschlands, 18, 21, 25, 30, 1–886.
- Thompson J. C. Jr. 1964: A redescription of *Uronema marinum*, and a proposed new family *Uronematidae*. Virginia J. Sci., 15, 80–87.
- Thompson J. C. Jr. and Kaneshiro E. S. 1968: Redesignations of *Uronema filificum* and *U. elegans*. J. Protozool., 15, 141–144.
- Tuffrau M. 1960: Revision du genre *Euplotes*, fondée sur la comparaison de structures superficielles. Hydrobiologia, 15, 1–77.

ПОДПИСЫ К ТАБЛИЦАМ I-IV

- 1: *Hartmannula angustipilosa*, Deroux et Dragesco, 1968, общий вид с вентральной стороны
 - 2: *Trochilioides recta*, Kahl, 1928, общий вид с вентральной стороны
 - 3: *Dysteria monostyla*, Ehrenberg-Stein, 1859, общий вид с вентральной стороны
 - 4: *Plagiopylla nasuta*, Stein, 1960, общий вид с дорзальной стороны
 - 5-7: *Uronema marinum* Dujardin, 1841, 5 — общий вид с брюшной стороны, 6 — буккальный аппарат, 7 — общий вид со спинной стороны
 - 8-10: *Uronema elegans*, Maupas, 1883, 8 — общий вид со спинной стороны, 9 — делящаяся особь, 10 — общий вид с заднего полюса
 - 11-13: *Metopus contortus* Quënnnerstedt, 1867, 11 — общий вид с брюшной и 12 — общий вид со спинной стороны, 13 — конъюгирующие особи
 - 14: *Spirostomum teres* Claparède et Lachmann, 1858, общий вид
 - 15: *Keronopsis rubra* (Ehrenberg, 1838), общий вид с брюшной стороны
 - 16-17: *Euplotes carassus* Dujardin, 1841, 16 — общий вид с брюшной и 17 — общий вид со спинной стороны
 - 18: *Euplotes eurystomus* var. *marinus* Agamaliev, 1971, общий вид с брюшной стороны
 - 19-20: *Euplotes charon* O. F. Müller, 1786, 19 — общий вид с брюшной и 20 — общий вид со спинной стороны
 - 21-22: *Euplotes trisulcatus*, Kahl, 1932, 21 — общий вид с брюшной, 22 — общий вид со спинной стороны
 - 23-24: *Euplotes zenkewitchi* Burkovsky, 1970, 23 — общий вид с брюшной и 24 — общий вид со спинной стороны
 - 25: *Euplotes harpa* Stein, 1859, общий вид с брюшной стороны
 - 26: *Uronychia transfuga* O. F. Müller, 1876, общий вид со спинной стороны
 - 27: *Aspidisca aculeata* Ehrenberg, 1838, общий вид с брюшной стороны
 - 28: *Aspidisca leptaspis* Fresenius, 1865, общий вид с брюшной стороны
- Микрофотографии препаратов, серебрянных по Шаттону и Львову

EXPLANATION OF PLATES I-IV

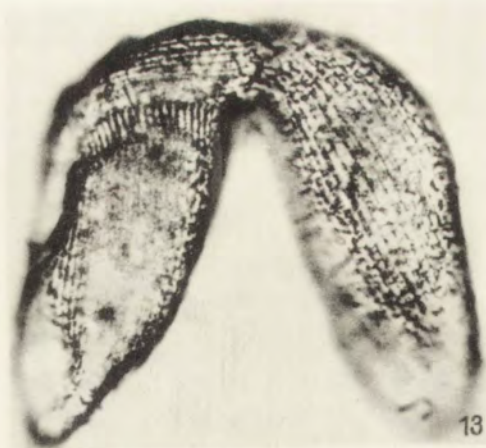
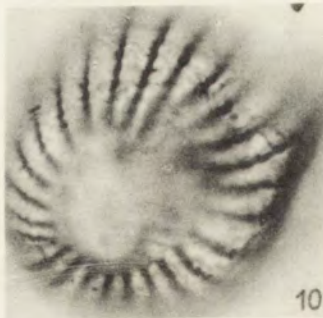
- 1: *Hartmannula angustipilosa* Deroux et Dragesco, 1968, general view of the ventral side
 - 2: *Trochilioides recta* Kahl, 1928, general view of the ventral side
 - 3: *Dysteria monostyla* Ehrenberg-Stein, 1859, general view of the ventral side
 - 4: *Plagiopylla nasuta* Stein, 1860, general view of the dorsal side
 - 5-7: *Uronema marinum* Dujardin, 1841, 5 — general view of the ventral side, 6 — buccal apparatus, 7 — general view of the dorsal side
 - 8-10: *Uronema elegans* Maupas, 1883, 8 — general view of the dorsal side, 9 — dividing specimen, 10 — view of the posterior pole of the body
 - 11-13: *Metopus contortus* Quënnnerstedt, 1867, 11 — general view of the ventral and 12 — of the dorsal side, 13 — conjugating specimens
 - 14: *Spirostomum teres* Claperède et Lachmann, 1858, general view
 - 15: *Keronopsis rubra* (Ehrenberg, 1838), general view of the ventral side
 - 16-17: *Euplotes crassus* Dujardin, 1841, 16 — general view of the ventral and 17 — of the dorsal side
 - 18: *Euplotes eurystomus* var. *marinus* Agamaliev, 1971, general view of the ventral side
 - 19-20: *Euplotes charon* O. F. Müller, 1786, 19 — general view of the ventral and 20 — of the dorsal side
 - 21-22: *Euplotes trisulcatus* Kahl, 1932, 21 — general view of the ventral and 22 — of the dorsal side
 - 23-24: *Euplotes zenkewitchi* Burkovsky, 1970, 23 — general view of the ventral and 24 — of the dorsal side
 - 25: *Euplotes harpa* Stein, 1859, general view of the ventral side
 - 26: *Uronychia transfuga* Ehrenberg, 1838, general view of the dorsal side
 - 27: *Aspidisca aculeata* Ehrenberg, 1838, general view of the ventral side
 - 28: *Aspidisca leptaspis* Fresenius, 1865, general view of the ventral side
- Microphotographs made from silver impregnated preparations according to Chatton et Lwoff

The text in this section is extremely faint and illegible. It appears to be a multi-paragraph academic discussion, possibly related to curriculum theory or educational practice. The content is too light to transcribe accurately.



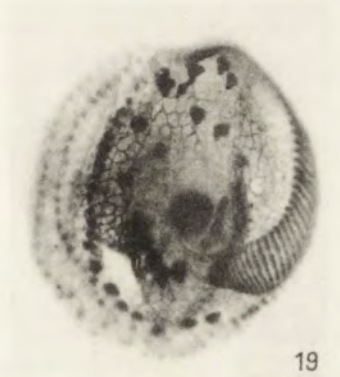
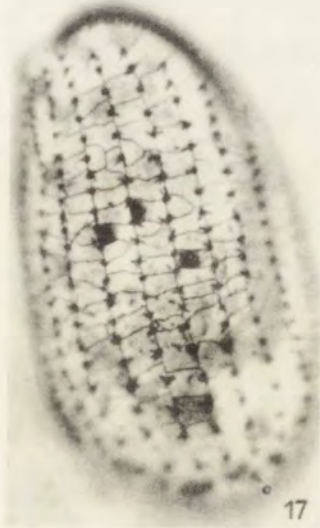
F. G. Agamaliev

auctor phot.



F. G. Agamaliev

auctor phot.



F. G. Agamaliev

auctor phot.



F. G. Agamaliev

auctor phot.

I. B. RAIKOV

Fine structure of the nuclear apparatus of a lower psammobiotic ciliate, *Tracheloraphis dogieli* RaikovУльтраструктура ядерного аппарата низшей псаммофильной инфузории
Tracheloraphis dogieli Raikov

Among the psammobiotic (sand-dwelling) ciliates of the marine intertidal zone, representatives of the family *Trachelocercidae* are especially prominent due to their diversity, abundance, and characteristic morphology. Basically, all the *Trachelocercidae* have a nuclear apparatus consisting of multiple diploid macronuclei, which are relatively DNA-poor and incapable to divide, and of compact micronuclei which can divide mitotically and eventually differentiate into macronuclei (for review see Raikov 1969). However, these nuclei may largely vary in number and are often grouped into one or several nuclear complexes called "nuclear capsules" or "complex nuclei", which obviously is a secondary complication of the basic type.

Two members of the *Trachelocercidae* have up to now been investigated electron microscopically in respect to their nuclei. In *Tracheloraphis caudatus*, Raikov and Dragesco (1969) described the structure of the numerous nuclear groups comprising four macronuclei and two micronuclei each. The macronuclei were shown to contain large polymorphic nucleoli, strongly despiralized chromatin, with only small chromocenters, and peculiar proteinaceous cristalloids of unknown significance. In *Trachelonema sulcata*, which has many free macronuclei and micronuclei, the former contain highly polymorphic nucleoli, relatively large chromocenters, and proteinaceous "spheres" apparently homologous to the cristalloids (Kovaleva and Raikov 1970).

Tracheloraphis dogieli Raikov, 1957 is one of the largest forms among the *Trachelocercidae* (up to 2 mm long), of conspicuous brown colour when alive. This species has first been found in the Barentz and White seas (Raikov 1957, 1960, 1962) and later recorded also from Roscoff, France (Dragesco 1963), the Japan sea (Raikov 1963), and the Black sea (Kovaleva 1966). Its nuclear apparatus has been investigated light microscopically (Raikov 1957, 1958) and its macro-

¹ Permanent address.

nuclei shown to contain numerous nucleoli and numerous large chromocenters, a combination not yet studied electron microscopically. A preliminary report of the present results has already been published (Raikov 1972 a).

Material and methods

The specimens used were found in samples of fine sand taken in November 1970 from the intertidal zone of the "Aber de Roscoff" bay and at the east side of the "Ile Verte", both near the Roscoff Biological Station, France. Fixation was carried out for 40 min on ice, with 6% glutaraldehyde in 0.1 M cacodylate buffer (pH 7.4), containing 10% saccharose and 0.003% calcium chloride. The ciliates were rinsed with cold cacodylate buffer containing CaCl_2 and 30% saccharose and post-fixed 30 min on ice with 2% osmium tetroxyde in the same buffer but with 27% saccharose (all the three solutions were isoosmotic). Four baths of cold cacodylate buffer with CaCl_2 followed, containing respectively 30%, 20%, 10% and no saccharose, 10 min in each; then the ciliates were transferred to distilled water, allowed to warm to room temperature, and pre-embedded into agar gel. Small agar blocks were embedded in Epon 812 and cut with a diamond knife on a Reichert OM U-2 microtome.

The sections, stained 2 h with saturated aqueous uranyl acetate and 15 min with Reynolds' lead citrate, were examined with Siemens Elmiskop I and IA microscopes at the Zoology Department, Clermont-Ferrand University.

Some additional material has been collected by Z. Matvejeva at the Barentz sea in 1971, fixed with osmium tetroxyde, and examined by her with a Hitachi HU 11B microscope at the Leningrad University (Pl. II 5 and III 8).

Results

The light microscopic morphology of *Tracheloraphis dogieli* is summarized in Fig. 1. This ciliate has a highly variable number of both macronuclei and micronuclei (Raikov 1957, 1958, 1962, Dragesco 1963). In Roscoff, most individuals had 10 to 30 macronuclei and 5 to 15 micronuclei. The nuclei are arranged in a single row along the body (Fig. 1 A). Adult macronuclei (Fig. 1 B, MA), generally oval, 12–25 μm long, contain numerous Feulgen-negative nucleoli (N) and irregularly-shaped Feulgen-positive chromocenters (C). Developing macronuclei, which are formed in the cycle of each cell division by transformation of some micronuclei, are spherical, contain only few small nucleoli and many chromatin grains (A). The micronuclei (MI) are oval or bean-shaped, about 7 μm long, sharply and uniformly Feulgen-positive.

Essentially the same structural elements appear in survey electron micrographs of the nuclei (Pl. I 1). The micronuclei (MI) generally have a dense spongy appearance. The macronuclei (MA) are larger, somewhat irregular in shape, and contain a matrix of low electron density with several dense intranuclear bodies embedded into it. The endoplasm of *T. dogieli* is, like that of many other Trachelocercids (Raikov and Dragesco 1969), highly vacuolated, and in fact reduced to small cytoplasmic islets containing mitochondria (Pl. I 1, II 4, MC), dictyosomes, ribo-

somes (Pl. I 1, R), lipid droplets, developing trichocysts, etc. These islets are interconnected with numerous thin endoplasmic trabeculae forming a network inside the very large endoplasmic lacunae (Pl. I 1). Around each macronucleus and each micronucleus, the cytoplasm properly speaking is reduced to a very thin perinuclear layer (Pl. I 1, 2, II 4, 5, III 9, PL) outside of which a large clear perinuclear vacuole (PV) is prominent. Some trabeculae cross this vacuole and connect the perinuclear

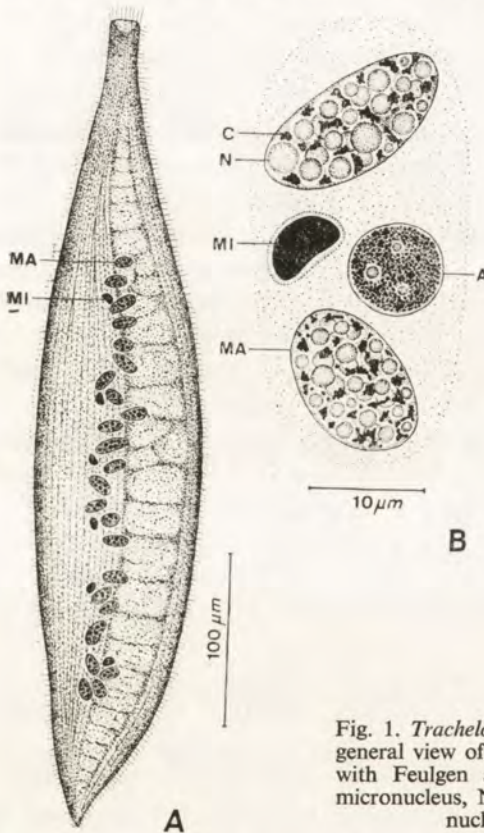


Fig. 1. *Tracheloraphis dogieli* Raikov (light microscopy): A — general view of a fixed and stained animal, B — nuclei stained with Feulgen and light green. MA — macronucleus, MI — micronucleus, N — nucleolus, C — chromocenter, A — macronuclear anlage. After Raikov 1962

layer of cytoplasm with some endoplasmic islets (Pl. I 2, III 9, T). Also, the lumen of the vacuole contains many small particles of cytoplasm apparently floating free inside it (Pl. I 1, 2, II 4, VI 16).

Generally, each nucleus has its own isolated perinuclear layer of cytoplasm. However, developing macronuclei often lie in a common cytoplasmic islet with its sister micronucleus, so that the amount of perinuclear cytoplasm is here larger and its uniformly reticular appearance obvious (Pl. VI 16). Except these cases, there are no nuclear groups limited with any common cytoplasmic membranes in *T. dogieli*; such groups, however, exist in *Tracheloraphis caudatus* (Raikov and Dragesco 1969).

The micronuclei

The micronuclei (Pl. I 1-3, VI 16, 17, MI) are limited by a two-membraned envelope showing numerous pores. It is tightly applied to the chromatin and therefore not easily seen in most sections. The distance between the two membranes of the envelope is uniformly small, and a third cytoplasmic membrane, that separating the perinuclear layer of cytoplasm from the lumen of the perinuclear vacuole, generally lies parallel to the outer membrane of the micronuclear envelope (Pl. I 2, arrow), except where this membrane encircles two nuclei at once (Pl. VI 16, arrow).

The contents of a micronucleus is represented by an electron dense material filling it almost uniformly, with only small electron transparent alveoli (Pl. I 2, 3). This material corresponds to the Feulgen-positive and histone containing substance known from light microscopic cytochemistry (Raikov 1957, 1958) and thus must be a DNA-histone complex. Separate chromosomes or chromonemata, being too densely packed, are indistinguishable in an interphase micronucleus of *T. dogieli*. At high magnification, this material is seen to consist of tightly packed fibrils about 100 Å thick, which in their turn consist of two parallel subfilaments 30 Å thick, separated by a space of about 40 Å (Pl. I 3, arrows). The subfilaments are thus in the range of size of the DNA molecules coupled with histone. The clear alveoli inside a micronucleus contain the same 100 Å double fibrils but more loosely packed (Pl. I 3, arrowhead). No granular component is seen in the micronucleus.

The macronuclei

The general appearance of the macronuclei is vesicular (Pl. I 1, II 4). Like the micronuclei, they lie inside large perinuclear vacuoles and only a thin layer of cytoplasm adheres to the surface of each macronucleus. This layer is separated from the perinuclear vacuole by a single imperforate membrane (Pl. II 4, 5, III 9, arrows), and from the nucleoplasm, by a typical two-membraned macronuclear envelope (NE). The space between the two membranes of the latter is narrow (about 150 Å); the nuclear pores are numerous, large (some 800-900 Å in diameter), and seem to have no diaphragm (Pl. II 5, P). In tangential sections (Pl. III 8), the pores show faint outlines with no dense annuli, and only sometimes a central element. Their number per square micron is about 10-12.

Two types of dense intranuclear bodies are constantly seen in the macronuclei, the nucleoli and the chromocenters (Pl. I 1, II 4, N and C). In addition, some but not all macronuclei contain less dense structures called here "spheres" (Pl. I 1, II 4, S).

The nucleoli are always numerous (up to 10-15 per macronucleus, according to light microscopical data). They are generally compact, up to 4 µm large, randomly scattered throughout the macronucleus, and only slightly vacuolated (Pl. II 4). They have a somewhat denser core which is fibrillar in nature; towards the periphe-

ry, the fibrils are gradually transformed (skeined up?) into 130 Å large granules (Pl. III 6).

At the periphery of some nucleoli, one may see an indentation which contains a dense fibrillar axis entering the nucleolus (Pl. III 7, VI 16, NO). This seems to be the nucleolar organizer, i.e., a part of a chromonema twisted in a groove or a channel inside a nucleolus. In reality, some clear "vacuoles" in the nucleolus, especially those having a denser "inclusion", seem to be cross sections of such channels containing nucleolar organizers (Pl. II 4, NO).

The macronuclear chromocenters are, in *T. dogieli*, also numerous and very conspicuous. They reach 3 µm in diameter. The chromocenters are even denser than nucleoli, polymorphic in shape, and characteristically contain narrow clear lacunae or "clefts" (Pl. I 1, II 4, III 6, IV 11, V 14, 15, VI 16, C). These clefts often directly communicate with the nucleoplasm (Pl. III 6, IV 11, V 15, arrows). This indicates that chromocenters actually are lengths of heterochromatic chromosomes or parts of chromosomes, tightly folded upon themselves. However, some clefts may be widened and contain small rounded bodies (Pl. III 6) or even numerous particles of variable size and shape that seem to be pinched off the walls of the clefts (Pl. V 15). The significance of these intrachromocentral structures is unknown.

As to the dense material of the chromocenters themselves, it consists of tightly packed 100 Å thick fibrils subdivided, in their turn, in two parallel 30 Å thick subfilaments. It is thus identical in fine structure to the micronuclear chromatin. The smaller particles inside the chromocenters have the same fine structure than its main substance.

The nucleoplasm filling up the macronuclei is reticulate (Pl. II 4). At higher magnifications, it is seen to contain tangled fibers, about 100 Å thick, which may (or may not) be DNA-histone and correspond to despiralized chromosomal material. The nucleoplasm contains also some granules resembling those of the periphery of nucleoli (Pl. III 6, G). These granules are sometimes very numerous and form larger aggregates of spongy structure (Pl. IV 10, 11, GA). The granules and their aggregates seem to be detached from the periphery of some nucleoli and probably are RNP granules (precursors of ribosomes) on their way from the nucleolus to the cytoplasm.

In rare cases, the macronuclear nucleoplasm shows clear vacuoles containing small (0.1–0.2 µm) enigmatic bodies (Pl. III 9, EB). These may be intranuclear parasites of a very simple organization, certainly too simple to hold them for bacteria or rickettsiae. They have no limiting membrane, no ribosomes. Somewhat similar bodies have been observed by Schuster (1969) in the nucleus of *Naegleria gruberi* and considered by him to be viruses or related organisms.

The spheres occur in no more than 10 per cent of the macronuclei examined. In a single specimen of *T. dogieli*, most macronuclei usually contain no spheres while some others do (Pl. I 1). This seems to indicate that appearance of the spheres is not related to the physiological state of any given individual nor to the stage of

its division cycle. More probably, it depends on the differences in age between individual macronuclei present in a single specimen. Since diploid macronuclei never divide and are segregated at cell division, when also new macronuclei differentiate, they necessarily are of unequal age in a single specimen.

Usually there is one sphere per macronucleus (Pl. I 1, II 4, S). It is perfectly round, up to 3 μm large, and much more electron transparent than both the nucleoli and the chromocenters. It has no envelope of any type. At higher magnifications, a sphere is seen to consist of irregularly tangled fibrils of medium electron density, which are certainly not tubular and have a diameter of about 80 \AA (Pl. IV 11, 12, V 13).

The sphere often shows a close association with one (Pl. II 4, IV 11) or several chromocenters. Up to three chromocenters have been seen adjacent to a single sphere (Pl. V 13). When no such contact is observed, it may always be supposed that the associated chromocenter is out of the plane of the section (Pl. I 1). The contact between a chromocenter and a sphere is very intimate, the former showing a cup-like depression which repeats the circular outline of the latter (Pl. IV 11). The DNP fibrils of the chromocenter do not protrude over the surface of this depression, so the outline of the chromocenter in the contact zone is very clear-cut. The surface of the sphere is not so neat; its outer 80 \AA thick fibrils are not exactly aligned and appear in less than 200 \AA from the surface of the chromocenter. No special structures are visible in the narrow clearance between the two organoids. Also, no evidence of continuity between the fibrils of the sphere and those of the chromocenter could be found (Pl. IV 11, V 13).

Chromatin bodies much smaller than typical chromocenters (about 0.1 μm in diameter) are often seen in the nucleoplasm around a sphere (Pl. IV 11, V 13, CB).

Contacts between chromocenters and nucleoli, though occurring (Pl. V 14, 15), are neither close nor characteristic (cf. Pl. I 1, II 4, III 6). In cases of contact, there is no cup-like depression on the surface of either organoid, and usually there are some detached nucleolar RNP granules which intercalate between them (Pl. V 14).

No association of the spheres with the nucleoli has ever been observed. Also, they never have been seen to pass into the cytoplasm.

Developing macronuclei

Unfortunately, no early stages of macronuclear development have been observed electron microscopically. The only macronuclear anlagen found were rather advanced and may be termed young macronuclei (Pl. VI 16, MA). They are smaller than adult macronuclei (about 10–12 μm) and have a denser matrix in which fuzzy strands probably corresponding to partly despiralized chromosomes are still discernible. Their nucleoli (Pl. VI 16, N) are not yet numerous (often two, as known from light microscopy), rather small, and often with a very distinct nucleolar organizer (NO). The chromocenters are already numerous but only few of them are as large as those of adult macronuclei and have the morphology typical of them

(Pl. VI 16, C). Most of the chromocenters are small (about 1 μm), spherical, and have no characteristic clear clefts (Pl. VI 16, YC). No spheres occur in young macronuclei.

Young macronuclei often share a single cytoplasmic islet with a micronucleus, as already described above (Pl. VI 16). This is doubtlessly the result of the fact that a macronuclear anlage usually develops from one of the two sister micronuclei after mitosis (Raikov 1957, 1958). Being sister nuclei, an anlage and a micronucleus continue to occupy, for some time, a single islet where the mitotic spindle was previously located.

In these cases, the envelopes of the anlage and of the micronucleus are often in very close contact (Pl. VI 16, 17). There is almost no separating cytoplasm, rarely single small cytoplasmic vesicles intercalated between the nuclei (Pl. VI 17).

Discussion

The nuclear apparatus of *Tracheloraphis dogieli* represents another modification of the general type of nuclear ultrastructure peculiar to the lower ciliates provided with diploid non-dividing macronuclei. From the viewpoint of arrangement of the nuclei, *T. dogieli* belongs to the species which have both macronuclei and micronuclei lying free in the cytoplasm. Among the species studied electron microscopically, *Loxodes magnus* (De Puytorac and Njiné 1970) and *Trachelonema sulcata* (Kovaleva and Raikov 1970) belong to the same type. On the other hand, *Tracheloraphis caudatus* (Raikov and Dragesco 1969) and members of the genus *Kentrophoros* (Raikov 1972 b, c) have nuclei arranged into several nuclear groups each consisting of both macronuclei and micronuclei.

It is clear now that the tendency to form nuclear groups, peculiar to the lower ciliates, is closely related to the highly vacuolated (or lacunated) structure of their cytoplasm. In the three species studied electron microscopically, which have free macronuclei and micronuclei, *Loxodes magnus*, *Tracheloraphis dogieli*, and *Trachelonema sulcata*, the nuclei are as a rule individually surrounded by large perinuclear vacuoles or lacunae, the cytoplasm immediately adjacent to the nuclei being reduced to thin perinuclear layers. This layer is necessarily separated from the perinuclear vacuole by a single imperforate cytoplasmic membrane, obviously belonging to the system of the smooth endoplasmic reticulum. So, the two membranes of the nuclear envelope proper become paralleled by a third membrane. One may say that each nucleus occupies a separate cytoplasmic islet floating in the perinuclear vacuole or suspended on thin cytoplasmic trabeculae inside it.²

² A quite comparable "exonuclear vacuome" or "perinuclear lacunar system" exists in the foraminiferans *Ovamina opaca* (Dahlgren 1967 a) *Hippocrepinella alba* (Dahlgren 1967 b), *Allogromia laticollaris* (Schwab 1970), in the dinoflagellate *Noctiluca* (Soyer 1969) and some other Protozoa.

The only step necessary for change from separate nuclei to nuclear groups is now the acquisition of an ability of sister nuclei to remain definitely in a common cytoplasmic islet. The beginning of this phenomenon is actually observed in *T. dogieli* in the case of a developing macronucleus and its sister micronucleus. If such nuclear union is retained for a longer time, the membrane of the cytoplasmic islet will automatically encircle the entire group of nuclei, passing from one nucleus onto another at points where they are juxtaposed. This condition in fact exists in *Tracheloraphis caudatus* which has groups usually of four macronuclei and two micronuclei in each (Raikov and Dragesco 1969). A still further complication occurs when additional flattened saccules appear around each nuclear group, possibly in result of flattening of some perinuclear vacuoles. This is the case of the so-called "nuclear capsule" found in *Kentrophoros latum* (Raikov 1972 b).

It may be asked how nucleo-cytoplasmic exchanges are assured in *T. dogieli*, the macronuclei being enclosed in isolated cytoplasmic islets. The trabecules connecting the latter with other cytoplasmic masses, those containing ribosomes and/or mitochondria, etc., are apparently too thin and sparse to serve as effective pathways. No direct observations being as yet available, it may only be supposed that small cytoplasmic particles, abundant in the perinuclear vacuoles, are highly labile structures, constantly pinching off the perinuclear cytoplasm to fuse later with other islets, and vice versa.

From the viewpoint of internal structure, the macronuclei of *Tracheloraphis dogieli* show essentially the same components than those of other lower ciliates do. They contain chromocenters, nucleoli, and sometimes spheres. However, in what concerns fine structure, macronuclei of *T. dogieli*, with numerous prominent nucleoli and many large chromocenters, represent a new modification of the general type. Up to now, only species with a single large nucleolus and fairly dispersed chromatin in their macronuclei (*Loxodes* — Mashansky 1963, De Puytorac et Njiné 1970), those with one or several nucleoli and considerably dispersed chromatin (*Tracheloraphis caudatus* — Raikov and Dragesco 1969, *Trachelonema sulcata* — Kovaleva and Raikov 1970), those with few nucleoli and several medium-sized chromocenters (*Kentrophoros latum* — Raikov 1972 b), and those with few small nucleoli and a single giant chromocenter (*Kentrophoros fistulosum* — Raikov 1972 c) were investigated electron microscopically. The presence of much condensed chromatin does not imply, in *Tracheloraphis dogieli*, that all or almost all the macronuclear chromatin of this species is heterochromatic. It must be remembered that also the micronuclei of this species are unusually large, so the initial chromatin content of a differentiating macronucleus must be high, and a considerable fraction of it may remain euchromatic (despiralized). This situation is unlike that in *Kentrophoros fistulosum*, where almost all the macronuclear chromatin is condensed.

As to the spheres, they are, in *T. dogieli*, very much like those in *Trachelonema sulcata*, *Kentrophoros fistulosum*, and especially *Kentrophoros latum*. In the last

two species and in *T. dogieli*, the spheres are of the same size range and electron density, and consist of similar solid 80 Å fibers (Raikov 1972 b, c). In *Trachelonema sulcata*, they are denser and more homogeneous, though basically also fibrillar (Kovaleva and Raikov 1970). The spheres have not been noted light microscopically in the macronuclei of *T. dogieli*, probably being masked by the numerous nucleoli and chromocenters. Therefore, in this species, there is no direct evidence as to the cytochemical properties of the spheres. But in *Trachelonema sulcata* and the two *Kentrophoros* species they are essentially proteinaceous, and it may be assumed that this is the case also in *T. dogieli*. In all these species, the spheres arise in direct contact with the chromocenters, and this is certainly a phenomenon of general, though not yet understood significance.

In *Kentrophoros latum*, separate patches of 80 Å fibers are formed inside the chromocenters, to fuse later with the main sphere. No such phenomenon was observed in *T. dogieli*, but the contact between a sphere and one or several chromocenters is nevertheless surprisingly close here also. The possible function of the spheres has been discussed elsewhere (Raikov 1972 b, c, d) but still remains unknown. It may only be added, to the list of comparable structures found in the nuclei of other Protozoa and Metazoan cells, the case of the nucleus of the mature schizont of the coccidian *Aggregata* where an elongated fibrillar body appears preceding the first schizogonic mitoses (Porchet-Henneré and Richard 1971).

Acknowledgements

The main part of this work has been carried out during two stays of the author in France (1970/71 and 1972), at the Zoology Department, Clermont-Ferrand University. The author is most cordially grateful to Professor P. de Puytorac, Head of the Department, for making these stays possible and for many valuable and stimulating discussions. The author also acknowledges the expert technical assistance of Mr and Mme Guillaume and Mr Vincenot, of the same Department. The micrographs of the Barentz sea specimens of *T. dogieli* have been made available through courtesy of Z. Matvejeva, of the Biological Institute, Leningrad University.

Summary

The marine ciliate *Tracheloraphis dogieli* Raikov (*Holotricha*, *Gymnostomatida*, *Trachelocercidae*) has a variable number of both macronuclei and micronuclei, which are arranged in a longitudinal row and show no groupwise union. Each nucleus is individually coated with only a thin layer of perinuclear cytoplasm, outside of which there is a large perinuclear vacuole. This is a part of the highly developed general lacunar system of the cell. However, developing macronuclei sometimes share an islet of perinuclear cytoplasm with its sister micronucleus.

The micronuclei, limited with a nuclear envelope of usual type, contain spongy electron dense DNP material. This is made of 100 Å thick fibrils, in their turn consisting of two parallel 20 Å thick subfilaments.

The macronuclei are vesicular and contain numerous nucleoli and multiple large chromocenters. The macronuclear envelope is perforated with "open" pores counting 10–12 per square micron. The nucleoli are compact, have a fibrillar core and a granular cortex, and often show nucleolar organizers. The chromocenters consist of folded lengths of heterochromatic chromosomes and their DNP has the same fine structure than that of the micronuclei. Some macronuclei contain also single spheres of low electron density, probably proteinaceous, consisting of tangled solid (not tubular) 80 Å fibers. The spheres show close association with one to three chromocenters. No passage of spheres into the cytoplasm has been observed.

The ultrastructure of late macronuclear anlagen is described. These have a denser nucleoplasm and smaller chromocenters than adult macronuclei.

РЕЗЮМЕ

Морская инфузория *Tracheloraphis dogieli* Raikov (*Holotricha*, *Gymnostomatida*, *Trachelocercidae*) имеет варьирующее число макро- и микронуклеусов, расположенных в виде продольного ряда и не образующих ядерных групп. Каждое ядро по отдельности покрыто тонким слоем околядерной цитоплазмы, снаружи от которой находится полость крупной перинуклеарной вакуоли. Последняя является частью общей сильно развитой лукунарной системы цитоплазмы. Однако, развивающиеся макро- и микронуклеусы иногда лежат в общем островке перинуклеарной цитоплазмы со своим сестринским микронуклеусом.

Микронуклеусы окружены ядерной оболочкой обычного типа и заполнены губчатым электронноплотным материалом (ДНП). Последний состоит из фибрилл толщиной 100 Å, образованных, в свою очередь, двумя параллельными субфиламентами толщиной по 30 Å.

Макронуклеусы пузырьковидны, содержат многочисленные ядрышки и множественные крупные хромоцентры. Оболочка макро- и микронуклеуса пронизана "открытыми" порами (10–12 на кв. микрон). Ядрышки компактные, с фибриллярной сердцевиной и гранулярным кортексом, часто видны нуклеолярные организаторы. Хромоцентры образованы гетерохроматиновым тяжем, уложенным в компактное тело. Составляющая их ДНП имеет ту же ультраструктуру, что у ДНП микронуклеуса. Некоторые макро- и микронуклеусы содержат также одиночные сферы небольшой электронной плотности, по-видимому, белковые, состоящие из извитых сплошных (не трубчатых) фибрилл толщиной 80 Å. Сферы регулярно контактируют с одним или двумя-тремя хромоцентрами, что позволяет предполагать участие конденсированного хроматина в их формировании. Выхода сфер в цитоплазму мы не наблюдали.

Описывается ультраструктура развивающегося макро- и микронуклеуса на стадии появления ядрышек. Он характеризуется более плотным матриксом и сравнительно мелкими хромоцентрами по сравнению со взрослым макро- и микронуклеусом.

REFERENCES

- Dahlgren L. 1967 a: On the ultrastructure of the gamontic nucleus and the adjacent cytoplasm of the monothalamous foraminifer *Ovammmina opaca* Dahlgren. Zool. Bidr. Upps., 37, 77–112.
 Dahlgren L. 1967 b: On the nuclear distribution of DNA and RNA and on the ultrastructure of nuclei and adjacent cytoplasm of the foraminifers *Hippocrepinella alba* Heron-Allen and Earland and *Globobulimina turgida* (Bailey). Zool. Bidr. Upps., 37, 113–138.
 Dragesco J. 1963: Compléments à la connaissance des Ciliés mésopsammiques de Roscoff. I. Holotriches. Cah. Biol. Mar., 4, 91–119.

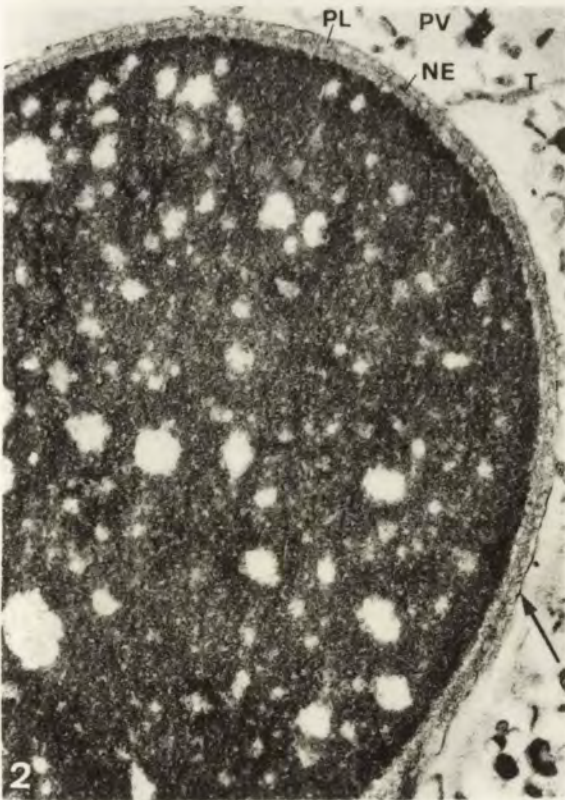
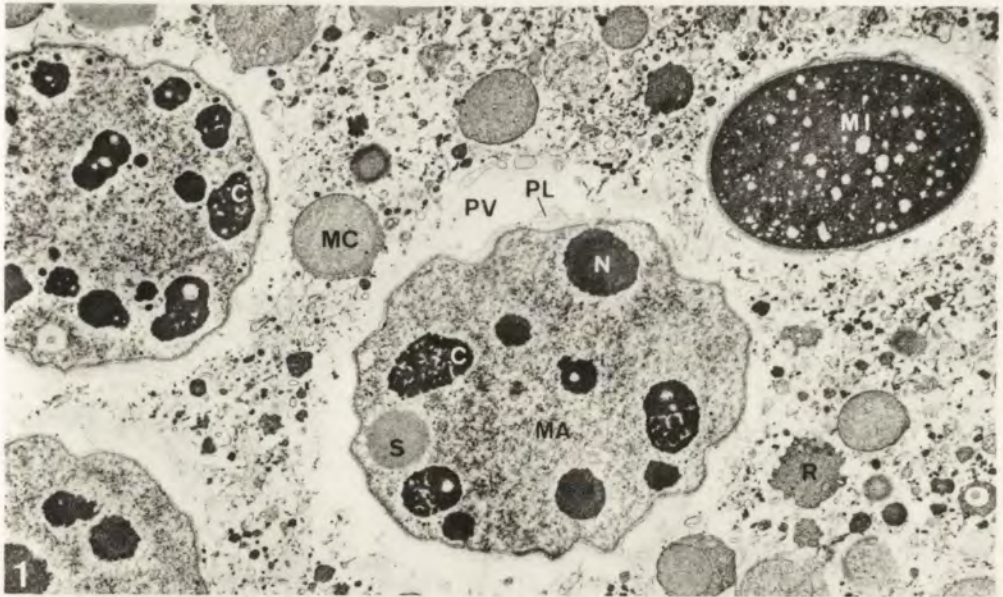
- Kovaleva V. G. 1966: Infuzorii mezopsammona peščanyh bucht Černogo morja. Zool. Zh., 45, 1600–1611.
- Kovaleva V. G. i Raikov I. B. 1970: Ultrastruktura mikronukleusov i diploidnyh makronukleusov nižšej infuzorii *Trachelonema sulcata*. Citologija, 12, 1446–1455.
- Mashansky V. F. 1963: Elektronomikroskopičeskoje issledovanije makronukleusov nekotorych infuzorij. In: Morfologija i Physiologija Prostejšikh (Sb. rabot N° 3 Inst. Citol. AN SSSR), Leningrad, 3–8.
- Porchet-Henneré E. et Richard A. 1971: La schizogonie chez *Aggregata eberthi*, étude en microscopie électronique. Protistologica, 7, 227–259.
- Puytorac P. de et Njiné T. 1970: Sur l'ultrastructure des *Loxodes* (Ciliés Holotriches). Protistologica, 6, 427–444.
- Raikov I. B. 1957: Jadernyj apparat i jego reorganizacija w cikle delenija u infuzorij *Trachelocerca margaritata* Kahl i *T. dogieli*, sp. n. (*Holotricha*). Zool. Zh., 36, 344–359.
- Raikov I. B. 1958: Der Formwechsel des Kernapparates einiger niederer Cilaten. I. Die Gattung *Trachelocerca*. Arch. Protistenk., 103, 129–192.
- Raikov I. B. 1960: Intersticialnaja fauna infuzorij peščanoj litorali Dalnezelenekoj bukhty (Vostočnyj Murman). Tr. Murm. Morsk. Biol. Inst., 2 (6), 172–185.
- Raikov I. B. 1962: Les Ciliés mésopsammiques du littoral de la Mer Blanche (U.R.S.S.), avec une description de quelques espèces nouvelles ou peu connues. Cah. Biol. Mar., 3, 325–361.
- Raikov I. B. 1963: Infuzorii mesopsammona Ussurijskogo zaliva (Japonskoje more). Zool. Zh., 42, 1753–1767.
- Raikov I. B. 1969: The macronucleus of Ciliates. In: Research in Protozoology, (ed. T. T. Chen), Pergamon Press, Oxford and New York, Vol. 3, 1–128.
- Raikov I. B. 1972 a: Ultrastructures macronucléaires et micronucléaires de *Tracheloraphis dogieli*, Cilié marin à macronoyaux diploïdes. C. R. Soc. Biol. Paris, 166, 608–611.
- Raikov I. B. 1972 b: Ultrastructure des "capsules nucléaires" (noyaux composés) du Cilié psammophile *Kentrophoros latum* Raikov, 1962. Protistologica, 8, 299–313.
- Raikov I. B. 1972 c: The nuclear apparatus of the psammophilic ciliate *Kentrophoros fistulosum* Fauré-Fremiet: structure, divisional reorganization, and ultrastructure. Acta Protozool., 10, 227–248.
- Raikov I. B. 1972 d: Ultrastructure des inclusions protéïques dans les macronoyaux diploïdes de quelques Ciliés holotriches psammophiles. J. Protozool., 19, Suppl., 72.
- Raikov I. B. et Dragesco J. 1969: Ultrastructure des noyaux et de quelques organites cytoplasmiques du Cilié *Tracheloraphis caudatus* Dragesco et Raikov (*Holotricha*, *Gymnostomatida*). Protistologica, 5, 193–208.
- Schuster F. L. 1969: Intranuclear virus-like bodies in the amoeboflagellate *Naegleria gruberi*. J. Protozool., 16, 724–727.
- Schwab D. 1970: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Foraminifere *Allogromia laticollaris* Arnold. Der heranwachsende Agamont. Z. Zellforsch., 108, 35–45.
- Soyer M.-O. 1969: L'enveloppe nucléaire chez *Noctiluca miliaris* Suriray (*Dinoflagellata*). I. Quelques données sur son ultrastructure et son évolution au cours de la sporogénèse. J. Microsc., 8, 569–580.

EXPLANATION OF PLATES I-VI

Fine structure of the nuclear apparatus of *Tracheloraphis dogieli* Raikov

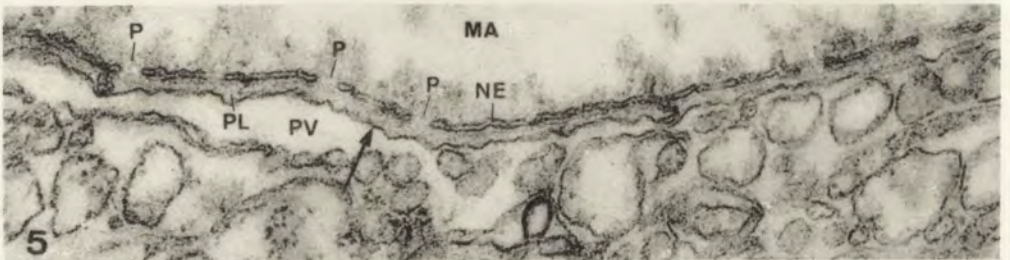
- 1: Survey micrograph showing three macronuclei and one micronucleus. 5000×
- 2: Part of a micronucleus. Membrane limiting the perinuclear cytoplasm at arrow. 23 000×
- 3: Micronuclear chromatin. Its 100 Å fibrils show subfilaments both in the dense area (arrows) and in an alveolus (arrowhead). 140 000×
- 4: A macronucleus located in the perinuclear vacuole and showing the membrane limiting the perinuclear layer of cytoplasm (at arrow). 14 000×
- 5: Macronuclear envelope showing pores, perinuclear cytoplasm, and its membrane (at arrow). The perinuclear vacuole is here rather collapsed. 32 000×
- 6: Part of a macronucleus showing a nucleolus and a chromocenter. The "clefts" in the latter communicate with the nucleoplasm (at arrow). 63 000×
- 7: Nucleolar organizer in a groove of a nucleolus, 80 000×
- 8: Tangential section of the macronuclear envelope showing pores. 30 000×
- 9: Periphery of a macronucleus showing nuclear envelope, perinuclear cytoplasm with its membrane (at arrow), and an enigmatic inclusion in the nucleoplasm. 36 000×
- 10: Granular aggregates in the macronucleus. 32 000×
- 11: Part of a macronucleus showing a sphere in close contact with a chromocenter, and a granular aggregate in the nucleoplasm. Intrachromocentral "cleft" communicating with the nucleoplasm at arrow. 48 000×
- 12: Part of a sphere showing component fibrils. 87 000×
- 13: Sphere associated with three chromocenters. 35 000×
- 14: Contact between a nucleolus and a chromocenter. 100 000×
- 15: Chromocenter showing particles in its clefts which also communicate with the nucleoplasm (at arrows). 37 000×
- 16: Young macronucleus sharing a cytoplasmic islet, limited by a membrane (arrows), with a micronucleus. 10 000×
- 17: Detail of fig. 16 showing close contact between the macronuclear and the micronuclear envelopes. 23 000×

Abbreviation used: C — chromocenter, CB — chromatin bodies in the nucleoplasm, EB — enigmatic (virus?) bodies, G — granules in the nucleoplasm, GA — granular aggregates, MA — macronucleus, MC — mitochondrion, MI — micronucleus, N — nucleolus, NE — nuclear (macro- or micronuclear) envelope, NO — nucleolar organizer, P — pores of the nuclear envelope, PL — perinuclear layer of cytoplasm, PV — perinuclear vacuole, R — ribosomes, S — spheres, T — cytoplasmic trabeculae, YC — young chromocenters.



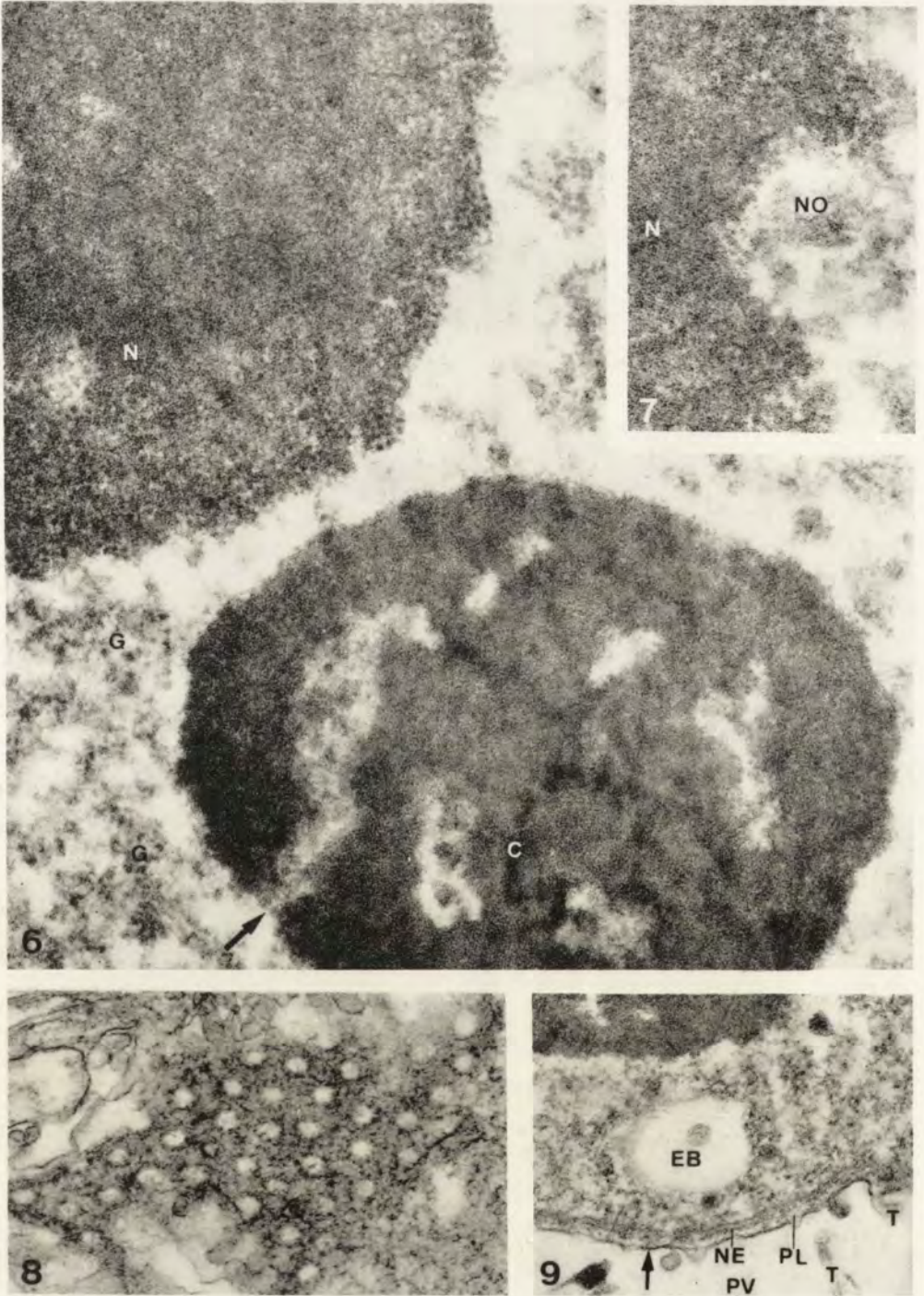
I. B. Raikov

auctor phot.



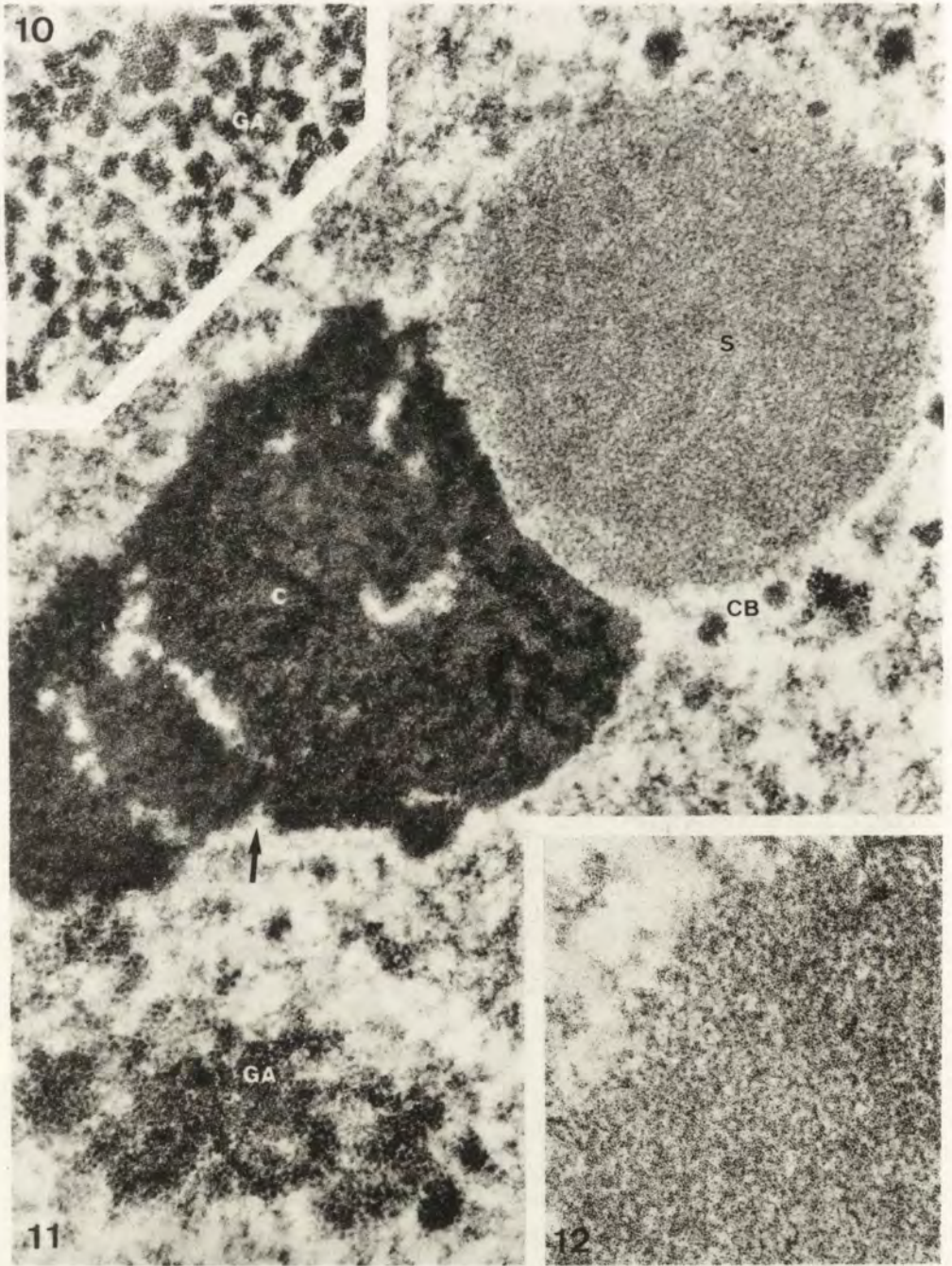
I. B. Raikov

auctor phot.



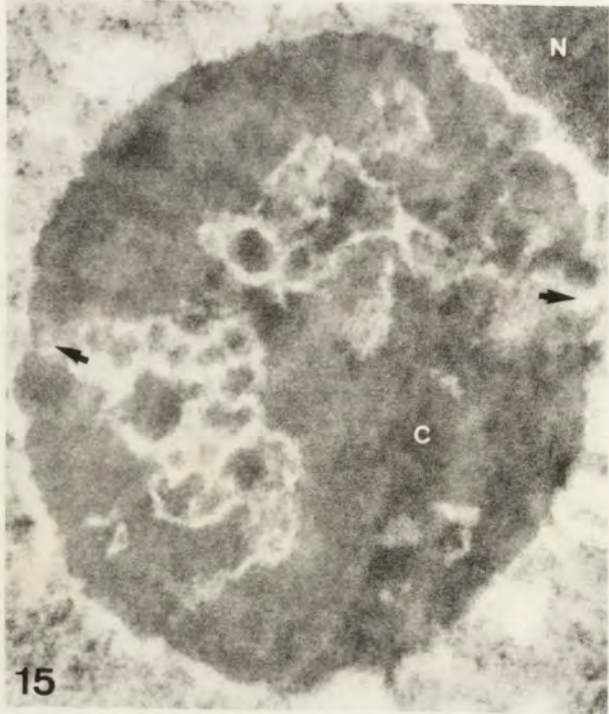
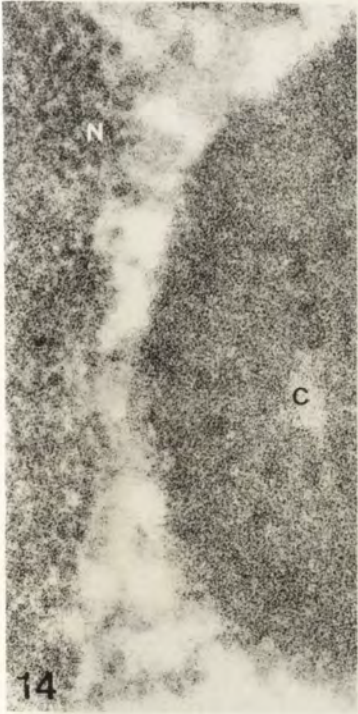
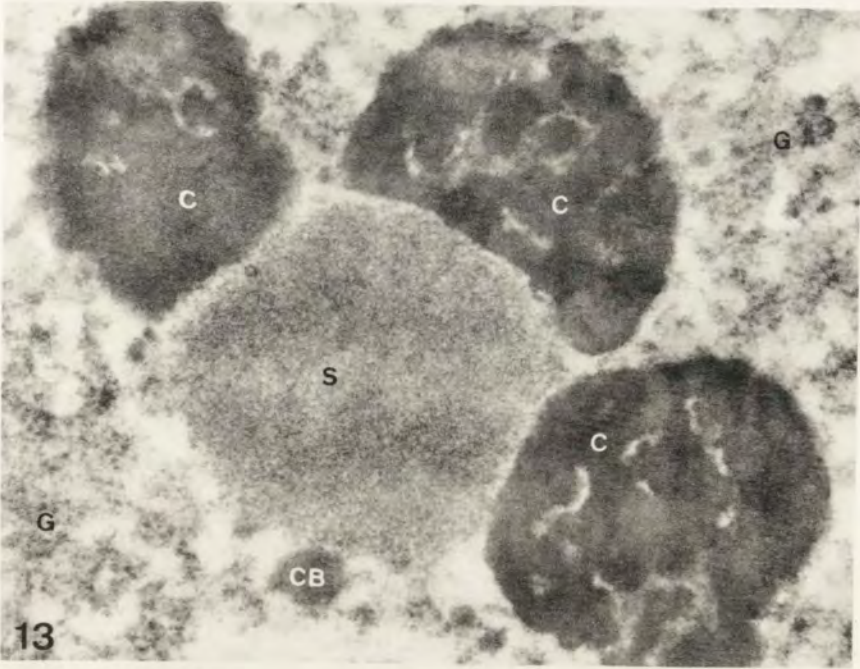
I. B. Raikov

auctor phot.



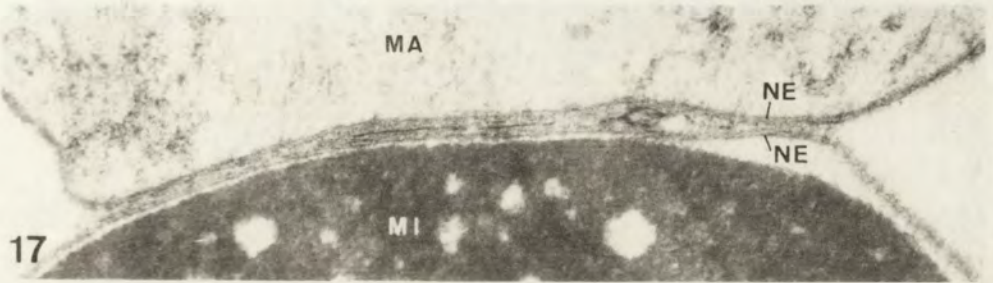
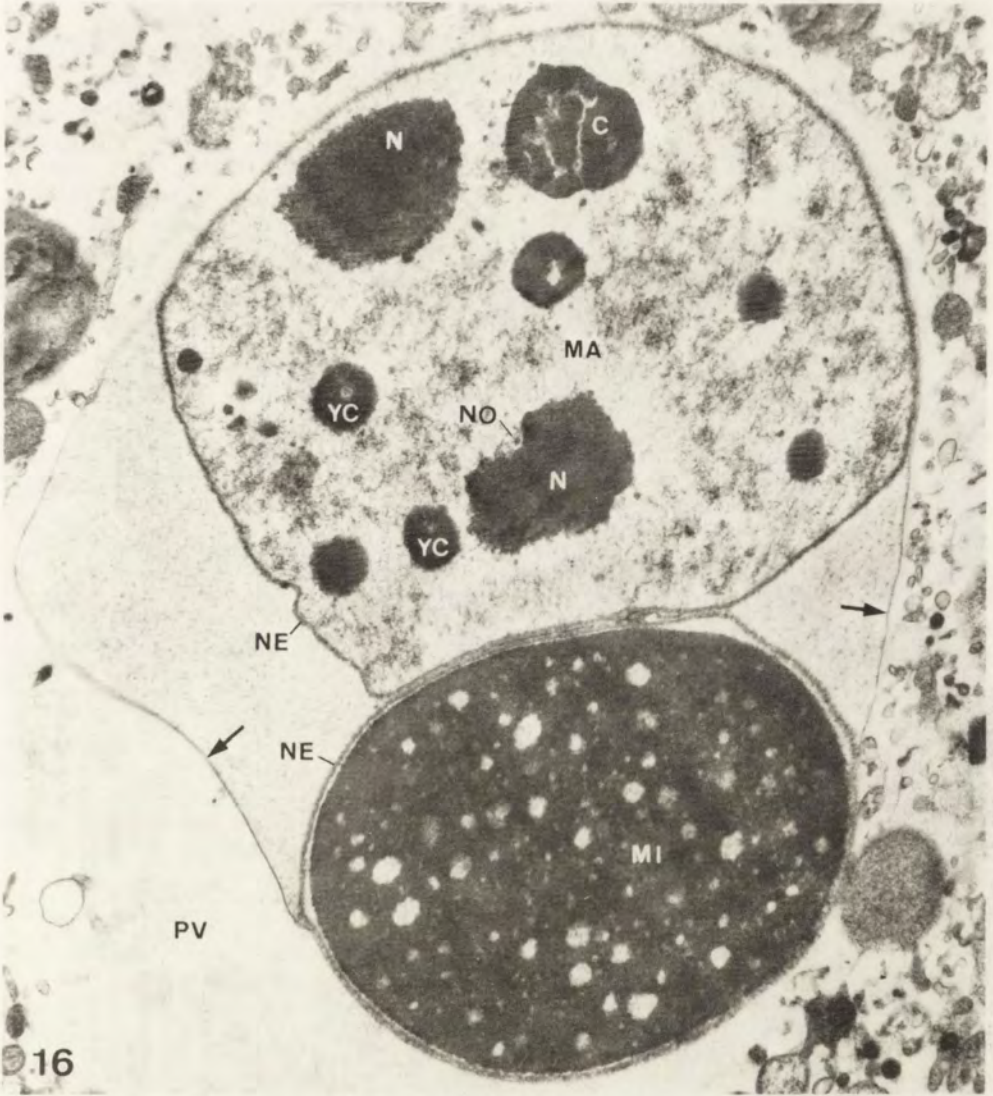
I. B. Raikov

auctor phot.



I. B. Raikov

auctor phot.



Н. В. ВИННИКОВА

N. V. VINNIKOVA

Ультраструктурные изменения макронуклеусов
Dileptus anser O. F. M. во время конъюгации

Fine structural changes of the macronuclei of *Dileptus anser* O.F.M. during conjugation

Конъюгация *Dileptus anser* ("gigas") была изучена Вишером (Visscher 1927). По его данным вскоре после начала конъюгации наблюдается миграция всех макронуклеусов и части микронуклеусов в задний конец клетки. Приблизительно на стадии 1–2 делений созревания ядра, находящиеся в заднем отделе клетки, собираются в плотные образования и довольно скоро начинают резорбироваться. Полное исчезновение старых макронуклеусов наступает лишь у эксконъюгантов.

При светомикроскопическом изучении хода конъюгации *Dileptus anser* (Винникова 1973) нами не было обнаружено миграции макронуклеусов в задний конец клетки. Нам удалось отметить лишь концентрацию макронуклеусов в центральной части тела конъюганта. При этом часть макронуклеусов не изменяют свою форму до конца конъюгации, только со временем начинают бледнее краситься по Фельгену и совсем исчезают лишь у эксконъюгантов. Часть же макронуклеусов с первых часов конъюгации приобретают форму тяжей, которые могут в свою очередь распадаться на мелкие фрагменты. Однако на светомикроскопическом уровне не удается выяснить, как именно происходит дегенерация старого макронуклеуса. Более подробно изменения макронуклеусов *D. anser* во время конъюгации были изучены нами электронно-микроскопически.

Пользуюсь случаем выразить искреннюю благодарность моему руководителю доктору биологических наук старшему научному сотруднику И. Б. Райкову за постоянную помощь в работе.

Материал и методика

Работа выполнена на двух клонах (Л и Ш) *Dileptus anser* O. F. M. относящихся к комбинированным типам спаривания (Винникова и Тавровская 1973). Культивирование инфу-

зорий производилось по методике, описанной Николаевой (1968). Через 2–3 часа после сливания культур этих клонов образуются пары. Фиксация проводилась 1% и 2% OsO₄ на какодилатном буфере (рН—7.4), содержащем 0.03% хлористого кальция. Далее следовала отмывка в двух сменах холодного какодилатного буфера с хлористым кальцием. Затем инфузории переносились в дистиллированную воду, которой давали согреться до комнатной температуры, и заключались в агаровый гель. Агаровые блоки заливали в аралдит. Резка производилась стеклянным ножом на микротоме LKB. Срезы контрастировались насыщенным водным раствором уранил-ацетата (3 часа) и 5–10 мин цитратом свинца по Рейнольдсу и изучались в электронных микроскопах JEM-5G и Tesla BS-613. Параллельно на ультрамикротоме изготавливались аралдитные срезы толщиной 1 μm , которые окрашивались толудиновым синим и просматривались в световом микроскопе.

Результаты

Макронуклеусы вегетативных особей

Ядерный аппарат *Dileptus anser* состоит из многочисленных макронуклеусов (Ma) и компактных мелких микронуклеусов. Число тех и других может варьировать в широких пределах. По Хаес (Haes 1938), количество макронуклеусов *D. anser* колеблется около 200, по Дражеско (Dragesco 1963) от 300 до 500. По нашим данным у вегетативных особей *Dileptus anser* имеется свыше 200 макронуклеусов. В световом микроскопе Ma *D. anser* выглядят овальными и довольно неоднородно красящимися железным гематоксилином и толудиновым синим. Фельген-положительные элементы представлены зернистым материалом. При окрашивании метиловым зеленым-пиронином ядрышки пиронинофильны.

В электронном микроскопе макронуклеусы имеют извилистые очертания (Табл. I 1). Каждое ядро окружено двухмембранной оболочкой (толщина каждой мембраны 60–70 \AA); ее перинуклеарное пространство местами расширяется (Табл. I 1, II 2). Оболочка пронизана порами диаметром около 700 \AA (Табл. II 2), на тангенциальных срезах поры выглядят как плотные аннулусы. Наружная мембрана оболочки макронуклеуса соединяется с каналами эндоплазматической сети (Табл. I 1). Около макронуклеуса и на его наружной мембране находится большое количество рибосом (Табл. I 1, II 2).

В световом микроскопе хроматин макронуклеусов представлен мелкими гранулами ярко красящимися по Фельгену. В электронном микроскопе хроматин имеет вид неправильных глыбок разбросанных по всему ядру (Табл. I 1, II 2, 3). При хорошем разрешении можно видеть, что хроматиновые глыбки состоят из довольно плотно упакованных извитых микрофибрилл.

Центральную часть ядра занимает ядрышко. Его размеры и форма могут быть самыми разнообразными. У вегетативных клеток ядрышко чаще всего крупное, полиморфное (Табл. I 1). В нем различаются два компонента: фибриллярный и гранулярный. Фибриллярная часть ядрышка представлена несколь-

кими периферическими массами, состоящими из извитых плотно упакованных микрофибрилл (Табл. II 2, 3). Ближе к центру ядрышка располагается гранулярный материал (Табл. II 3).

В ядрышке макронуклеусов вегетативных клеток часто встречается несколько (4–5) довольно толстых фибрилл (около 100 Å), ориентированных параллельно друг другу и разделенных промежутками шириной около 30 Å (Табл. I 1, II 3 стрелка, III 4). Эти фибриллы, в свою очередь, неоднородны; иногда кажется, что они образованы тонкой микрофибриллой, уложенной в тугую спираль.

Между хроматином и ядрышком находится кариолимфа, которая состоит из сплетения извитых филаментов и отдельных гранул.

Макронуклеусы в ходе преконъюгационного и конъюгационного делений

После сливания клонов комплементарных типов спаривания часть инфузорий претерпевает преконъюгационное деление, а у части особей это деление происходит уже после соединения в пары (конъюгационное деление) (Винникова 1973). Во время этих делений макронуклеусы делятся, но очень несинхронно. Часть ядер продолжает перешнуровываться даже на стадии 9–10 часов конъюгации.

Деление макронуклеуса начинается с вытягивания ядра. Часто такие вытянутые макронуклеусы содержат продольно ориентированные микротрубочки, диаметром 170–180 Å (Табл. III 4). Ядрышко во время деления ядра приобретает еще более неправильную вытянутую форму, часто фрагментируется. К моменту образования перетяжки микрофибриллы ядрышка ориентируются вдоль ядра. На этой стадии по-прежнему сохраняется связь наружной ядерной мембраны с цистернами эндоплазматической сети (Табл. III 5).

Ход дегенерации макронуклеусов при конъюгации

Во время конъюгации макронуклеусы претерпевают ряд изменений. У них местами сильно расширяется перинуклеарное пространство (Табл. IV 6, 7, V 8, 9). Гранулярная часть ядрышка обычно разрыхляется и напоминает скопление рибосом (Табл. IV 6). Иногда ядрышко приобретает причудливую форму (Табл. IV 7), образует вакуоли и т. п.

Начиная приблизительно с 3 часов от начала конъюгации, почти в каждом макронуклеусе наблюдается процесс образования пузырей на оболочке ядра (Табл. IV 7, V 8, 9, VI 10). Он начинается с выпячивания внутренней мембраны оболочки в расширенное перинуклеарное пространство (Табл. V 8, 9). Далее образовавшиеся пузырьки отделяются от внутренней мембраны и свободно лежат группами в перинуклеарном пространстве. Их число в одной группе доходит до 15–20, а диаметр их варьирует от 200 до 1500 Å. Наружная мембрана

ядра в местах скопления групп пузырьков выпячивается наружу (Табл. V 9). Иногда происходит выпячивание обеих мембран ядерной оболочки без образования отдельных пузырьков (Табл. V 8, стрелка). С увеличением возраста конъюгантов количество групп пузырьков возрастает до 2–3 на макронуклеус (Табл. VI 10), увеличивается и число пузырьков в каждой группе. При хорошем разрешении можно видеть, что пузырьки заполнены очень тонкими и бледно красящимися микрофибриллами.

Отшнуровывания выпячиваний наружной мембраны, содержащих группы пузырьков нами отмечено не было. Однако, эти пузырьки так или иначе попадают в цитоплазму, возможно через разрыв наружной мембраны (Табл. VI 11). Начиная с этого момента пузырьки трудно отличить от цистерн эндоплазматической сети. На следующих стадиях дегенерации макронуклеуса пузырьковидные образования на ядерной обложке почти перестают встречаться. Параллельно с образованием пузырьков происходит дальнейшее разрушение гранулярной части ядрышка (Табл. VI 10), часто последняя исчезает совсем.

Иногда в кариолимфе макронуклеусов появляются пучки микрофибрилл (Табл. V 8), которые соединяют между собой отдельные компоненты ядра (Табл. VII 12). Эти микрофибриллы явно не трубчатые. Появление таких пучков совпадает с дегенерацией макронуклеуса.

Как уже говорилось, старые макронуклеусы исчезают окончательно у эксконъюгантов *Dileptus anser*. Однако, в связи с асинхронностью этого процесса в различных Ма, нам удалось наблюдать основные стадии их дегенерации за сравнительно небольшой промежуток времени (первые 10 часов от начала конъюгации).

Дегенерирующие ядра попадают в вакуоли, имеющие довольно толстую оболочку, состоящую из 2–3 мембран (Табл. VII 13). При большом увеличении видно, что самая наружная из этих мембран толстая (около 100 Å), электронноплотная, трехслойная (Табл. IX 16). Внутренние мембраны более тонкие — приблизительно 50 Å (Табл. VII 13, VIII 14, IX 16), с менее ясным трехслойным строением. Количество таких тонких мембран сильно варьирует. Несмотря на то, что они располагаются вдоль наружной мембраны вакуоли, видно, что они часто обрываются, могут образовывать незамкнутые цистерны (Табл. IX 16). На наружной стороне такой вакуоли отсутствуют рибосомы. В ее оболочке нет пор (Табл. VII 13, VIII 14, 15, IX 16).

Эти вакуоли напоминают пищеварительные вакуоли, которые наблюдались в вегетативных клетках *Dileptus anser*. Толщина мембраны, окружающей пищеварительную вакуоль, также составляет около 100 Å.

Вначале макронуклеус, оказавшийся в вакуоли, сохраняет свою собственную оболочку (Табл. VII 13). Однако, его наружная мембрана почти лишена рибосом. Ядерный материал представлен в основном хроматиновыми глыбками и фибриллярным компонентом ядрышка. Гранулярного компонента

в дегенерирующем Ма нет. Далее происходит растворение наружной мембраны оболочки макронуклеуса (Табл. VIII 14). Ядерный материал конденсируется в большую электронноплотную массу (Табл. VIII 14). Наконец, растворяется и внутренняя мембрана оболочки Ма, и в вакуоли с многослойной стенкой остается лишь несколько масс конденсированного хроматина (Табл. VIII 15). Часто на этой стадии в вакуоли наблюдаются пакеты миелоноподобных мембран толщиной порядка 50 Å (Табл. VIII 15). Эти мембраны нередко расположены лишь в ограниченной части вакуоли.

Наряду с вакуолями, содержащими остатки только ядра, наблюдаются и вакуоли, содержащие, наряду с макронуклеусом и цитоплазматические органоиды — митохондрии, трихоцисты, капли жира и др. (Табл. IX 17).

Обсуждение

Электронномикроскопическое исследование макронуклеусов *Dileptus anser* показало, что они имеют строение, в основном соответствующее таковому полиплоидных макронуклеусов (Raikov 1968). Это выражается в наличии в макронуклеусе значительного количества компактных хроматиновых “мелких телец” и в способности макронуклеусов к делению в отличие от диплоидных макронуклеусов низших инфузорий (Raikov et Dragasco 1969, Ковалева и Райков 1970, Райков 1972 а, б), которые неспособны делиться. Тем не менее с последними макронуклеусы *Dileptus* также имеют некоторые общие черты: значительное количество кариолимфы в ядре, наличие лишь одного центрального ядрышка. По-видимому, это свойство определяется тем, что одиночный Ма *Dileptus* полиплоиден лишь в невысокой степени.

Во всех макронуклеусах вегетативных особей *Dileptus anser* есть ядрышко. Этим наши данные отличаются от данных Дражеско (Dragasco 1963), который считает, что только макронуклеусы самых крупных особей имеют ядрышки. По Студитскому (Studitsky 1930) перед делением Ма *Dileptus* ядрышки фрагментируются. По нашим данным заметной фрагментации ядрышек перед делением нет. В делящемся Ма появляются микротрубочки, видимо, участвующие в вытягивании и делении ядра. Микротрубочки регулярно обнаруживаются в делящихся макронуклеусах ряда инфузорий (Raikov 1968, Jurand and Selman 1969, Rieder 1971 и др.).

Представляет интерес изменение оболочки Ма во время конъюгации. Отшнуровывание от оболочки макронуклеуса многочисленных вакуолей было описано Мосевич у *Ichthyophthirius multifiliis* (Mosevich 1968). У этой инфузории процесс везикуляции захватывает обе мембраны оболочки макронуклеуса. У *Mesnilella trispiculata* (Puyltorac 1963) в перинуклеарном пространстве обнаружены гранулы неизвестной природы, которые попадают в вакуоли, отделяющиеся от наружной мембраны макронуклеуса. Выпячи-

вания наружной мембраны оболочки Ма вглубь околядерного слоя цитоплазмы отмечены у *Nassula* (Райков 1965, Raikov 1966).

Более или менее сходные картины наблюдались во время голодания у *Tetrahymena pyriformis* (Levy and Elliott 1968). В макронуклеусе этих инфузорий отмечены выпячивания обеих мембран ядерной оболочки и образование вне ядра вакуолей, содержащих ядрышковый материал и ядерный матрикс. В дальнейшем, эти вакуоли подвергаются автолизу. Наблюдаемая потеря нуклеолярного материала представляет интерес, поскольку Клайн и Коннер (Cline and Conner 1966) химически показали, что 30% клеточной РНК теряется при голодании *Tetrahymena pyriformis*.

В нашем случае процесс образования пузырей на оболочке ядра связан с первыми часами конъюгации. Возможно существует связь между снижением количества гранулярного компонента ядрышка и появлением выпячиваний внутренней мембраны Ма. Этот процесс может быть связан с выведением ядерной РНК в цитоплазму, тем более, что на последующих стадиях дегенерации Ма гранулярный РНП почти отсутствует. По данным Сапра и Аммерманна (Sapra and Ammermann 1973) у *Stylonychia mytilus* между 5 и 6 часами после начала конъюгации старый макронуклеус вырабатывает молекулы стабильной и РНК.

Процесс образования пузырьков в Ма *Dileptus* напоминает образование пузырей на оболочке ооцитов многих животных (Afzelius 1955, Kessel 1968). Также было показано присутствие в этих структурах РНК (Rebhun 1956, 1961).

Как известно, дегенерация Ма при конъюгации может протекать либо с предварительной его фрагментацией, либо без фрагментации, путем пикноза. Однако на электронномикроскопическом уровне процесс дегенерации макронуклеуса почти не изучен и, в сущности, остается неясным что такое пикноз и фрагментация макронуклеуса.

Некоторые стадии дегенерации Ма были описаны у *Tetrahymena pyriformis*, во время голодания (Levy and Elliott 1968). Отделившиеся от Ма фрагменты содержащие ядрышковый материал, о которых говорилось выше, попадают затем в автофагические вакуоли и перевариваются. Таким же образом дегенерируют митохондрии и другие цитоплазматические органеллы.

У *Dileptus anser* дегенерирующие Ма целиком попадают в вакуоль, которую можно, очевидно, считать автофагической вакуолью. Как известно, автофагическими вакуолями (лизосомами, цитосегресомами, цитолизосомами) называются такие образования, которые ограничены одной или реже двумя мембранами, содержат цитоплазматические органеллы (или совершенно нормальные, или обнаруживающие признаки дезорганизации) (Ericsson 1969).

Наличие наружной мембраны, по толщине и морфологической структуре сходной с мембраной пищеварительной вакуоли вегетативной клетки, а также характер содержимого вакуоли (наличие, наряду с ядрами митохондрий,

жировых капель, трихоцист, фрагментов эндоплазматического ретикулума) позволяют нам с уверенностью говорить, что мы имеем дело с автофагическими вакуолями. Однако поскольку ферментативная динамика в этих вакуолях не изучена, к ним пока невозможно применить терминологию, введенную Де Дювом, в основе классификации которой лежит отсутствие или наличие ферментов в вакуоли (De Duve and Wattiaux 1966).

В ходе дегенерации *Ma D. anser* с внутренней стороны оболочки автофагической вакуоли появляются миелоноподобные фигуры. Такие образования были обнаружены у *Tetrahymena pyriformis* при голодании (Levy and Elliot 1968). Эти авторы считают их остаточными тельцами переваривания. Возможно это результат переваривания содержащей липиды оболочки *Ma*. Сходные картины наблюдались в автофагических вакуолях других животных (Ericsson 1969, Byers 1971).

Что касается конденсации хроматина макронуклеуса то именно этот процесс несомненно имелся в виду, когда у ряда инфузорий светомикроскопически описывалась дегенерация макронуклеусов пикнозом.

Как известно, автофагические вакуоли имеются в различных клетках и участвуют в самых разнообразных физиологических процессах. В больших количествах автофагические вакуоли появляются при дифференцировке клетки, при метаморфозе (Ericsson 1969), в период голодания (Ericsson 1969, Nilsson 1970 a, b).

С момента образования парочек инфузории не питаются. В то же время конъюгация связана с глубокими перестройками в клетке, с созданием нового ядерного аппарата, на что требуется большое количество веществ и энергии. Эти вещества и энергия, видимо продуцируются в клетке за счет ее частичного самопереваривания, причем в процессе автофагии участвуют не только цитоплазматические органоиды, но и старый макронуклеус.

Резюме

Многочисленные макронуклеусы вегетативных особей *Dileptus anser* O. F. M. окружены двойной мембраной с порами, содержат компактные тельца хроматина и обычно одно полиморфное ядрышко. Последнее состоит из двух компонентов: фибриллярного (периферического) и гранулярного (центрального).

Во время деления особей, происходящего уже после их объединения в рапы (так называемого конъюгационного деления) макронуклеусы вытягиваются в длину и перешнуровываются гантелеобразно. В делящихся макронуклеусах образуются продольно ориентированные микротрубочки.

Начиная приблизительно с 3 часов от начала конъюгации в оболочке почти каждого макронуклеуса наблюдается процесс образования пузырьков. Он

выражается в появлении многочисленных выпячиваний внутренней мембраны оболочки в перинуклеарное пространство. Отделившиеся от мембраны пузырьки в начале лежат в перинуклеарном пространстве, а затем, видимо, выходят в околядерную зону через разрыв наружной мембраны макронуклеуса. Одновременно в макронуклеусах уменьшается количество гранулярного компонента ядрышка.

На более поздних стадиях конъюгации начинается дегенерация старых макронуклеусов, которая у *D. anser* происходит асинхронно. В связи с этим между 3 и 10-м часом конъюгации обнаруживаются почти все стадии дегенерации макронуклеусов.

Последние попадают в автофагические вакуоли, стенка которых образована 2-3 мембранами, лишенными рибосом. В начале растворяется наружная, а затем и внутренняя мембраны оболочки макронуклеуса: его хроматин конденсируется в большую электронноплотную массу (пикноз). В автофагической вакуоли образуются пакеты миелиноподобных мембран.

Таким образом дегенерация старого макронуклеуса во время конъюгации у *Dileptus anser* происходит с помощью автолитического процесса.

SUMMARY

The numerous macronuclei of vegetative specimens of *Dileptus anser* O. F. M. are surrounded with a double membrane perforated by pores. The nuclei contain compact chromatin bodies and generally a single polymorphic nucleolus which has a fibrillar cortex and a granular core.

When conjugating animals divide (the so-called conjugation division), their macronuclei elongate and become dumb-bell shaped. Within the dividing macronuclei, microtubules are formed, oriented longitudinally.

Approximately 3 h after the beginning of conjugation blebbing of the membrane of almost each macronucleus is observed. The process involves formation of numerous protrusions of the inner membrane into the perinuclear space. After separation from the membrane, these blebs become small vesicles initially localized in the perinuclear space. Later, they seem to pass into the perinuclear cytoplasm through breaks of the external macronuclear membrane. Concomitantly, such macronuclei show a decrease of the amount of the granular nucleolar component.

At later conjugation stages, degeneration of old macronuclei begins, which in *D. anser* proceeds asynchronously. This enables one to observe almost all stages of macronuclear degeneration within a short period between 3 and 10 h after the beginning of conjugation.

Degenerating macronuclei become enclosed into autophagic vacuoles. The vacuolar wall consists of 2-3 agranular membranes. At first the outer macronuclear membrane and then the inner one are dissolved. The nuclear material condenses and becomes a large dense body (pynosis). Within an autophagic vacuoles, stacks of myelin-like membranes are formed. Thus, degeneration of the old macronuclei during conjugation in *D. anser* is accomplished by autolysis.

ЛИТЕРАТУРА

- Afzelius B. A. 1955: The ultrastructure of the nuclear membrane of the sea urchin oocyte as studied with the electron microscope. *Expl. Cell Res.*, 8, 147–152.
- Byers J. R. 1971: Metamorphosis of the perirectal Malpighian tubules in the mealworm *Tenebrio molitor* L. (*Coleoptera*, *Tenebrionidae*) II. Ultrastructure and role of autophagic vacuoles. *Can. J. Zool.*, 49, 1185–1191.
- Cline S. and Conner R. L. 1966: Orthophosphate excretion as related to RNA metabolism in *Tetrahymena*. *J. cell. physiol.*, 68, 179–156.
- Dragesco J. 1963: Revision du genre *Dileptus* Dujardin, 1871 (*Ciliata*, *Holotricha*). (Systematique, cytologie, biologie). *Bull. biol. Fr. Belg.*, 97, 103–145.
- Duve C. de and Wattiaux R. 1966: Functions of lysosomes. *Annu. Rev. Physiol.*, 28, 435–492.
- Ericsson J. L. 1969: Mechanism of cellular autophagy. In: *Lysosomes in Biology and Pathology*. II. (ed J. T. Dingle and H. B. Fell), North-Holland Publ. Comp. Amsterdam London, 345–394.
- Hayes M. L. 1938: Cytological studies on *Dileptus anser*. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 57, 11–25.
- Jurand and Selman 1969: The anatomy of *Paramecium aurelia*. Macmillan, Oxford.
- Kessel R. G. 1968: Annulate Lamellae. *J. Ultrastruct. Res.*, Suppl., 10, 5–82.
- Ковалева В. Г. и Райков И. Б. (Kovaleva V. G. and Raikov I. B.) 1970: Ультраструктура микронуклеусов и диплоидных макронуклеусов низшей инфузории *Trachelonema sulcata*. *Цитология*, 12, 1446–1455.
- Levy M. R. and Elliott A. M. 1968: Biochemical and ultrastructural changes in *Tetrahymena pyriformis* during starvation. *J. Protozool.*, 15, 208–222.
- Mosevich T. N. 1968: The fine structure of the macronucleus in *Ichthyophthirius multifiliis* at different stages of the life cycle. *Protistologica*, 4, 469–476.
- Николаева Г. В. 1968 (Nikolaeva G. V.): Методика культивирования *Dileptus*. *Цитология*, 10, 12, 1603–1605.
- Nilsson J. R. 1970 a: Cytosomes in *Tetrahymena pyriformis* GL. I. Synchronized cells dividing in inorganic salt medium. *C. r. Trav. Lab. Carlsberg* 38, 87–106.
- Nilsson J. R. 1970 b: Cytosomes in *Tetrahymena pyriformis* GL. II. Reversible degeneration. *C. r. Trav. Lab. Carlsberg*, 38, 107–121.
- Puytorac P. de 1963: Observations sur l'ultrastructure du cilié astome; *Mesnilella trispiculata* K. J. *Microsc.*, 2, 189–196.
- Райков И. Б. 1965 (Raikov I. B.): Ультраструктура ядер инфузории *Nassula ornata*. *Цитология*, 7, 675–678.
- Raikov I. B. 1966: Elektronenmikroskopische Untersuchung des Kernappartes von *Nassula ornata* Ehrbg (*Ciliata*, *Holotricha*). *Arch. Protistenk.*, 109, 71–98.
- Raikov I. B. 1968: Macronucleus of ciliates. In: *Research in Protozoology*, (ed. Chen T. T.), 3, 1–128.
- Raikov I. B. et Dragesco J. 1969: Ultrastructure des noyaux et de quelques organelles cytoplasmiques du Cilié *Tracheloraphis caudatus* Dragesco et Raikov (*Holotricha*, *Gymnostomatida*). *Protistologica*, 5, 193–208.
- Raikov I. B. 1972 a: The nuclear apparatus of the psammophilic ciliate *Kentrophoros fistulosum* Fauré-Fremiet: structure, divisional reorganization, and ultrastructure. *Acta Protozool.*, 10, 227–247.
- Raikov I. B. 1972 b: Ultrastructure des "capsules nucleaires" ("noyaux composés") du Cilié psammophile *Kentrophoros latum* Raikov, 1962, *Protistologica*, 8, 3, 299–313.
- Rebhun L. I. 1956: Electron microscopy of basophilic structures of some invertebrate oocytes. *J. biophys. biochem. Cytol.*, 2, 93–108.
- Rebhun L. I. 1961: Some electron microscope observations on membranous basophilic elements of invertebrate eggs. *J. Ultrastruct. Res.*, 5, 208–225.
- Rieder N. 1971: Elektronenoptische Untersuchungen an *Didinium nasutum* O. F. Müller (*Ciliata*, *Gymnostomata*) in Interphase und Teilung. *Forma et Functio*, 4, 46–86.
- Sapra G. R. and Ammermann D. 1973: RNA synthesis and acquisition of Actinomycin D insensitivity during conjugation in *Stylonychia mytilus*. *Expl. Cell Res.*, 78, 168–174.
- Studitsky A. N. 1930: Materialien zur Morphologie von *Dileptus gigas* Stein. *Arch. Protistenk.*, 70, 155–187.

- Винникова Н. В. и Тавровская М. В. 1973 (Vinnikova N. V. and Tavrovskaya M. V.): Некоторые данные по конъюгации низшей инфузории *Dileptus anser* (*Holotricha, Gymnostomatida, Tracheliidae*). В сб. Структура функций и реактивность клеток, в печати.
- Винникова Н. В. 1973 (Vinnikova N. V.): Конъюгация *Dileptus anser*. (O.F.M.) *Gymnostomatida, Tracheliidae*. *Acta Protozool.*, 12, 275–288.
- Visscher J. P. 1927: Conjugation in the ciliated protozoon, *Dileptus gigas*, with special reference to the nuclear phenomena. *J. Morph. Physiol.*, 44, 383–415.

ПОДПИСЫ К ТАБЛИЦАМ I–IX

Ультраструктура макронуклеусов *Dileptus anser*

- 1: Макронуклеус вегеративной особи. 50 000 ×
- 2: Часть макронуклеуса. Видна структура фибриллярной и гранулярной части ядрышка, хроматин, ядерная оболочка с порами. 84 000 ×
- 3: Часть макронуклеуса. Видна структура ядрышка и толстые фибриллы в нем (стрелка). 66 000 ×
- 4: Макронуклеус в начале деления. Появление микротрубочек. 21 000 ×
- 5: Макронуклеус в конце деления. Видна связь наружной мембраны с каналами эндоплазматической сети (стрелка). 27 000 ×
- 6: Макронуклеус во время конъюгации. Видно изменение формы ядрышка. 34 000 ×
- 7: Макронуклеус во время конъюгации. Видно ядрышко с вакуолью. Начало пузырения внутренней мембраны макронуклеуса. 65 000 ×
- 8: Макронуклеус во время конъюгации. Стадия выпячивания внутренней мембраны. 45 000 ×
- 9: Макронуклеус во время конъюгации. Часть пузырьков отшнуровалась от внутренней мембраны и находится в перинуклеарном пространстве. 98 000 ×
- 10: Дальнейшая стадия изменения макронуклеуса. Во многих ядрах встречаются по две группы пузырьков, до 15–20 штук в каждой группе. 37 000 ×
- 11: Часть оболочки макронуклеуса: разрыв наружной мембраны и выход пузырьков в околоядерный слой (стрелка). 43 000 ×
- 12: Стадия дегенерации макронуклеуса. В макронуклеусе появляются пучки микрофибрилл, соединяющие отдельные компоненты ядра. 34 000 ×
- 13: Стадия дегенерации макронуклеуса. Ядро попадает в вакуоль, оболочка которой лишена пор и рибосом. 55 000 ×
- 14: Стадия дегенерации макронуклеуса. Растворение наружной оболочки ядра. Хроматиновый материал конденсируется в одну массу. 34 000 ×
- 15: Стадия дегенерации макронуклеуса. Около оболочки автофагической вакуоли образуются миелоноподобные фигуры. Почти весь хроматин сконцентрирован в одну массу. 31 000 ×
- 16: Стадия дегенерации макронуклеуса. Миелоноподобные мембраны и незамкнутые цистерны под оболочкой автофагической вакуоли. 55 000 ×
- 17: Сложная автофагическая вакуоль, содержащая макронуклеусы и участки цитоплазмы с трихоцистами, каплями жира и т.п. 22 000 ×

Объяснения таблиц I–IX

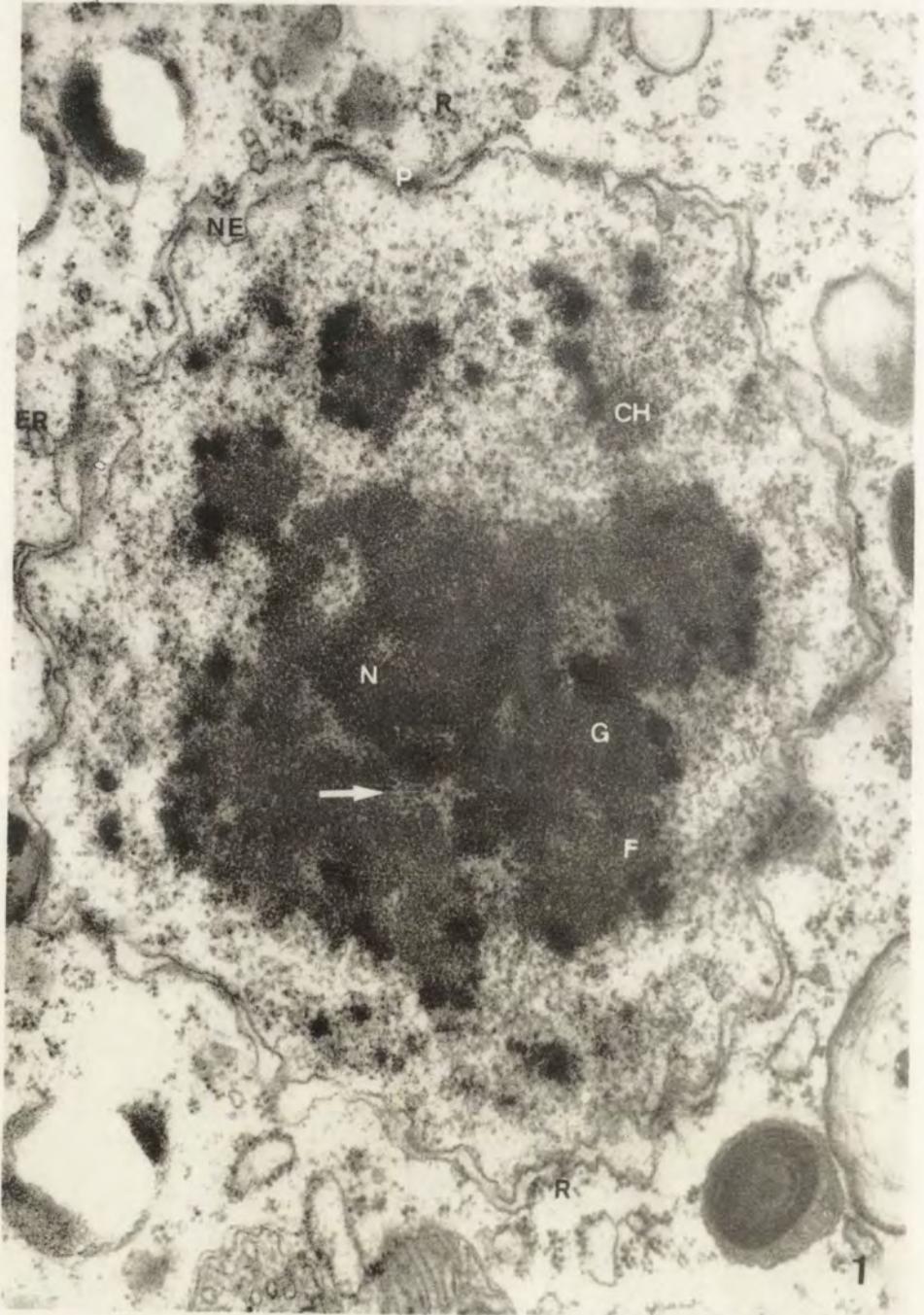
Используемые обозначения: АЕ — ядерная оболочка автофагической вакуоли, СН — хроматин, СС — конденсированный хроматин, СУ — цитоплазматические органеллы, попадающие в автофагическую вакуоль, ЕР — каналы эндоплазматической сети, F — фибриллярная часть ядрышка, G — гранулярная часть ядрышка, L — миелоноподобные слои, M — митохондрии, МА — макронуклеус, NE — ядерная оболочка макронуклеуса, Ч — ядрышко, NF — микрофибриллы в макронуклеусе, P — поры в ядерной оболочке, R — рибосомы, ТВ — трубчатые фибриллы, появляющиеся перед делением, V — пузырьки, отделяющиеся от оболочки макронуклеуса.

EXPLANATION OF PLATES I-IX

Fine structure of the macronuclei of *Dileptus anser*

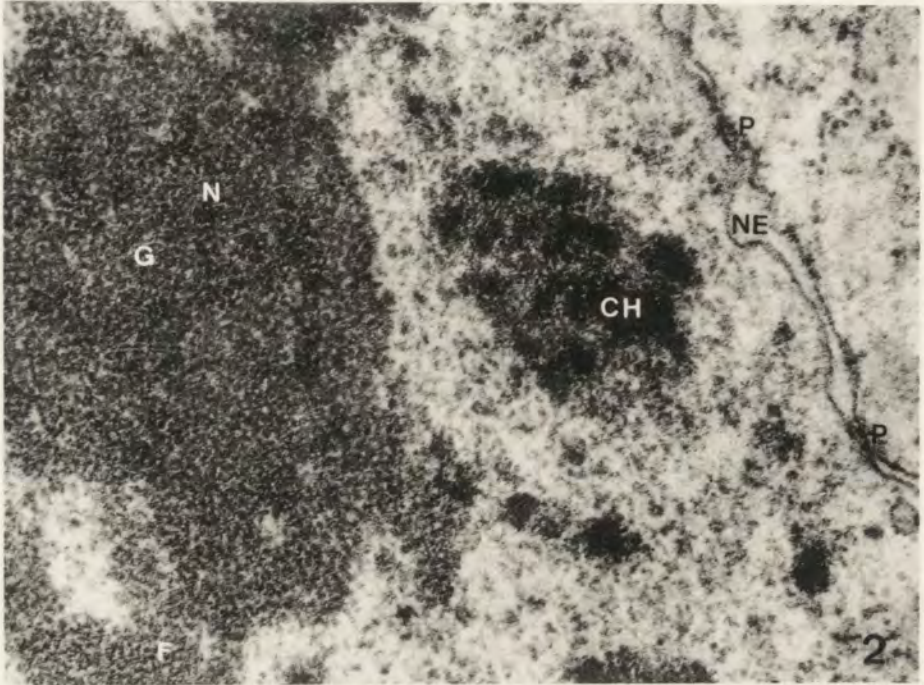
- 1: A macronucleus in a vegetative specimen. 50 000 ×
- 2: Part of a macronucleus showing the fibrillar and the granular parts of the nucleolus, the chromatin and the nuclear envelope with pores. 84 000 ×
- 3: Part of a macronucleus showing nucleolar structure and thick fibers inside it (at arrow). 66 000 ×
- 4: Macronucleus during early division showing microtubules. 21 000 ×.
- 5: Macronucleus during late division showing connections of the outer nuclear membrane with channels of the endoplasmic reticulum (at arrow). 27 000 ×
- 6: Macronucleus during conjugation. Change of nucleolar form seen. 34 000 ×
- 7: Macronucleus during conjugation. Vacuolated nucleolus; beginning of blebbing of the inner macronuclear membrane. 65 000 ×
- 8: Macronucleus during conjugation showing blebbing of its inner membrane. 45 000 ×
- 9: Macronucleus during conjugation; some vesicles are free in the perinuclear space. 98 000 ×
- 10: Later stage of macronuclear changes; many macronuclei show two groups of vesicles, 15-20 vesicles in each one. 37 000 ×
- II: Part of macronuclear envelope showing a break of the outer membrane and passage of the vesicles into the cytoplasm (at arrow) 43 000 ×
- 12: Stage of degeneration of a macronucleus; bundles of microfibrils connect its various components. 34 000 ×
- 13: Degenerating macronucleus enclosed in a vacuole which has an agranular envelope devoid of pores. 55 000 ×
- 14: Degenerating macronucleus showing dissolution of its outer membrane and condensation of its chromatin. 34 000 ×
- 15: Degenerating macronucleus showing myelin-like figures inside the envelope of the autophagic vacuole. Almost all the chromatin is gathered in one block. 31 000 ×
- 16: Degenerating macronucleus; myelin-like stacks of membranes and open cisternae under the envelope of the autophagic vacuole. 55 000 ×
- 17: A compound autophagic vacuole containing macronuclei and cytoplasmic regions with trichocysts, fat, etc. 22 000 ×

Abbreviation used: AE — envelope of an autophagic vacuole, CH — chromatin, CC — condensed chromatin, CY — cytoplasmic organelles, occurring in autophagic vacuole, ER — endoplasmic reticulum, F — fibrillar zone of the nucleolus, G — granular zone of the nucleolus, L — myelin-like figures, M — mitochondria, MA — macronucleus, NE — macronuclear envelope, N — nucleolus, NF — microfibrils in the macronucleus, P — pores of the nuclear envelope, R — ribosomes, TB — microtubules in the macronucleus, V — vesicles separating from the macronuclear membrane.



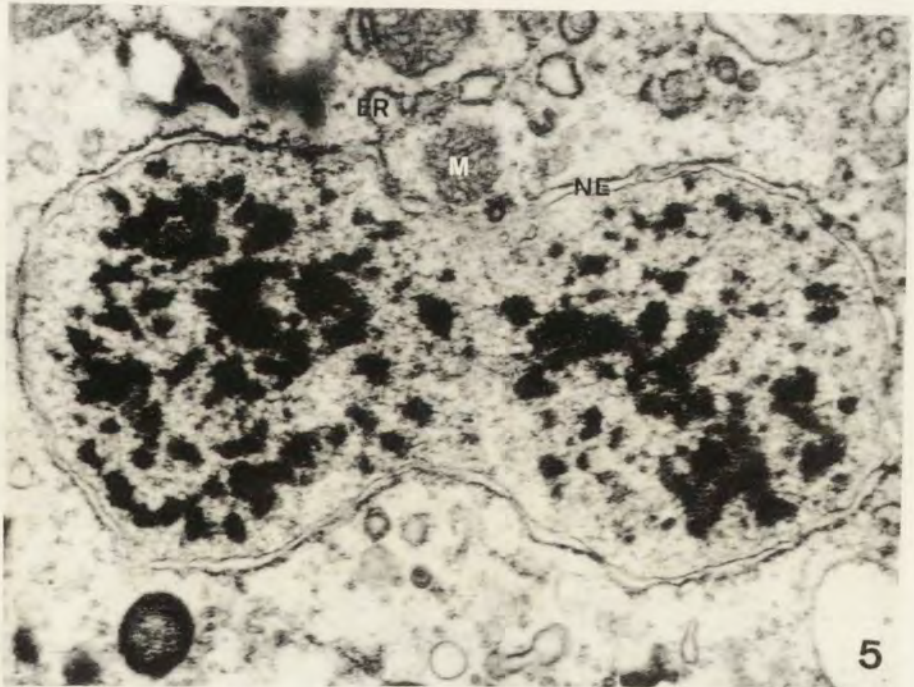
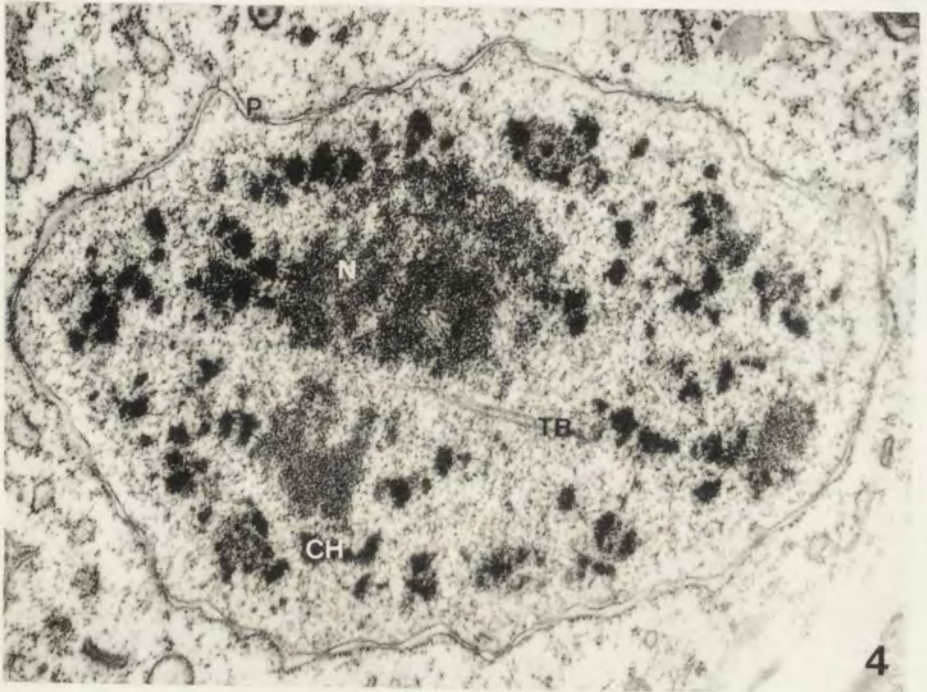
N. V. Vinnikova

auctor phot.



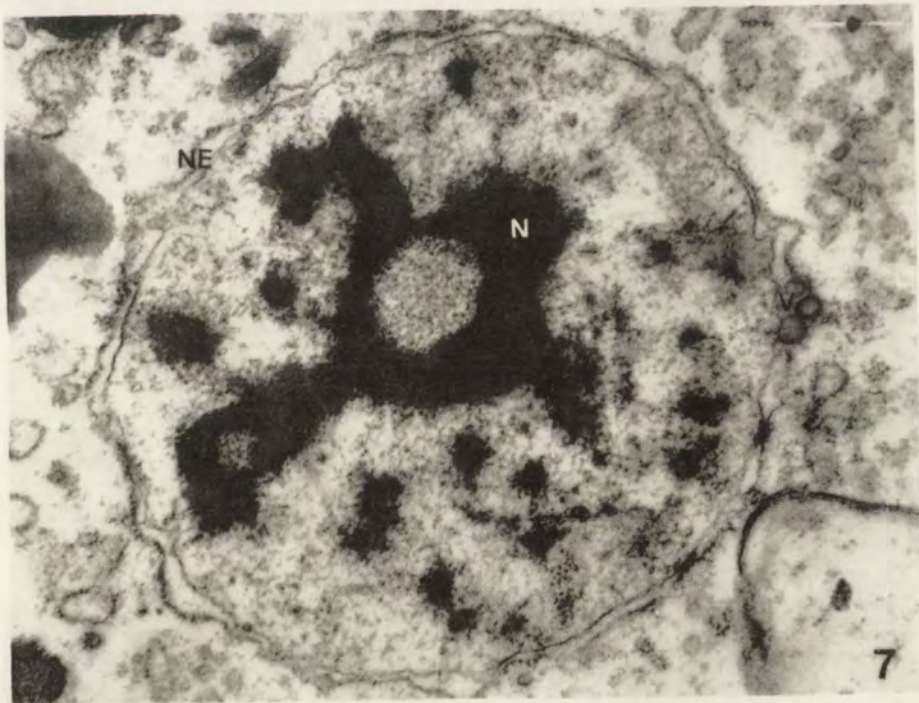
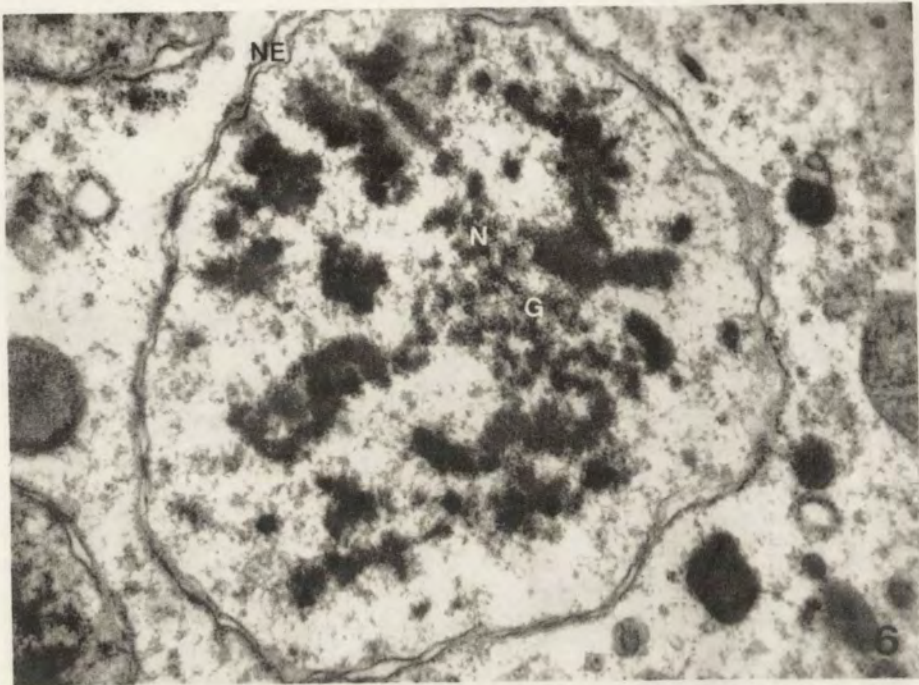
N. V. Vinnikova

auctor phot.



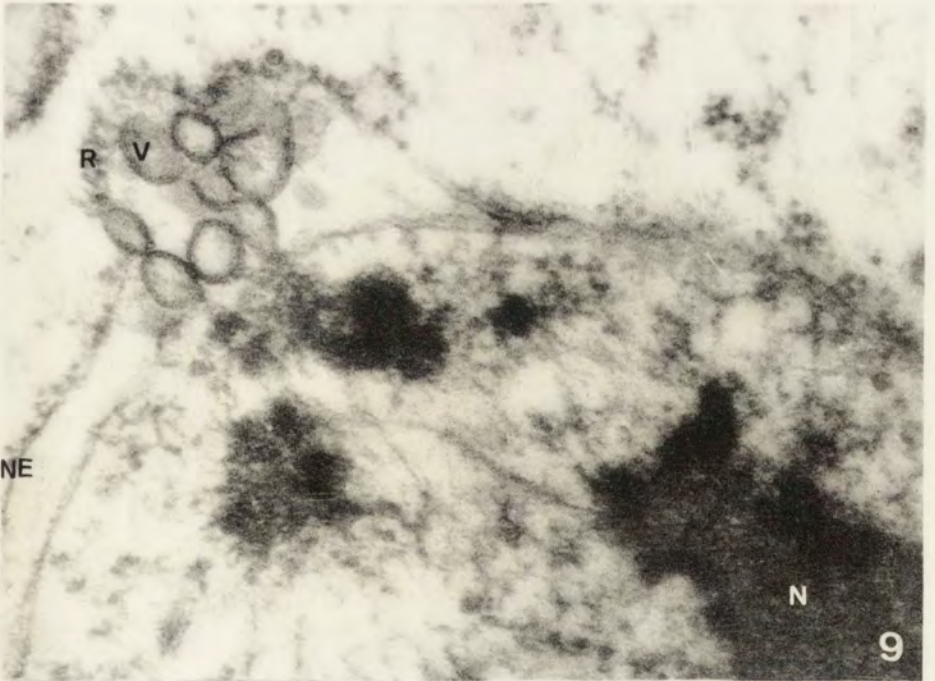
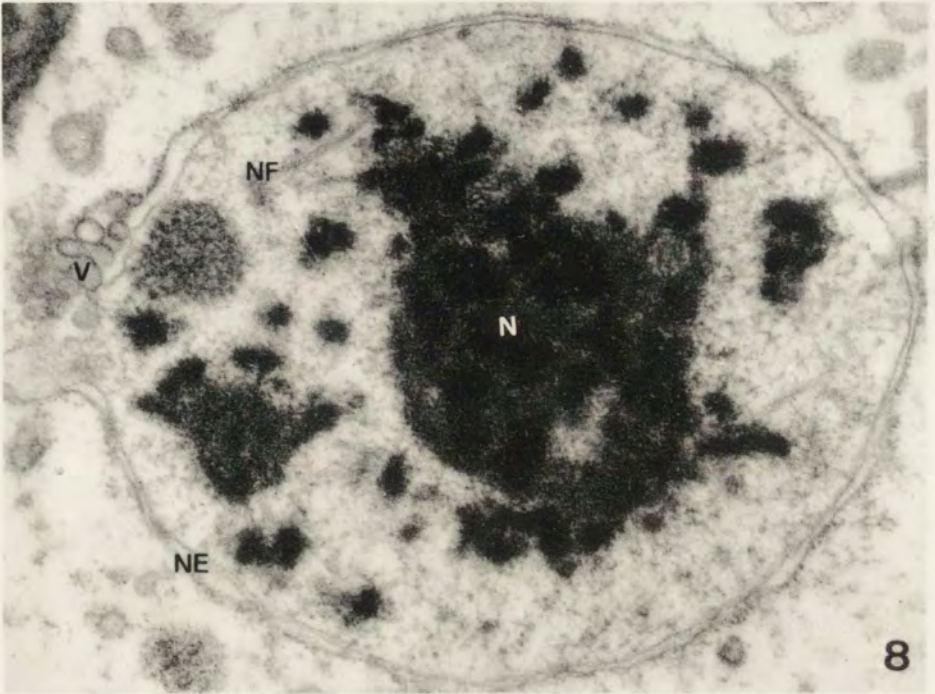
N. V. Vinnikova

auctor phot.



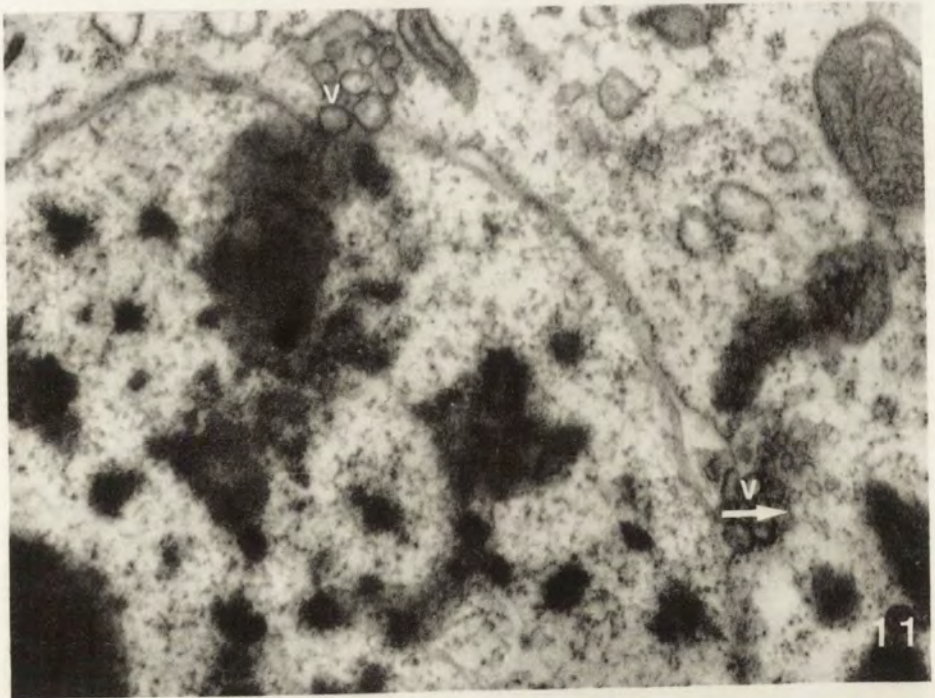
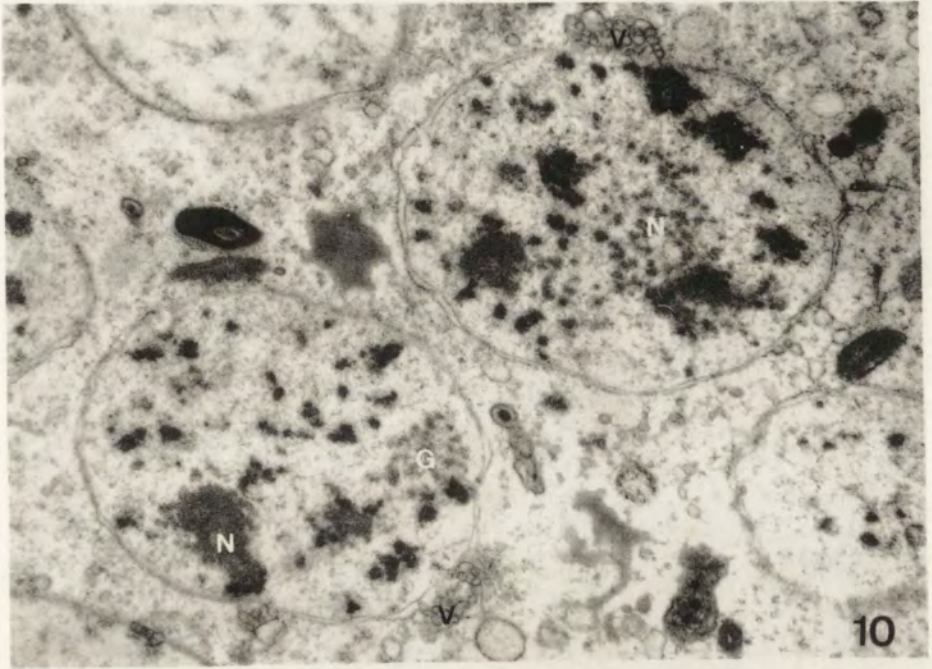
N. V. Vinnikova

auctor phot.



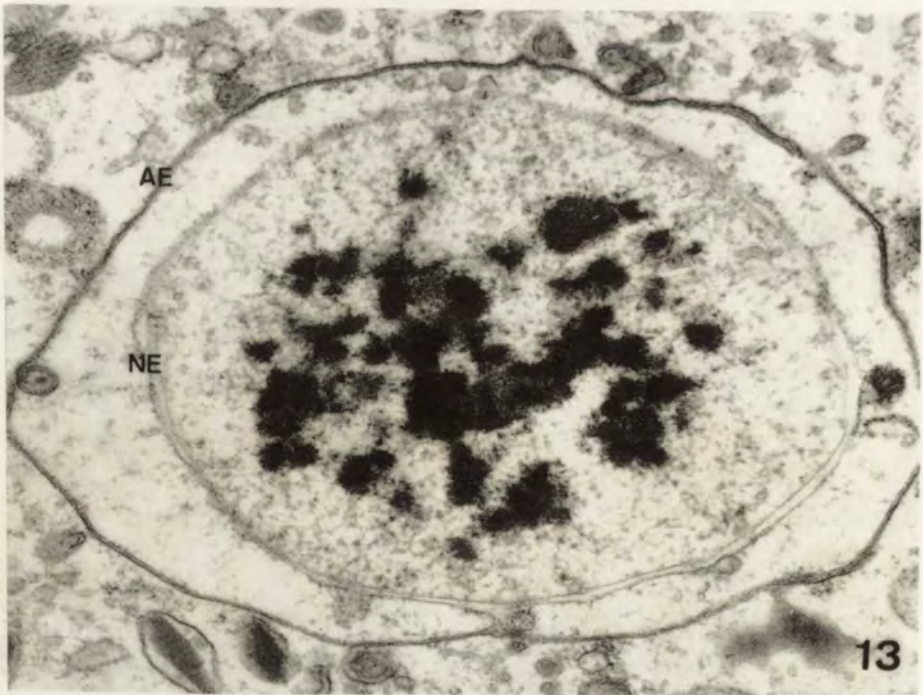
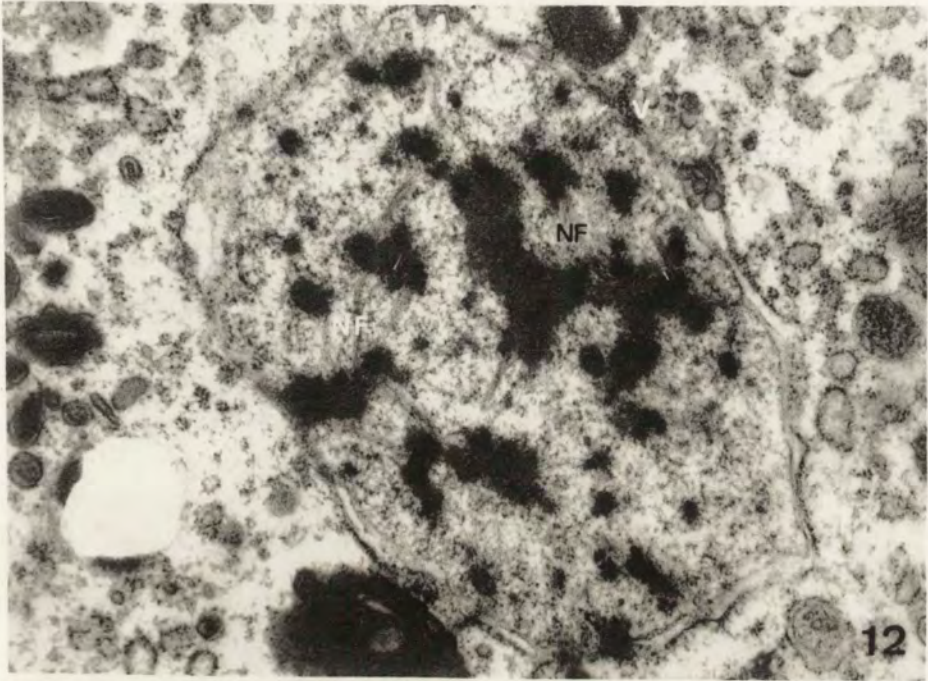
N. V. Vinnikova

auctor phot.



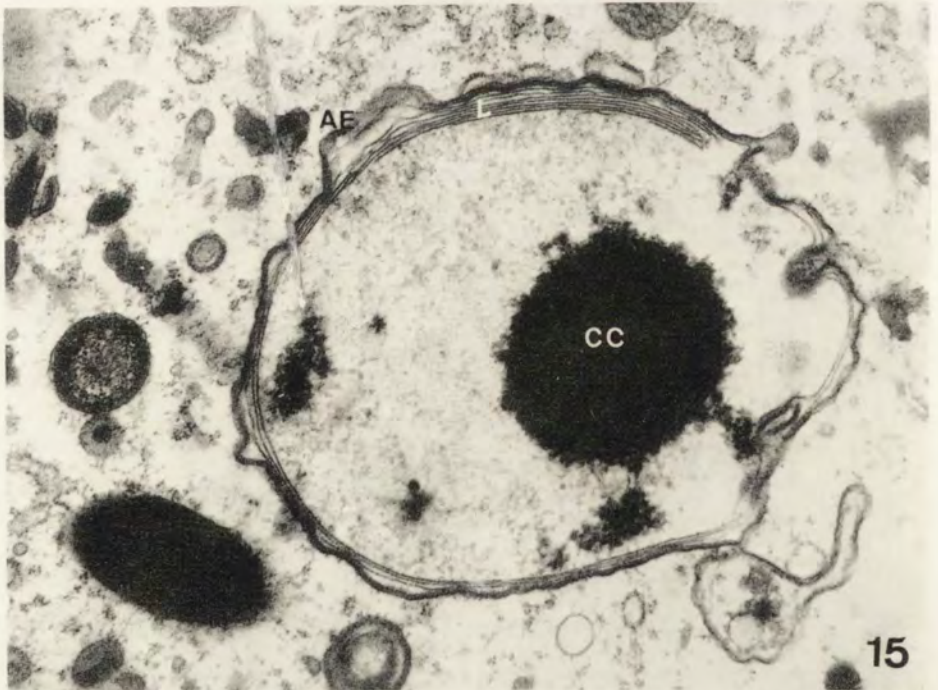
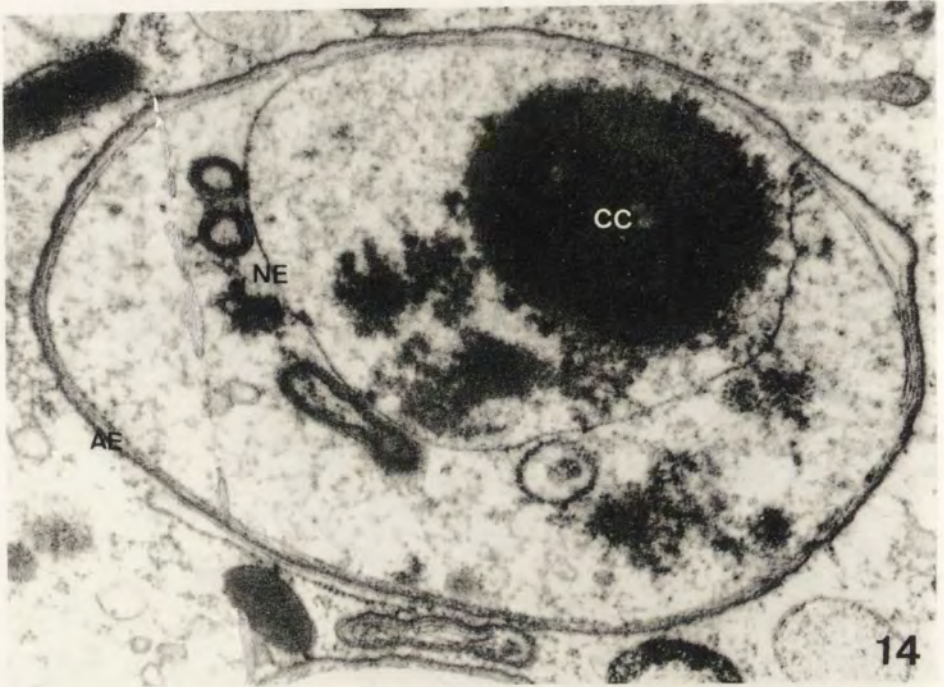
N. V. Vinnikova

auctor phot.



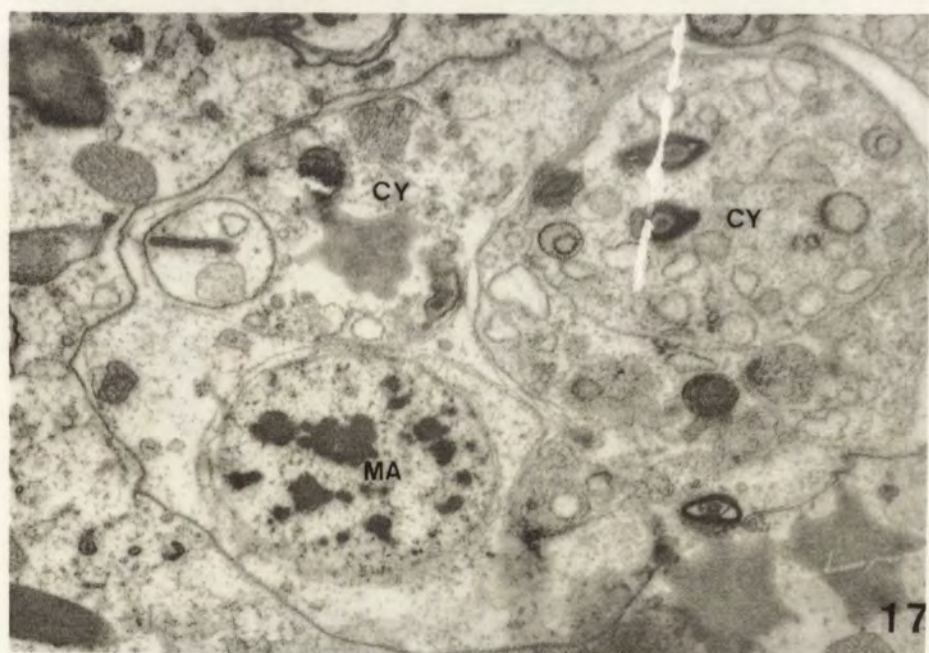
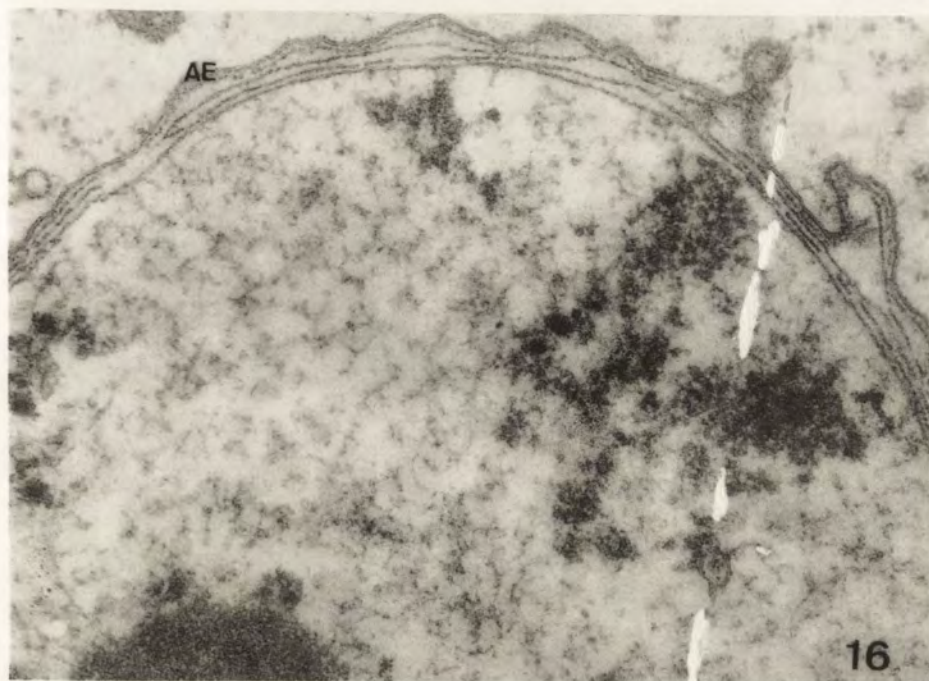
N. V. Vinnikova

auctor phot.



N. V. Vinnikova

auctor phot.



N. V. Vinnikova

auctor phot.

М. Н. ГОЛИКОВА

M. N. GOLIKOVA

Цитофотометрическое исследование количества ДНК
в микронуклеусе *Paramecium bursaria*

Cytophotometrical study of DNA amount in micronucleus of *Paramecium bursaria*

Исследование полиморфного микронуклеуса инфузории *Paramecium bursaria* представляет большой интерес в связи с проблемой плоидности микронуклеуса инфузорий. Величина и форма микронуклеуса — генеративного ядра инфузорий — является, как правило, одним из стойких видовых признаков, однако у ряда видов рода *Paramecium* эти параметры варьируют в широких пределах (Райков 1967). Полиморфизм микронуклеусов известен для *P. caudatum* по данным Борхсениус, Скобло и Осипова (1968), для *P. putrinum* по данным Янковского (1972 а, б). Первые данные о полиплоидии микронуклеуса проведены в статье Чена (Chen 1940 а). Этому автору удалось подсчитать в микронуклеусах нескольких рас *Paramecium bursaria* разное количество хромосом — от 80 до нескольких сот, причем количество хромосом возрастает пропорционально величине микронуклеуса. Данные Чена подтвердил позже Вихтерман (Wichterman 1946 а).

Статистическая обработка промеров длины и ширины инфузорий и их ядер и площади проекции микронуклеусов 75 клонов *Paramecium bursaria*, выделенных из природных популяций, показала наличие широкого полиморфизма морфологических характеристик этих инфузорий, в том числе и микронуклеусов, причем величина и форма микронуклеусов обладают относительным постоянством в пределах клона на небольших отрезках времени его существования (Голикова 1969, 1972). Таким образом, настоящее исследование — цитофотометрическое определение количества ДНК в микронуклеусах некоторых клонов *P. bursaria* — является естественным продолжением изучения полиморфных микронуклеусов этих инфузорий.

Материал и методика

Для фотометрии было подготовлено 12 клонов *P. bursaria* с наиболее мелкими, средними и крупными микронуклеусами. Все 12 клонов могут конъюгировать друг с другом и с амикронуклеарным клоном БС₂, т.е. относятся к одному сингену (не идентифицированному по мировому стандарту). Клоны выделены из природных популяций в 1966–1967 гг. Инфузории культивировались в пробирках на свету, при комнатной температуре, на салатной среде по методике, описанной Осиповым (1966). В качестве корма используется *Aerobacter aerogenes*.

Инфузории фиксировались жидкостью Ниссенбаума, окрашивались реактивом Шиффа с предварительным гидролизом в 1 N HCl при 60°C в течение 6 минут. Измерялась оптическая плотность реакции Фельгена на микрофотографиях (негативах), полученных на микроскопе МУФ-6 в монохроматическом свете (длина волны 546 nm), сканирующим микрофотометром МФ-4.

Количество ДНК в микронуклеусе (Q) определялось в условных единицах по формуле $Q = D \times S$, где D — средняя плотность негатива микронуклеуса по показаниям микрофотометра, а S — площадь его, зарисованная с фотоувеличителем в пятнадцатикратном увеличении и промеренная планиметром. В каждом случае учитывалась плотность фона на негативе. Всего промерено 700 микронуклеусов.

При измерении количества ДНК в вегетативных микронуклеусах может получиться большой разброс в показаниях, так как в несинхронизированных культурах количество ДНК в микронуклеусах в течение интерфазы может быть различным. Поэтому количество ДНК измерялось прежде всего в микронуклеусах делящихся инфузорий. Кроме того, измерялось количество ДНК в микронуклеусах при конъюгации, причем в качестве одного из партнеров был взят амикронуклеарный клон БС₂, с тем, чтобы исключить возможность путаницы в ядрах партнеров, так как при такой конъюгации налицо микронуклеусы только одного клона (Табл. I и II).

Результаты

Подробное описание процесса конъюгации *P. bursaria* проведено в начале XX века (Hamburger 1904), и полные данные с учетом всех последующих сведений приведены в монографии Вихтермана (Wichterman 1953). Измерение количества ДНК в микронуклеусах *P. bursaria* проводилось с учетом того, что ядра могут находиться на разных фазах клеточного цикла, на пресинтетическом и постсинтетическом уровнях или в фазе синтеза ДНК. При сравнении цифровых данных с морфологическими, оказалось, что микронуклеус делящихся инфузорий (микронуклеус делится до того, как перешнуровывается макронуклеус, а затем и клетка), а также всех инфузорий, недавно соединившихся в пары при конъюгации, находятся на пресинтетическом уровне. Синтез ДНК по нашим данным происходит в ходе профазы I мейотического деления, к концу которой количество ДНК достигает постсинтетического уровня. В результате I деления созревания образуется 2 дочерних ядра, одно из которых резорбируется (Рис. 1), количество ДНК снижается в половину. При II мейотическом делении синтеза нет. Одно из двух ядер, образующихся в результате II деления созревания, также погибает, а второе приступает к III делению созревания с предварительным увеличением количества ДНК

вдвое, как известно для многих инфузорий (Райков 1972). III деление созревания дает два пронуклеуса (на схеме — кружки с точкой). В норме происходит обмен пронуклеусами и образование синкариона. При конъюгации с амикронуклеарным партнером синкарион без миграции пронуклеусов образуется путем слияния сестринских пронуклеусов (если не образуется 2 гемикариона при наличии миграции). Трех делениям синкариона предшествует синтез ДНК. Один из дериватов I деления синкариона гибнет и в результате трех делений образуется 4 ядра, из которых 2 превращаются в зачатки макронуклеуса (заштрихованные кружки на схеме), а 2 — в микронуклеусы. Одним метагамным делением восстанавливается нормальный ядерный аппарат.

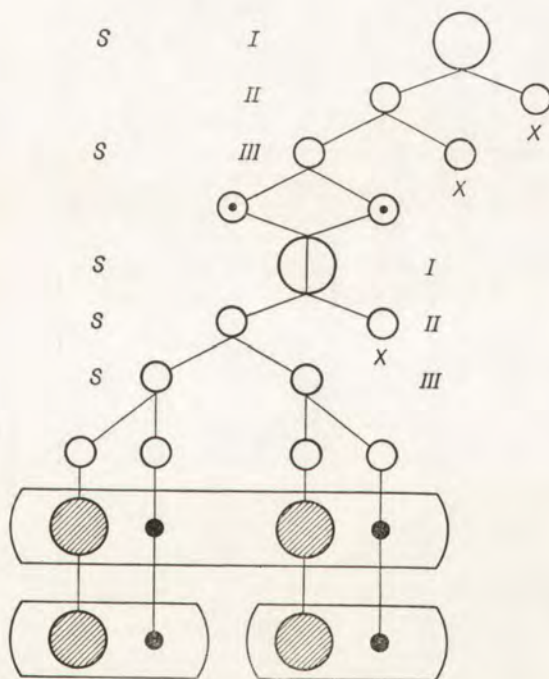


Рис. 1. Схема экспериментальной автогамии при конъюгации с амикронуклеарным партнером. x — гибель дериватов I и II делений созревания и I деления синкариона, S — периоды синтеза ДНК

Fig. 1. A diagram of experimental autogamy in the conjugation of micronucleate and amiconucleate partners, x — resorption of derivatives of the I and the II maturation divisions and the I division of synkaryon. S — periods of DNA synthesis

Таким образом, для каждого клона в соответствии с морфологическими данными получены сведения по количеству ДНК 1) в пресинтетических микронуклеусах (прежде всего в процессе деления и начале конъюгации) и 2) в микронуклеусах в процессе синтеза ДНК и постсинтетических (профаза митоза и

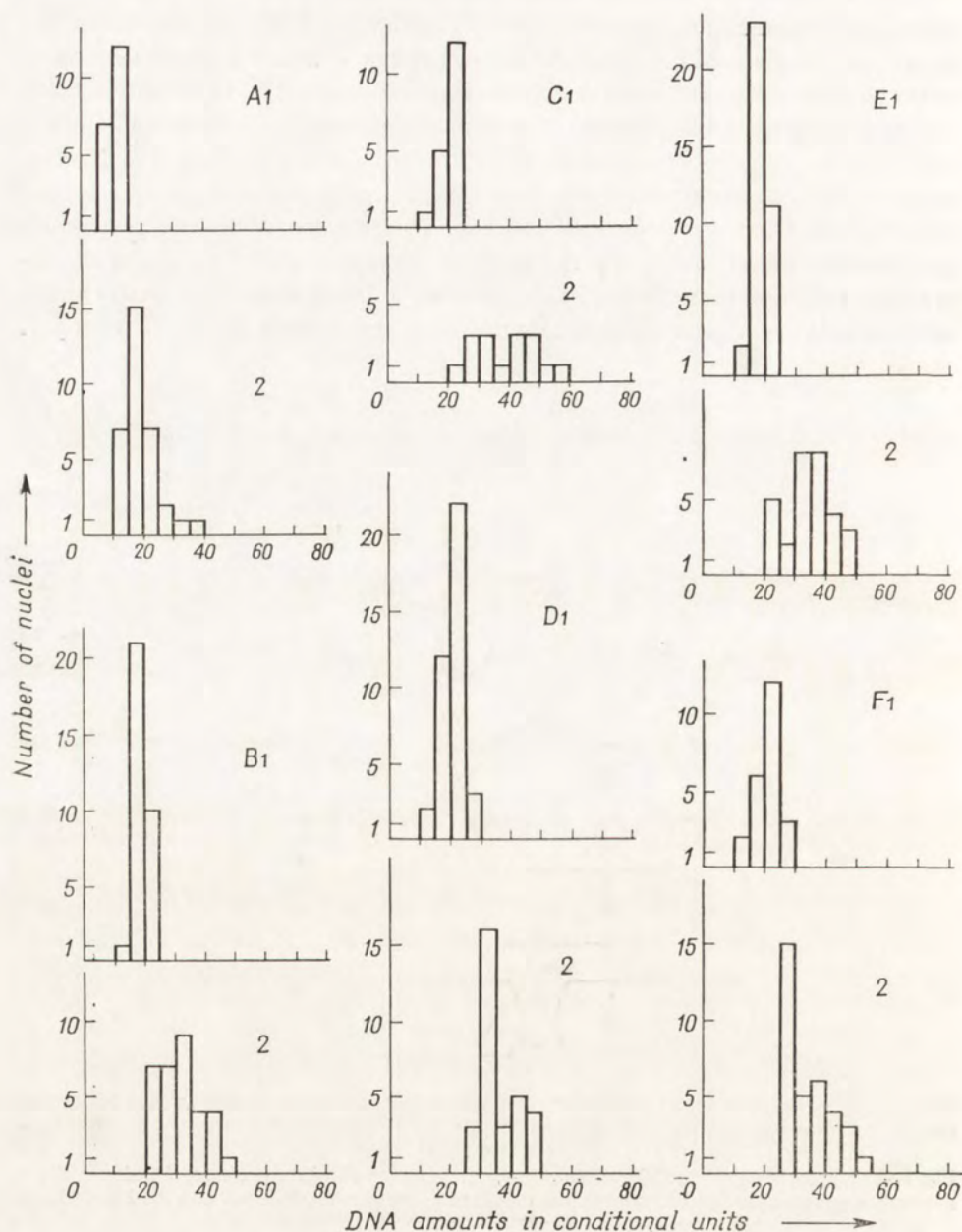
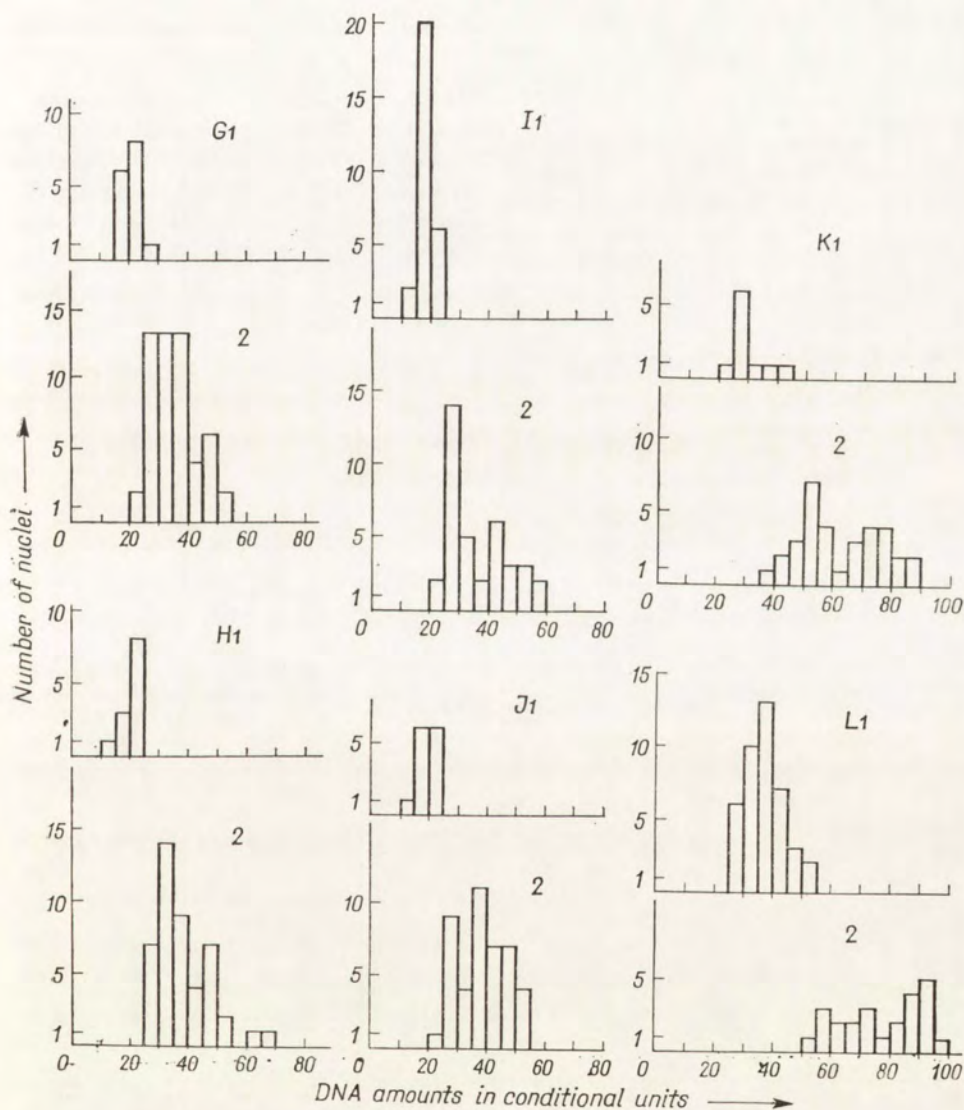


Рис. 2. Количество ДНК в микронуклеусах 12 клонов *P. bursaria*. А — клон ОР₉, В — клон БС₂₅, I — клон БС₃₈, J — клон БС₄₄, К — клон ЯБ₇₆, Л — клон ЯБ₈₄. Верхняя часть синтеза и постсинтетические. По оси абсцисс — количество ДНК в условных единицах, Fig. 2. DNA amounts in the micronuclei of 12 clones of *P. bursaria*. А — clone OR₉, В — clone BS₂₅, I — clone BS₃₈, J — clone BS₄₄, К — clone YaB₇₆, Л — clone YaB₈₄. The upper diagram synthesis and postsynthetic nuclei. At the abscissas — DNA amounts in conditional units. At the



ОР₁₂, С — клон ПП₂, D — клон Ш₁, E — клон Ш₄, F — клон Ш₇, G — клон БС₂₁, H — каждого графика — микронуклеусы в пресинтетическом состоянии, нижняя — в период по оси ординат — количество ядер

OR₁₂, C — clone PP₂, D — clone Sh₁, E — clone Sh₄, F — clone Sh₇, G — clone BS₂₁, H — clone represents micronuclei in presynthetic level, the lower one — micronuclei in the course of DNA ordinates — number of nuclei

Таблица 1

Относительное количество ДНК в микронуклеусах 12 клонов *Paramecium bursaria* в условных единицах

Table 1

Relative amount of DNA in micronuclei of 12 clones of *Paramecium bursaria* in conditional units

Клон Clone	Происхождение клона Origin of clones	Площадь вегетативного микронуклеуса (в усл. единицах) Area of vegetative micronuclei (in conditional units)	Число измеренных ядер The number of measured nuclei	Количество ДНК в пресин- тетических ядрах The amount of DNA in presyn- thetic nuclei	Количество ДНК в постсин- тетических ядрах The amount of DNA in postsyn- thetic nuclei
ОР ₉ OR ₉	Старый Петергоф Staryi Petergof	12.1±0.7	50	9.6±0.3	19.3±1.0
ОР ₁₂ OR ₁₂	„ „	18.4±0.6	63	19.6±0.4	32.6±1.2
ПП ₂ PP ₂	„ „	26.0±2.5	33	21.2±0.6	39.2±2.5
Ш ₁ Sh ₁	Шапки Shapki	24.6±0.9	70	21.6±0.4	36.7±1.1
Ш ₄ Sh ₄	„	21.4±1.0	73	19.1±0.4	35.2±1.2
Ш ₇ Sh ₇	„	19.1±0.8	55	21.7±0.7	34.8±1.3
БС ₂₁ BS ₂₁	Ботанический сад Ленинграда Botanic garden of Leningrad	26.2±0.6	70	21.2±0.6	36.1±0.9
БС ₂₅ BS ₂₅	„	26.4±1.1	57	20.8±0.8	39.1±1.3
БС ₃₈ BS ₃₈	„	21.6±0.4	63	18.4±0.4	36.7±1.8
БС ₄₄ BS ₄₄	„	24.8±0.9	58	20.5±0.7	39.3±1.3
ЯБ ₇₆ YaB ₇₆	Якутия Yakutia	28.6±2.1	44	29.8±1.6	62.6±2.3
ЯБ ₈₄ YaB ₈₄	„	39.8±1.8	64	37.5±0.9	77.8±2.6

мейоза). Эти данные для каждого клона нанесены на гистограммы (Рис. 2), и цифровые результаты обработки этих данных сведены в таблицу (Таблица 1).

Оказалось, что количество ДНК пропорционально величине микронуклеуса — чем крупнее микронуклеус, тем больше в нем ДНК. По количеству ДНК в микронуклеусах все исследованные клоны можно разбить на 4 группы: 1. Клон ОР₉ — с самым мелким микронуклеусом и наименьшим количеством ДНК (в условных единицах) — около 10 единиц на пресинтетическом уровне; 2. Большинство клонов (9), с более крупными микронуклеусами и количеством ДНК в них примерно вдвое большим, чем в микронуклеусе клона ОР₉ — 18.4–21.6 условных единиц (пресинтетический уровень); 3. Клон ЯБ₇₆, с еще более крупным микронуклеусом и количеством ДНК в нем в 3 раза выше, чем в клоне ОР₉ — около 30 условных единиц; 4. Клон ЯБ₈₄, с самыми крупными микронуклеусами и количеством ДНК примерно в 4 раза большим, чем в первом случае — около 38 условных единиц. Таким образом, по количеству ДНК, микронуклеусы 12 исследованных клонов располагаются в отношении 1:2:3:4 (Таблица 1).

Обсуждение

В ходе нормального клеточного цикла ядро после деления находится в фазе G₁, через некоторое время (разное для разных клеток и условий), в ядре начинается синтез ДНК, оно вступает в фазу S. После удвоения количества ДНК наступает фаза G₂ — постсинтетический уровень, а после этого ядро приступает к митозу. Цикл микронуклеусов инфузорий в ряде случаев отличается от обычного клеточного цикла: так, микронуклеусы ядра инфузорий утратили фазу G₁ совсем или почти совсем. Синтез ДНК в микронуклеусах этих инфузорий начинается сразу же после деления, или даже еще в процессе деления — в метафазе или анафазе, так что микронуклеус почти всю профазу проводит в постсинтетическом состоянии, в фазе G₂. К таким инфузориям относятся *Chilodonella uncinata* (Seshachar 1950), *Tetrahymena pyriformis* (Mc Donald 1960, 1962), *Euplotes eurytostomus* (Prescott et al. 1962), *Nassulopsis elegans* (Райков 1964), *Glaucoma scintillans* (Pieri 1966).

Существует и другая группа инфузорий, в микронуклеусе которых отсутствует фаза G₂. Почти все время микронуклеус проводит в фазе G₁, в пресинтетическом состоянии, а синтез ДНК происходит быстро в конце интерфазы или даже в ходе профазы. Данные о том, что в микронуклеусе *Paramecium caudatum* ДНК удваивается лишь к концу интерфазы, получены Уолкером и Митчисоном (Walker and Mitchison 1957), и в конъюгацию *P. caudatum* вступают с микронуклеусом, находящимся в фазе G₁ (Dury-Blanc 1969). В микронуклеусах *Paramecium aurelia* ДНК удваивается в первые 15 минут конъюгации (Woodard et al. 1961, Woodard et al. 1964, Woodard et al. 1966).

Такие же данные существуют в отношении *P. trichium* (Pieri et al. 1968), *Stylonychia pustulata* (Pieri 1965), *Stylonychia mytilus* (Ammermann 1970), *Urostyla weissei* (Jerka-Dziadosz and Frankel 1970).

Paramecium bursaria по нашим данным относится к этой второй группе инфузорий. Все промеренные микронуклеусы инфузорий, недавно приступивших к конъюгации, оказались на пресинтетическом уровне, так же как и большая часть микронуклеусов вегетативных клеток. Профаза I мейотического деления занимает наибольший период времени конъюгации — 14 часов при 25°C (Wichterman 1946 b, 1948), и микронуклеусы, промеренные в разное время в этот период, оказались на разных этапах синтеза ДНК. Синтез ДНК в микронуклеусах вегетативных инфузорий происходит незадолго до деления, в конце интерфазы. Данные о фазах клеточного цикла для конкретных клеток, позволяют, в частности, выбирать стадии для фотометрии ядер. При цитофотометрическом исследовании микронуклеусов *P. bursaria*, очевидно, можно использовать и ядра вегетативных клеток, так как наибольшая их часть находится на пресинтетическом уровне. Это подтверждается также недавними данными Каллиса (Cullis 1973) по цитофотометрии ядер вегетативных клеток *P. bursaria*. На гистограммах, приведенных в статье, видно, что ядра находящиеся на постсинтетическом уровне, составляют весьма небольшой процент по сравнению с пресинтетическими ядрами. Кроме того, всегда в пресинтетическом состоянии микронуклеусы *P. bursaria*, недавно начавших конъюгацию.

Сопоставление количества ДНК в микронуклеусах 12 исследованных клонов, выделенных из природных популяций, показало, что микронуклеусы могут содержать разное количество ДНК, и что различия эти — кратные (1:2:3:4). Такие же данные получены для других клонов *P. bursaria* (Овчинникова 1970), причем разница в количестве ДНК исходных клонов была трехкратной, а эксконъюгантных — до 4 раз. Еще большие колебания в количестве ДНК найдены Борхсениус и Осиповым (1971) в микронуклеусах 4 клонов *Paramecium caudatum* (1:2:8:16), При измерении количества ДНК четырех эксконъюгантных клонов *P. bursaria* Каллис (Cullis 1971) констатировал отсутствие различий в количестве ДНК в микронуклеусах.

Наши данные, наряду с литературными, позволяют предполагать существование полилоидных рядов микронуклеусов у *P. bursaria*. Подсчет количества хромосом у большинства инфузорий затруднен значительным их количеством, небольшой величиной, отсутствием видимой индивидуальности, в некоторых случаях объединением в сложные хромосомы. Однако, Чен (Chen 1940 a) подсчитал, что количество хромосом в микронуклеусах нескольких рас *P. bursaria* варьирует от 80 до нескольких сотен, Янковский (1972 a, b) наблюдал различия в количестве хромосом в микронуклеусах разных рас *Paramecium putrinum* от 15 до 180. У *P. caudatum* разные авторы насчитывают различ-

ное количество хромосом — от 36 (Penn 1937) до 150 (Calkins and Cull 1907).

Многочисленные различия в количестве хромосом и высокая степень полиморфизма микронуклеусов *Paramecium bursaria*, *P. putrinum* и *P. caudatum* позволяют предполагать полиплоидную природу микронуклеусов этих видов. Наряду с кратными различиями в количестве хромосом, для некоторых видов описаны случаи небольших сравнительно отличий (86, 90, 98, 102, 116, 126, хромосом в микронуклеусах разных рас *Paramecium aurelia*). В этом случае имеет место, по-видимому, анеуплоидия (Dippel 1954, Kościuszko 1965). Подобное же явление подметил Диллер (Diller 1948) для микронуклеусов нескольких рас *P. trichium*, а в одномикронуклеарной линии *P. multimicronucleatum* этот автор предполагает полиплоидию микронуклеуса (Diller 1963).

Однако, говоря о полиплоидной природе микронуклеусов ряда видов инфузорий, нельзя забывать о возможности политении. В процессе развития зачатков макронуклеусов некоторых инфузорий имеет место политенизация хромосом (Ammermann 1964, 1965, Rao and Ammermann 1970, Alonso and Perez-Silva 1965, Голикова 1964, 1965). В то же время, у *Tetrahymena pyriformis* микронуклеусы разных клонов могут быть диплоидными (Ray and Elliott 1954), с количеством хромосом, равным 10, тетраплоидными, с 20 хромосомами (Ray 1958) и политенными — с 10 хромосомами, но более толстыми и с удвоенным количеством ДНК в микронуклеусах (Alfert and Balamuth 1957). Предполагается возможность политении в микронуклеусах *P. caudatum* на основании различной толщины хромосом наряду с различным количеством ДНК в микронуклеусах (Хейсин et al. 1964). Такое же предположение высказывают Борхсениус и Осипов (1971 а, б).

Изменение плоидности микронуклеусов *P. bursaria* по данным Чена (Chen 1940 а, б, в) и Вихтермана (Wichterman 1946 а) наступает в результате нарушения полового процесса — слияния большего количества пронуклеусов, которые могут оказаться в конъюганте при отсутствии гибели одного из дериватов делений созревания, или нарушения процесса миграции пронуклеусов. Плоидность может выравниваться в микронуклеусах после конъюгации особей с микронуклеусами разного уровня плоидности, или уменьшаться вполтину в некоторых случаях конъюгации с амикронуклеарными партнерами. Уменьшение количества ДНК в 2 и 3 раза в микронуклеусе *P. bursaria* обнаружил Бомфорд (Bomford 1967) в результате abortивной конъюгации, наряду с трансформацией типа спаривания. Полиплоидия в микронуклеусе может возникать и путем нарушения нормального митоза (Полянский и Райков 1960). Изменение величины (а возможно и плоидности) микронуклеусов в пределах отдельных клонов *P. bursaria* при более или менее длительном культивировании их в нашем материале (Голикова 1972) вызва-

но, по-видимому, именно нарушением митоза, тем более вероятным в полиплоидных ядрах. Автогамия для *P. bursaria* не известна (Wichterman 1953).

Представленная работа является продолжением исследования полиморфных микронуклеусов различных клонов *Paramecium bursaria*, выделенных из естественных популяций, и позволяет утверждать, что наряду с большим размахом морфологического полиморфизма микронуклеусов, могут быть кратные различия в количестве ДНК в микронуклеусах различных клонов. По-видимому, следует согласиться с мнением Янковского (1972 а, б) о том, что полиплоидия микронуклеусов ряда видов инфузорий является естественным состоянием в природных популяциях и может рассматриваться как видовой признак. *Paramecium bursaria* является представителем группы инфузорий, обладающих укороченной фазой G_2 в митотическом цикле микронуклеуса. Во время мейоза фаза G_2 так же очень коротка.

Резюме

Цитофотометрическое исследование количества ДНК в микронуклеусах 12 клонов *Paramecium bursaria*, выделенных из природных популяций, показало, что существуют кратные различия в количестве ДНК в микронуклеусах разных клонов (1:2:3:4). По-видимому, можно предполагать полиплоидную (гетероплоидную) природу микронуклеусов *Paramecium bursaria* в естественных популяциях. Синтез ДНК в митотическом цикле *P. bursaria* происходит в конце интерфазы и завершается делением. Микронуклеусы *P. bursaria*, вступающих в конъюгацию, находятся в пресинтетическом состоянии. Синтез ДНК происходит в профазе I мейотического деления. Фаза G_2 очень укорочена.

SUMMARY

A cytophotometric study of DNA amounts in micronuclei of 12 clones of *Paramecium bursaria* was carried out. All the clones were isolated from natural populations. The DNA amounts in micronuclei of different strains were found to be multiples of a single basic amount (1:2:3:4). The micronuclei of *P. bursaria* appear to be always polyploid (heteroploid) in natural populations. The DNA synthesis in the mitotic cycle of *P. bursaria* takes place at the end of the interphase and is followed by division of the nuclei. At the beginning of conjugation, the micronuclei of *P. bursaria* are always in presynthetic condition. DNA synthesis takes place in the prophase of the first maturation division and is followed by, if any, G_2 period.

ЛИТЕРАТУРА

- Alfert M. and Balamuth W. 1957: Differential micronuclear polyteny in a population of the ciliate *Tetrahymena pyriformis*. *Chromosoma*, 8, 371–379.
Alonso P. and Pérez-Silva J. 1965: Giant chromosomes in *Protozoa*. *Nature*, 205, 313–314.
Ammermann D. 1964: Riesenchromosomen in der Makronucleusanlage des Ciliaten *Stylo-nychia spec.* *Naturwissensch.*, 51, 249.

- Ammermann D. 1965: Cytologische und genetische Untersuchungen an dem Ciliaten *Stylo-nychia mytilus* Ehrenberg. Arch. Protistenk., 108, 109–152.
- Ammermann D. 1970: The micronucleus of the ciliate *Stylonychia mytilus*, its nucleic acid synthesis and its function. Expl. Cell. Res., 61, 6–12.
- Бомфорд Р. (Bomford R.) 1967: Ядерные изменения у *Paramecium bursaria* после abortивной конъюгации. Цитология, 9, 589–594.
- Борхсениус О. Н., Скобло И. И. и Осипов Д. В. 1968: Полиморфизм микронуклеусов *Paramecium caudatum*. I. Морфологический тип интерфазных ядер. Цитология, 10, 227–235.
- Борхсениус О. Н. и Осипов Д. В. 1971 а: Полиморфизм микронуклеусов *Paramecium caudatum*. IV. Сравнительный анализ ядерной реорганизации в процессе деления созревания у четырех морфологических типов. Цитология, 13, 1289–1298.
- Борхсениус О. Н. и Осипов Д. В. 1971 б: Полиморфизм микронуклеусов *Paramecium caudatum*. III. Цитофлуорометрическое исследование количества ДНК. Цитология, 13, 1041–1044.
- Calkins G. and Cull S. 1907: The conjugation of *Paramecium aurelia* (*caudatum*). Arch. Protistenk., 10, 375–415.
- Cheissin E. M., Ovchinnikova L. P. and Kudriavtsev B. N. 1964: A photometric study of the DNA content in macronuclei of different strains of *Paramecium caudatum*. Acta Protozool., 2, 237–245.
- Chen T. T. 1940 a: Polyploidy in *Paramecium bursaria*. Proc. Natn. Acad. Sci. USA, 26, 239–240.
- Chen T. T. 1940 b: Conjugation in *Paramecium bursaria* between animals with very different chromosome numbers and between animals with and without micronuclei. Proc. natn. Acad. Sci. USA, 26, 243–246.
- Chen T. T. 1940 c: Conjugation in *Paramecium bursaria* between animals with diverse nuclear constitutions. Significance of conjugation between animals with very different chromosome numbers and between animals with and without micronuclei. J. Hered., 31, 185–196.
- Cullis C. A. 1973: DNA amounts in the nuclei of *Paramecium bursaria*. Chromosoma, 40, 127–133.
- Diller W. F. 1948: Nuclear behavior of *Paramecium trichium* during conjugation. J. Morph., 82, 1–52.
- Diller W. F. 1963. Nuclear activity in crosses of micronucleate and amiconucleate strains of *Paramecium multimicronucleatum*. In: Progress in Protozoology, Proc. First int. Congr. Protozool., Prague, 1961, 105–110.
- Dippel R. 1954: A preliminary report on the chromosomal constitution of certain variety 4 races of *Paramecium aurelia*. Caryologia (Suppl.), 1109–1111.
- Dury-Blanc J. 1969: Etude cytophotométrique des teneurs en ADN des micronucleus de *Paramecium caudatum* au cours de la conjugaison et pendant la differentiation des "anlage" en macronucleus. Protistologica, 5, 239–248.
- Голикова М. Н. 1964: Политенные хромосомы в развитии макронуклеуса инфузорий. Цитология, 6, 250–253.
- Golikova M. N. 1965: Der Aufbau des Kernapparates und die Verteilung der Nucleinsäuren und Proteine bei *nyctotherus cordiformis* Stein. Arch. Protistenk., 108, 191–216.
- Голикова М. Н. 1969: Полиморфизм микронуклеуса у некоторых свободноживущих инфузорий. Успехи протозологии. III Международный конгресс протозологов, 24–25.
- Голикова М. Н. 1972: Полиморфизм микронуклеуса *Paramecium bursaria* (Focke). Цитология, 14, 637–645.
- Hamburger C. 1904: Die conjugation von *Paramecium bursaria* (Focke). Arch. Protistenk., 4, 199–239.
- Jankowski A. V. 1972 a: Cytogenetics of *Paramecium putrinum* C. et L. 1858. Acta Protozool., 10, 285–394.
- Янковский А. В. 1972 б: Ядерный аппарат *Ciliophora*. Сообщение I. Полиплоидия микронуклеуса у инфузорий как видовой признак. Генетика, 8, 78–84.
- Jerka-Dzidosz M. and Frankel J. 1970: The control of DNA synthesis in macronuclei and micronuclei of a hypotrich ciliate: a comparison of normal and regenerating cells. J. exp. Zool., 173, 1–22.
- Kościusko H. 1965: Karyologic and genetic investigations in syngen 1 of *Paramecium aurelia*. Folia biologica, 13, 339–368.
- McDonald B. V. 1960: Time of DNA synthesis in macro- and micronuclei of *Tetrahymena pyriformis*. J. Protozool., 7, (Suppl.), 10.
- McDonald B. V. 1962: Synthesis of desoxyribonucleic acid by micro- and macronuclei of *Tetrahymena pyriformis*. J. Cell Biol., 13, 193–203.
- Ovchinnikova L. P. 1970: Variability of DNA content in micronuclei of *Paramecium bursaria*. Acta Protozool., 7, 211–220.

- Осипов Д. В. 1966: Теплоустойчивость клонов *Paramecium caudatum*, выделенных из разных природных популяций. Вестн. Лен. унив., сер. биол., 3, 107-112.
- Penn A. B. K. 1937: Reinvestigation into the cytology of conjugation of *Paramecium caudatum*. Arch. Protistenk., 89, 45-54.
- Pieri J. 1965: Interprétation cytophotométrique des phénomènes nucléaires au cours de la conjugaison chez *Stylonychia pustulata*. C. r. Acad. Sci., Paris, 261, 2742-2744.
- Pieri J. 1966: Étude cytophotométrique de la quantité relative de l'ADN micronucléaire au cours de la division binaire normale chez *Glaucoma scintillans*. C. r. Acad. Sci. Soc. Biol., 262, 775.
- Pieri J., Vaughien C. and Trouiller M. 1968: Interpretation cytophotométrique des phénomènes micronucléaires au cours de la division binaire et des divisions pré-gametique chez *Paramecium trichium*. J. Cell. Biol., 36, 664-668.
- Prescott D. M., Kimball R. F. and Carrier R. F. 1962: Comparison between the timing of micronuclear and macronuclear DNA synthesis in *Euplotes eurystomus*. J. Cell. Biol., 13 175-176.
- Полянский Ю. И. и Райков И. Б. 1960: Роль полиплоидии в эволюции простейших. Цитология, 2, 509-518.
- Raikov J. B. 1964: DNA content of the nuclei and nature of macronuclear chromatin strands of the ciliate *Nassulopsis elegans* (Ehrbg.) Acta Protozool., 2, 339-356.
- Райков И. Б. 1967: Кариология Простейших. Изд. "Наука", Ленинград.
- Raikov J. B. 1972: Nuclear phenomena during conjugation and autogamy in ciliates. Research in Protozoology, Pergamon Press., 4, 147-290.
- Ray Ch., Jr. 1958: Tetraploidy in *Tetrahymena pyriformis*. X Int. Congr. Genetics. Proceed. 2, 229-230.
- Ray Ch. and Elliott A. M. 1954: Chromosome number of four varieties of *Tetrahymena* (Abstr.). Anat. Rec., 120, 812.
- Rao M. V. N. and Ammermann D. 1970: Polytene chromosomes and nucleic acid metabolism during macronuclear development in *Euplotes*. Chromosoma, 29, 246-254.
- Seshachar B. R. 1950: Desoxyribonucleic acid content of the ciliate micronucleus. Nature, 165, 848.
- Walker P. and Mitchison J. 1957: DNA synthesis in two ciliates. Expl. Cell. Res., 13, 167-170.
- Wichterman R. 1964 a: Further evidence of polyploidy in the conjugation of green and colorless *Paramecium bursaria*. Biol. Bull., 91, 234.
- Wichterman R. 1964 b: Time relationships of the nuclear behavior in conjugation of green and colorless *Paramecium bursaria*. Anat. Rec., 94, 39-40.
- Wichterman R. 1948: The time schedule of the mating and nuclear events in the conjugation of *Paramecium bursaria*. Turtox news, 26, 2-10.
- Wichterman R. 1953: The Biology of *Paramecium*. New York.
- Woodard J., Gelber B. and Swift H. 1961: Nucleoproteine changes during the mitotic cycle in *Paramecium aurelia*. Expl. Cell. Res., 23, 258-264.
- Woodard J., Woodard M. and Gelber B. 1964: Cytochemical studies of conjugation in *Paramecium aurelia*. J. Cell Biol., 23, 151 A.
- Woodard J., Woodard M., Gelber B. and Swift H. 1966: Cytochemical studies of conjugation in *Paramecium aurelia*. Expl. Cell. Res., 41, 55-63.

ПОДПИСИ К ТАБЛИЦАМ I-II

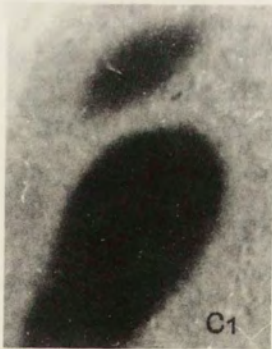
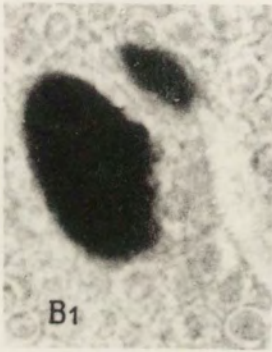
Таблица I. Вегетативный микронуклеус 4 клонов *Paramecium bursaria*, А — клон ОР₉, В — клон Ш₄, С — клон ЯБ₇₆, D — клон ЯБ₈₄, 1 — интерфазный микронуклеус, 2 — профаза митоза

Таблица II. Микронуклеусы 4 клонов *Paramecium bursaria* во время конъюгации, А — клон ОР₉, В — клон БС₂₅, С — клон ЯБ₇₆, D — клон ЯБ₈₄, 1 — пресинтетический микронуклеус в начале конъюгации, 2, 3 — профаза I деления созревания, микронуклеус в процессе синтеза ДНК

EXPLANATION OF PLATES I-II

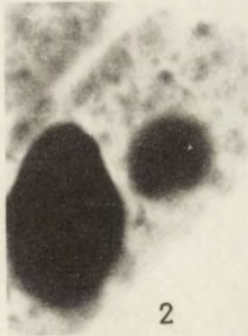
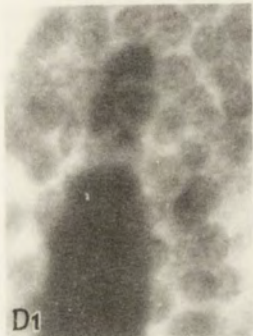
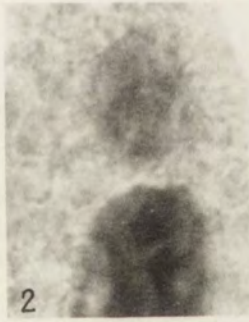
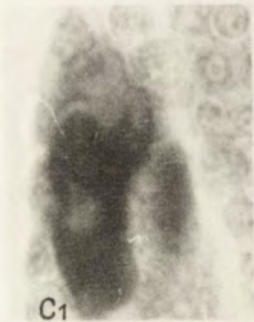
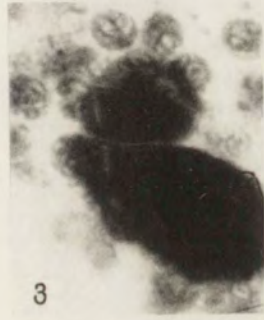
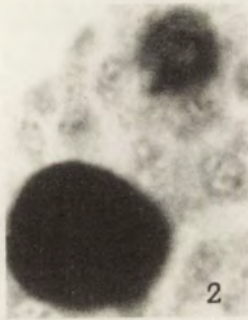
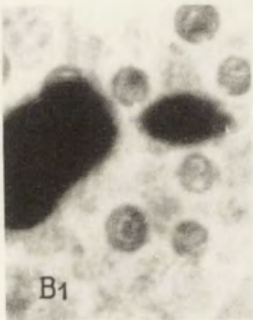
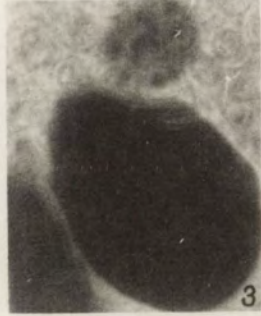
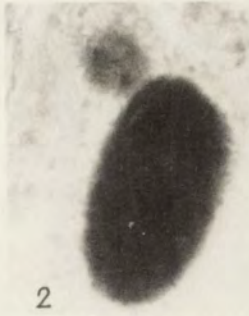
Plate I. Vegetative micronucleus of 4 clones of *Paramecium bursaria*, A — clone OR₉, B — clone Sh₄, C — clone YaB₇₆, D — clone YaB₈₄, 1 — interphase micronucleus, 2 — prophase of mitosis

Plate II. Micronuclei of 4 clones of *P. bursaria* during conjugation, A — clone OR₉, B — clone BS₂₅, C — clone YaB₇₆, D — clone YaB₈₄. 1 — presynthetic micronucleus in the beginning of conjugation, 2, 3 — prophase of the I maturation division, the micronucleus is in the process of DNA synthesis



M. N. Golikova

auctor phot.



M. N. Golikova

auctor phot.

T. A. SHIBALOVA, T. I. MOROZOVA and V. A. KRAVTSOV

Electron microscope observations on the development of *Eimeria tenella* (*Sporozoa*, *Coccidia*) in tissue culture. II. The fine structure of the schizonts and merozoites

Электронномикроскопическое исследование *Eimeria tenella* (*Sporozoa*, *Coccidia*) при развитии в культуре ткани. II. Ультраструктура шизонтов и мерозоитов

The fine structure of schizonts and merozoites of different eimerian species has been largely reported (Scholtyseck 1965, Scholtyseck et al. 1966, Sheffield and Hammond 1967, Colley 1968, Sénaud et Černa 1969, McLaren 1969, Snigirevskaya 1969, Seliverstova 1970, Sheffield 1970, Roberts et al. 1970, Hammond and Roberts 1970, Heller und Scholtyseck 1971, Lee and Millard 1971, Sampson and Hammond 1972). The process of merozoite production is somewhat different in various species. In the majority of *Eimeria* species examined (*E. tenella*, *E. magna*, *E. intestinalis*, *E. pragensis*, *E. praecox*, *E. bovis*), the asexual development involves the appearance of merozoite buds on the schizont surface; later on, these buds grow and separate from the residual cytoplasm. Scholtyseck 1965 reported merozoite production in *E. perforans* and *E. stiedae* by splitting the schizont cytoplasm along the canals of the endoplasmic reticulum membranous material which contributes to the formation of merozoite membranes.

Recent studies on *E. callospermophili* (Roberts et al. 1970), *E. stiedae* (Heller and Scholtyseck 1971) and *E. alabamensis* (Sampson and Hammond 1972) demonstrated merozoite differentiation inside the schizont cytoplasm preceded by a certain number of nuclear divisions. This process of merozoite formation resembles the internal schizogony described by Hammond and Roberts 1970 and Speer et al. 1970 as well as the endodyogeny occurring in *Toxoplasma*.

Further observations on this process in *Ermeria* growing in tissue culture seem to be of interest. The present communication deals with differentiation of *Eimeria tenella* (Railliet et Lucet) merozoites in tissue culture.

Material and methods

The material used and the techniques of tissue culture infection with *Eimeria tenella* sporozoites have been described in detail elsewhere (Shibalova 1968, 1969, 1973). The infected cultures, 24–96 h following sporozoite inoculation, were fixed in 3–5% glutaraldehyde in phosphate buffer followed by postfixation in veronal acetate-buffered 1–2% OsO₄, dehydrated in a graded series of ethyl alcohol, passed through acetone and then embedded in Epon 812. Before dehydration, the cells were contrasted with an aqueous uranyl acetate solution. In addition, sections cut on UMTP-2 ultratome were contrasted with lead citrate. Photographs were taken with an UEMV-100K electron microscope.

Results

A sporozoite that penetrated the host cell undergoes its further development within a vacuole limited by a unit membrane (Pl. I 1, 4). For some time, the intracellular sporozoite keeps on moving inside the vacuole space what may be observed due to the occurrence of cytoplasm foldings.

Within 24 h of intracellular life the sporozoite undergoes significant ultrastructural alterations. Among specimens fixed at the 24th hour, there were elongated individuals with wavy and smooth surface in addition to those that were oval or round in shape and lacked the organelles of penetration — a conoid, rhoptries and subpellicular tubules (Pl. I 4). All these differently shaped sporozoites, however, displayed one common structure — a micropore or ultracytostome, in most cases non-functioning (Pl. I 2). This was seen as a not very deep invagination of the outer membrane of the pellicle through the ring made by two inner membranes. In some cases, elongated sporozoites, still keeping all the characteristic organelles of the anterior body end, displayed a flask-shaped micropore (Pl. I 3) with some minute osmiophilic globules in the ending. Such kind of a micropore may be regarded as a functioning one.

The sporozoite pellicle consists of three distinct membranes. In the rounded sporozoite (trophozoite), lacking the organelles of penetration, two inner membranes are detected as separate fragments later disintegrating.

Before the nuclear division, the trophozoite assumes a round to irregular form. Its cytoplasm is rich in ribosomes, among which are seen degenerating mitochondria, single fragments of the endoplasmic reticulum, the Golgi elements and vacuoles. The nuclear chromatin is unevenly dispersed in the nucleoplasm and near the nuclear membrane.

In the photograph 5, Pl. II a segment of a multinuclear schizont with budding merozoites is visible. Its cytoplasm is rich in ribosomes which makes it look dense. Here is the granular endoplasmic reticulum constituting the background for more dense structures — oval or elongated mitochondria. Within the section plane, four nuclei are seen with their granular chromatin scattered in the nucleoplasm, near the nuclear membrane and enlarged nucleolus. The first indication of merozoite formation may be seen near the first and second nuclei in the middle zone of the

schizont, the merozoite anlagen being at different stages of differentiation. A cone-shaped body, limited with a thickened osmiophilic membrane, is extending from the first nucleus towards the schizont surface. A narrow slit is seen separating the merozoite bud membrane from the schizont cytoplasm. The nucleus enters the merozoite bud whose the cytoplasm already contains mitochondria, vesicles and a round osmiophilic body, without a limiting membrane. Presumably this body may be regarded as a precursor of a refractile globule.

The merozoite anlage, seen near the second nucleus, seems to be at an earlier stage of differentiation. In the cytoplasmic area adjacent to the nucleus, the inner membrane of the merozoite is formed. As in the preceding case, the differentiating merozoite is separated from the cytoplasm of schizont by a vacuolar space where no discrete constituents are seen. The resting two nuclei of the same schizont are not yet involved in merozoite formation.

The budding merozoites associated with the remains of the schizont cytoplasm with their posterior ends only are shown in Pl. III 6 and 7. In the contact zone, a ring appears formed by the inner membrane of the merozoite (Pl. III 6). In some cases, paired merozoites were seen under a common membrane (Pl. V 10). The schizont residual body is nothing but one or several cytoplasmic fragments limited with a unit membrane, with numerous ribosomes, membranes of the granular endoplasmic reticulum, mitochondria and minute vacuoles with dense granules.

Schizonts with completely formed merozoites, 30–60 in number within the section plane, filled up entirely the host cell (Pl. IV 9). The nucleus of this cell had enlarged surface producing numerous lobes (Pl. V 10).

Merozoites, ready to separate, are elongated cells (Pl. V 10) limited with a three-membrane pellicle (Pl. VI 15), whereas the early and differentiating merozoites display only two membranes (Pl. III 8), the inner one being consolidated, sometimes fragmented. In the merozoite envelope, a micropore is seen (Pl. VI 14) resembling that of a sporozoite. In our material, it looked as non-functioning. The micropore was invariably located in the anterior body end, near the nucleus.

The conoid is situated in the anterior end of the merozoite (Pl. III 8, Pl. VI 11, 12, 13), most frequently not extended. The wall of its cone-shaped body looks, when longitudinally-sectioned, as a broken line consisting of 6–7 fragments (Pl. VI 11). On cross-sections made at various angles through the conoid zone, 3–4 round structures 540 Å in diameter and surrounded with a unit membrane are seen (Pl. VI 12, 13). These structures are the ductules of rhoptries. It is here that cross- and longitudinal-sectioned subpellicular microtubules are seen. Beneath the conoid, numerous micronemes and broadened segments of rhoptries are observed in free merozoites, whereas in the budding merozoites micronemes are less numerous.

The nucleus of the merozoite is relatively large (Pl. IV 9, Pl. V 10). The perinuclear space is clearly seen. The chromatin, in the form of osmiophilic granules, is concentrated near the nuclear membrane and in the nucleoplasm. At front of the nucleus, small anlagen of paranuclear bodies are revealed surrounded with amylo-

pectin granules (Pl. III 8, Pl. V 10). The Golgi elements are close to the nucleus (Pl. III 8). Among free ribosomes, enlarged canals of the granular endoplasmic reticulum are scattered. In the cytoplasm vacuoles filled with a homogeneous or a fine granulated substance are seen, more frequently near the nucleus (Pl. III 7, 8). These vacuoles, covered with two or three membranes, are presumably degenerating mitochondria.

Discussion

The intracellular sporozoite is seen to develop into the trophozoite within the first 24 h after having penetrated the host cell, the first indication of such a transformation being the activation of the micropore (ultracytostome) to function. This is concluded from the detection of osmiophilic granules in the "functioning" micropore suggesting an active food uptake by an intracellular sporozoite that still keeps its elongated shape and the complex of the anterior end organelles.

Further on, the sporozoite is rounded, its organelles undergoing dedifferentiation. The trophozoite cytoplasm and nucleus augment due to an active RNA and protein synthesis. A great number of cytoplasmic and nuclear ribosomes may serve as an indirect proof of this assumption supported by a direct observation of an increasing RNA content in growing first generation schizont of *E. tenella* measured photometrically (Beyer et al. 1972).

Scholtyssek and Strout 1968 who studied the growth of *E. tenella* in vitro reported that the intracellular sporozoite become a trophozoite after its micropore had been activated irrespective of its shape. We agree with this idea and assume as a "trophozoite" all the forms of intracellular sporozoites—elongated or rounded, with or without organelles of penetration, with different pellicular structure, i.e., the forms being at different steps of transformation from trophozoite to schizont, which does not seem to fit the generally accepted characteristics of the trophozoite as a round cell surrounded with only one unit membrane and lacking organelles of penetration.

The sporozoite dedifferentiation is followed by the cytoplasm augmentation and the nuclear division. This period being almost or completely over, the next morphological step of the parasite development takes place—the process of schizogony when redifferentiation of structures characteristic of merozoites occurs.

The results obtained suggest that the schizogonic development of *E. tenella* runs similarly both in vivo and in vitro, and has much in common with the corresponding processes in other coccidia reported by many authors (Scholtyssek et al. 1966, Sheffield and Hammond 1967, Colley 1968, McLaren 1969, Sénaud et Černa 1969, Snigirevskaya 1969, Seliverstova 1970), i.e., by multiple budding.

The peculiarities of *E. tenella* growing in vitro are as follows. Merozoite budding proceeds non-synchronously. When some of the divided nuclei were involved in

merozoite formation, the others, within the same schizont, were not. The possibility of non-synchronous budding in *E. praecox* was reported by Lee and Millard 1971.

In our in vitro material, the early steps of merozoite differentiation were observed inside the cytoplasm of the schizont rather than on its surface, as was described for this species grown in vivo (McLaren 1969, Seliverstova 1970). This question needs further examination.

The first sign of merozoite formation is the appearance of the complex of inner membranes near the surface of the schizont, or inside it near the dividing nuclei. Further more, when merozoite buds are produced, the anterior end organelles appear de novo — the conoid, rhoptries, subpellicular microtubules as well as a small paranuclear body surrounded with amylopectin granules. A merozoite still associated with the residual cytoplasm of the trophozoite has already a complete set of characteristic structures. The ultrastructural pattern of the *E. tenella* merozoites followed in vitro resembles that of this parasite grown in vivo (McLaren 1969, Seliverstova 1970).

Summary

The fine structure of schizonts and merozoites of *Eimeria tenella* (Railliet et Lucet) grown in tissue culture is described. The intracellular sporozoite develops into the trophozoite within the first 24 h after having penetrated the host cell, the first indication of such a transformation being the activation of the micropore. Osmiophilic granules were seen in the broadened vesicle of such a micropore. All these changes occurred within still elongated sporozoite with organelles of the anterior end well preserved. Later on, the parasite body was seen rounded, the organelles and the inner membranes of the pellicle dedifferentiated.

The schizogonous development of *E. tenella*, both in vitro and in vivo, involves a multiple budding of merozoites from inside as well as from outside of the schizont body.

The newly formed merozoite is an elongated cell covered with a three-membrane pellicle where a single non-functioning micropore was found. The apical pole of the merozoite has the characteristic pattern.

РЕЗЮМЕ

В данной работе описывается ультратонкое строение *E. tenella* на стадии бесполого развития в культуре ткани.

Внутриклеточный спорозоит в течение первых суток превращается в трофозоит. Первым признаком его трансформации является активирование ультрацитостома, о чем свидетельствовало выявление осмиофильных гранул в его расширенном пузырьке. При этом спорозоит сохранял вытянутую форму и все присущие ему структуры. В дальнейшем следовало

округление паразита, дедифференцировка пенетрантных органелл и внутренних мембран пелликулы.

Процесс шизогонии *E. tenella* при развитии *in vitro* так же, как и в организме цыпленка, протекает путем множественного почкования мерозоитов из шизонта. Отмечалось как наружное, так и внутреннее почкование мерозоитов.

Сформированный из шизонта мерозоит представляет собой вытянутую клетку, ограниченную оболочкой, состоящей из трех элементарных мембран. В оболочке мерозоита обнаруживается одна нефункционирующая микропора. Апикальный полюс мерозоита имел типичное строение.

REFERENCES

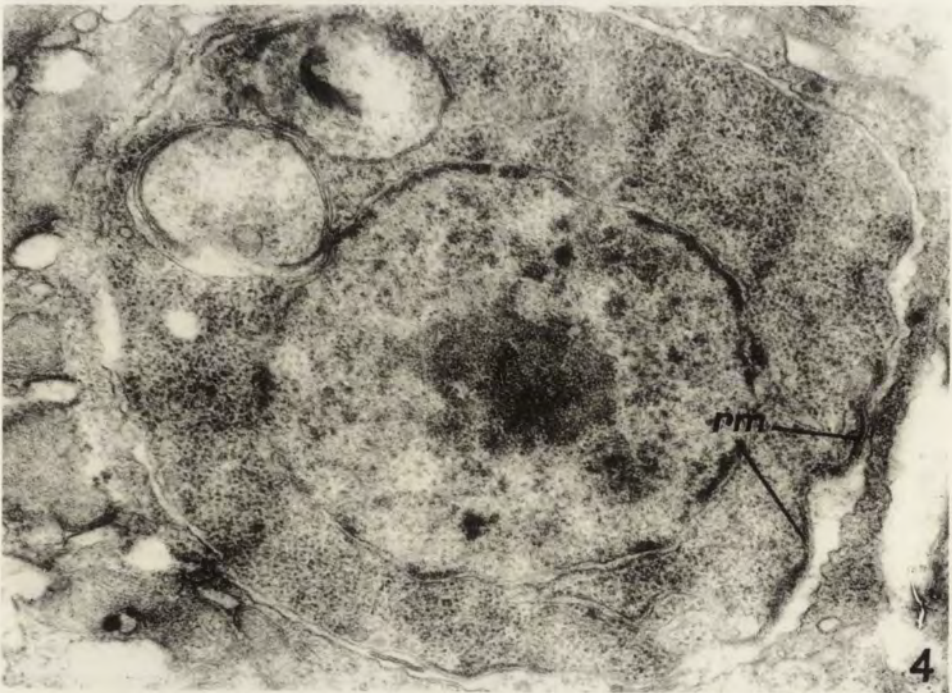
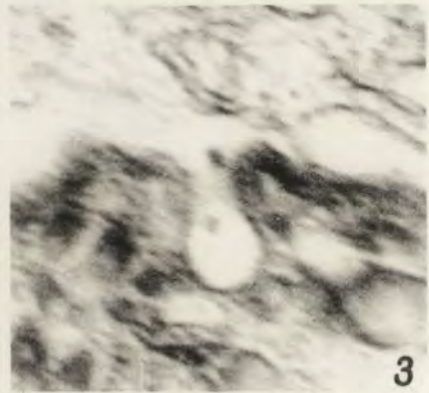
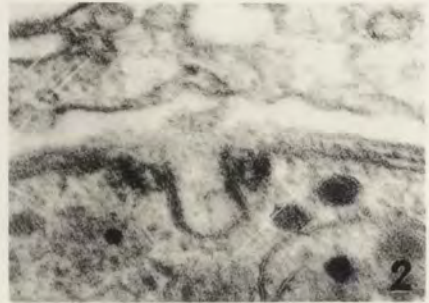
- Beyer T. V., Shibalova T. A. and Ovchinnikova L. P. 1972: A comparative cytophotometrical investigation of the dynamics of cytoplasmic RNA in the endogenous development of *Eimeria tenella* grown *in vivo*, in tissue culture and in chick embryo. I. Schizogonous development. *Acta Protozool.*, 9, 23, 339-349.
- Colley F. C. 1968: Fine structure of schizonts and merozoites of *Eimeria nieschulzi*. *J. Protozool.*, 15, 374-382.
- Hammond D. M. and Roberts W. L. 1970: The development of *Eimeria* species from cattle and rodents as determined by fine structural studies. *J. Parasit.*, 56, 4, 248.
- Heller G. and Scholtyseck E. 1971: Feinstrukturuntersuchungen zur Merozoitenbildung bei *Eimeria stiedae* (*Sporozoa, Coccidia*). *Protistologica*, 4, 451-460.
- Lee D. L. and Millard B. 1971: Fine structure of the schizonts of *Eimeria praecox*. *Int. J. Parasitol.*, 1, 37-41.
- McLaren D. J. 1969: Observations on the fine structural changes associated with schizogony and gametogony in *Eimeria tenella*. *Parasitology*, 59, 563-574.
- Roberts W. L., Hammond D. M., Anderson L. C. and Speer C. A. 1970: Ultrastructural study of schizogony in *Eimeria callospermophilii*. *J. Protozool.*, 17 (4), 584-592.
- Sampson J. R. and Hammond D. M. 1972: Fine structural aspects of development of *E. alabamensis* schizonts in cell cultures. *J. Parasit.*, 58, 311-322.
- Seliverstova V. G. 1970: Submikroskopičeskaja organizatsija *Eimeria tenella* na raznykh stadijakh žiznennogo cikla. Avtoreferat kand. diss. Leningrad.
- Sénaud J. et Černa Z. 1969: Etude ultrastructurale des merozoites et de la schizogonie des coccidies (*Eimerina*): *Eimeria magna* (Pérard, 1925) de l'intestin des lapins et *E. tenella* (Railliet et Lucet, 1891) des coecums des poulets. *J. Protozool.*, 16 (1), 155-165.
- Scholtyseck E. 1965: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Schizogonie bei Coccidien (*Eimeria perforans* und *E. stiedae*). *Z. Parasitenk.*, 26 (1), 50-62.
- Scholtyseck E., Hammond D. M. and Todd K. S. 1966: Electron microscope studies of the schizonts and merozoites of an *Eimeria* species from Uinta ground squirrel, *Citellus armatus*. *J. Protozool.*, 13, (suppl. 18).
- Scholtyseck E. und Strout R. 1968: Feinstrukturuntersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei Coccidien in Gewebekulturen (*Eimeria tenella*). *Z. Parasit.*, 30, 291-300.
- Sheffield H. G. 1970: Schizogony in *Toxoplasma gondii*: An electron microscope study. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, 37(2), 237-241.
- Sheffield H. G. and Hammond D. M. 1967: Electron microscope observations on the development of first-generation merozoites of *Eimeria bovis*. *J. Parasit.*, 53(4), 831-840.
- Shibalova T. A. 1968: Ob ekscistirovanii sporozoitov *Eimeria tenella* *in vitro*. *Parasitologija*, 2, 372-374.
- Shibalova T. A. 1969: Kultivirovanie stadij bespoloi fazy žiznennogo cikla *Eimeria tenella* v kulturah kletok. *Citologija*, 11, 6, 707-713.
- Shibalova T. A. 1973: Electron microscope observations on the development of *Eimeria tenella* (*Sporozoa, Coccidia*) in tissue culture. I. The fine structure of the sporozoite. *Acta Protozool.*, in press.
- Snigirevskaya E. S. 1969: Ultrastrukturnye osobennosti kokcidii krolika *Eimeria intestinalis* i *E. magna*. Avtoreferat kand. diss. Leningrad.
- Speer C. A., Hammond D. M. and Anderson L. C. 1970: Development of *Eimeria callospermophilii* and *E. bilamellata* from the Uinta ground squirrel *Spermophilus armatus* in cultured cells. *J. Protozool.*, 17, 274-284.

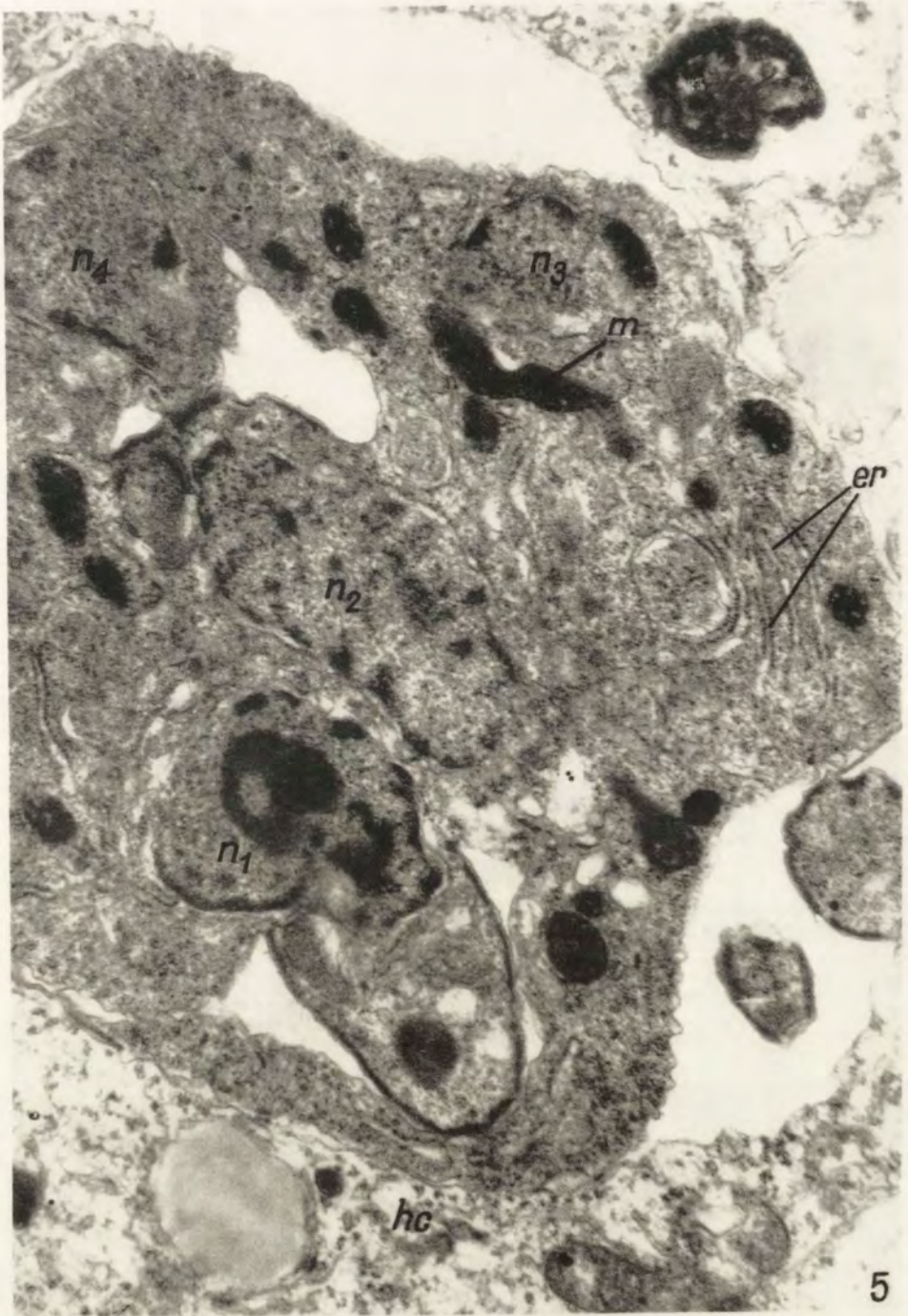
EXPLANATION OF PLATES I-VI

The fine structure of schizonts and merozoites of *Eimeria tenella* (Railliet et Lucet)

- 1: Three membranes in the pellicle of rounded sporozoite (trophozoite). 140 000×
- 2: Micropore in the pellicle of rounded sporozoite (trophozoite), opening diameter 500 Å, extension 1000 Å. 92 000×
- 3: Micropore in the intracellular sporozoite (trophozoite). Note osmiophilic granules in the lumen; opening diameter 600 Å, extension 1900 Å. 92 000×
- 4: Trophozoite with envelope displaying remains of the inner membranes. 37 000×
- 5: Part of schizont with different degrees of merozoite differentiation. 25 000×
- 6: Merozoites attached to the residual mass by means of small areas of their posterior ends where the thickened inner membrane of merozoite's pellicle is interrupted. 20 000×
- 7: Merozoites budding from the surface of schizont. Note a canal of the granular endoplasmic reticulum of schizont (arrow) associated with the perinuclear space of merozoite. Multilayered structures with fine granulated content are seen in the cytoplasm of schizont and merozoite. 25 000×
- 8: Details of the anterior end of budding merozoites. 30 000×
- 9: Mature merozoites within schizont. Note enlarged host cell nucleus of irregular shape. This specimen was obtained from centrifuged cultured cells. 13 000×
- 10: Merozoites inside schizont. Two individuals (arrow) share one envelope. 20 000×
- 11: The anterior end of merozoite. 35 000×
- 12-13: Cross-sectioned conoids of merozoites. Note the ring of the conoid, ductules of rhoptries and subpellicle microtubules. 80 000×
- 14: Micropore in the pellicle of merozoite. 110 000×
- 15: Three membranes in the pellicle of free merozoites. 60 000×

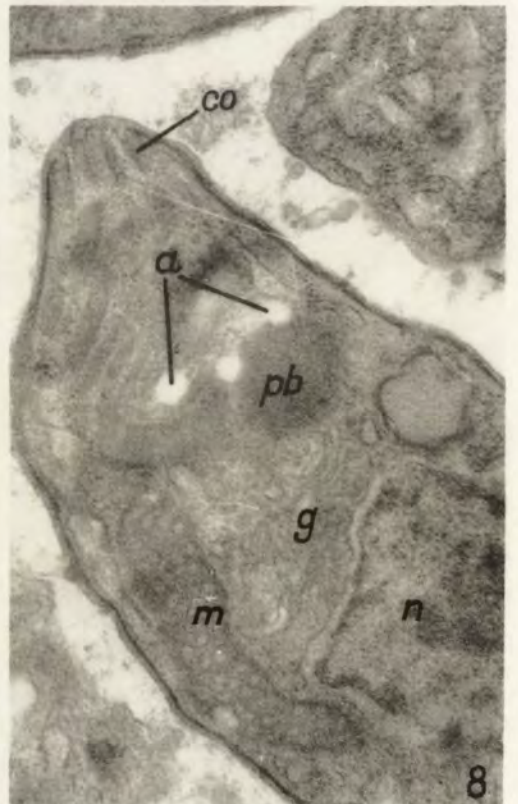
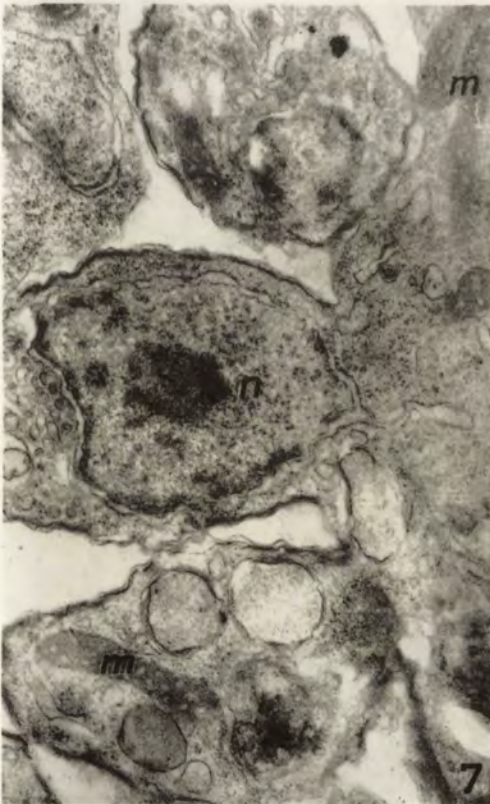
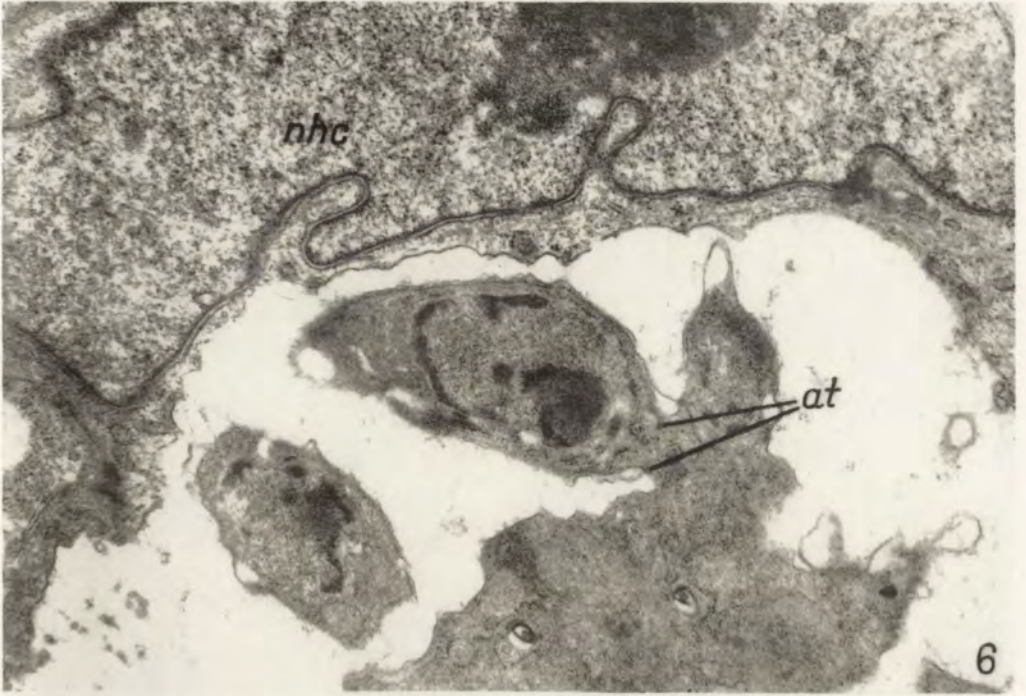
Abbreviations used: a — amylopectin, ac — apical ring of the conoid, at — attachment of merozoite to the schizont cytoplasm, co — conoid, er — granular endoplasmic reticulum, g — Golgi elements, hs — host cell, m — mitochondria, m₁, m₂, m₃ — membranes constituting the pellicle of sporozoite (trophozoite), mn — micronemes, mv — membrane of the parasitophorous vacuole, mt — subpellicular microtubules, n — parasite's nucleus, nhc — host cell nucleus, pb — paranuclear body, pc — polar ring of the conoid, r — rhoptries, rm — remains of inner membranes.

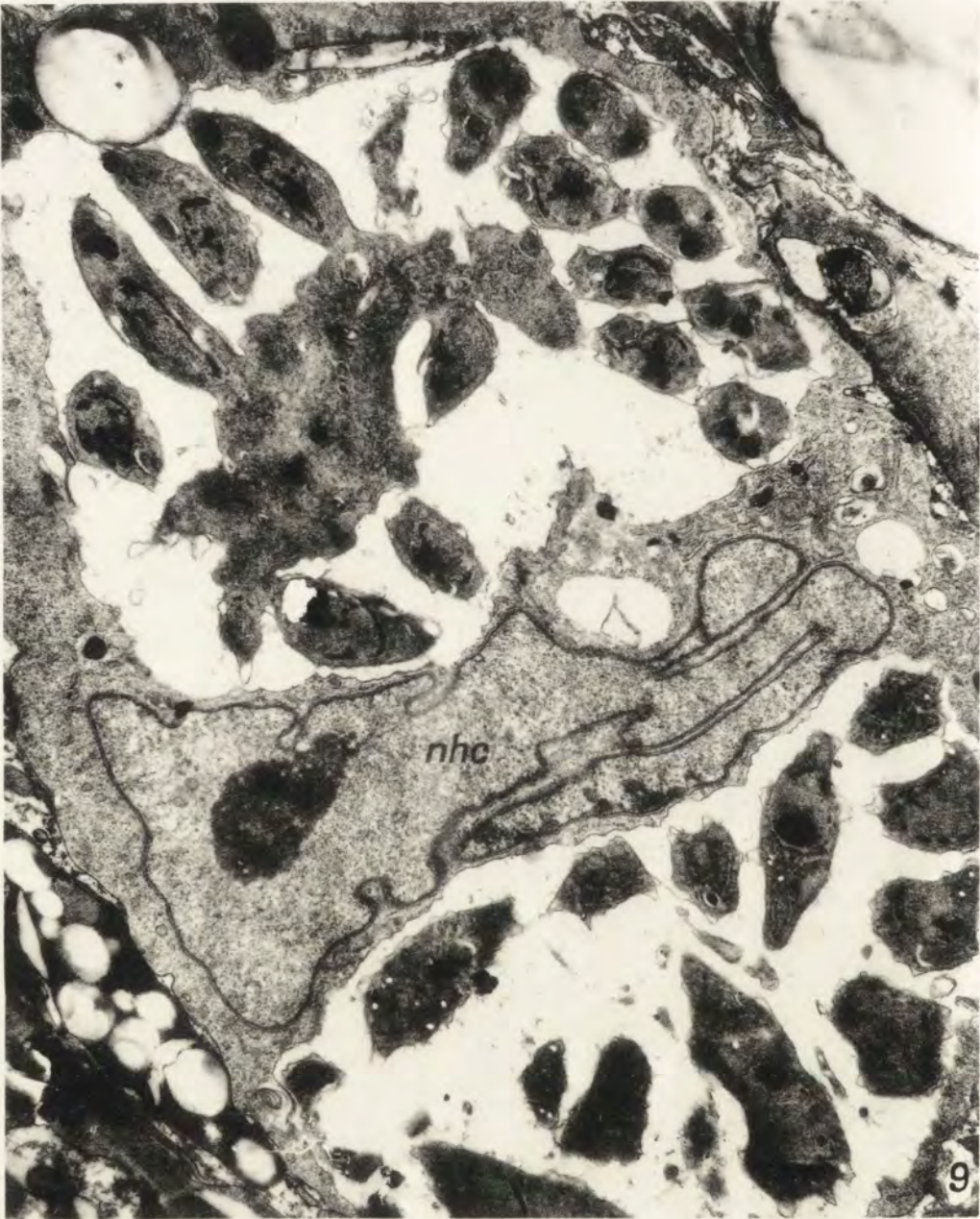




T. A. Shibalova

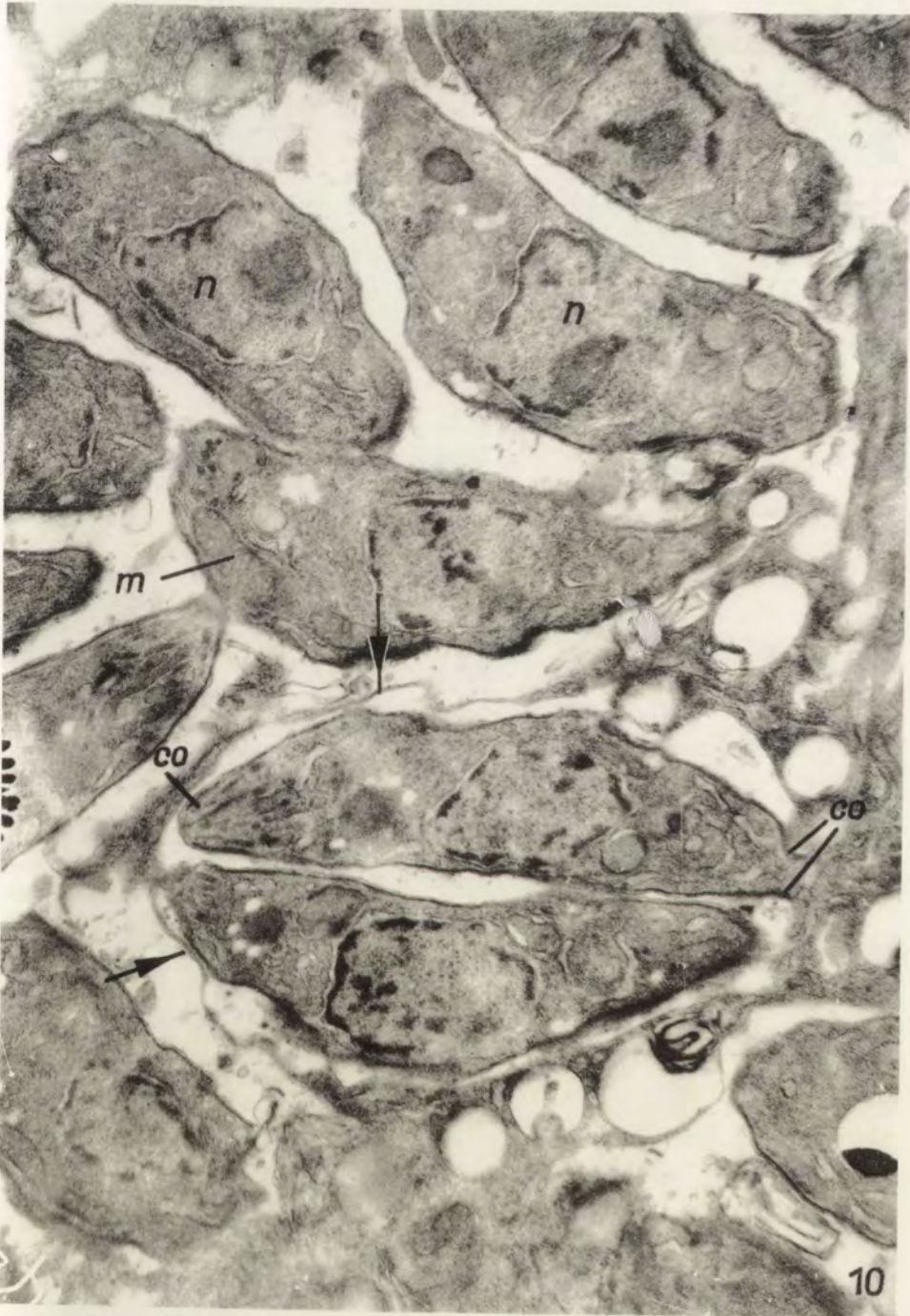
auctores phot.





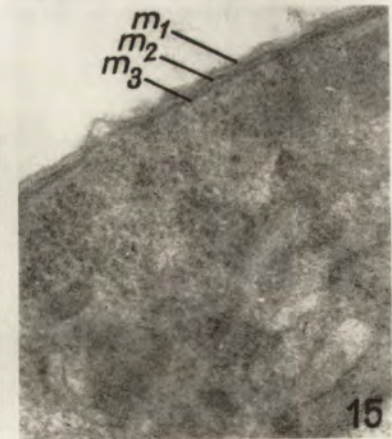
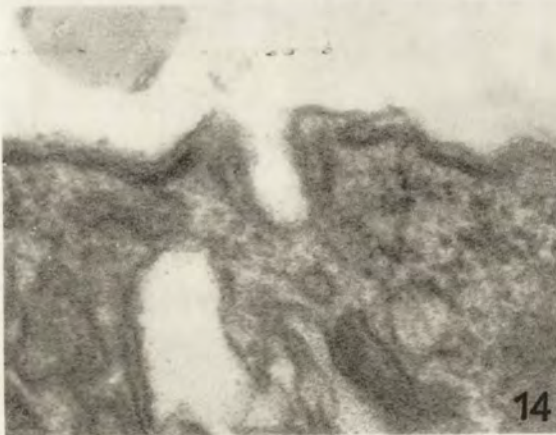
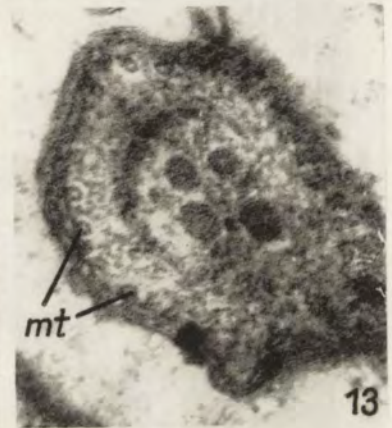
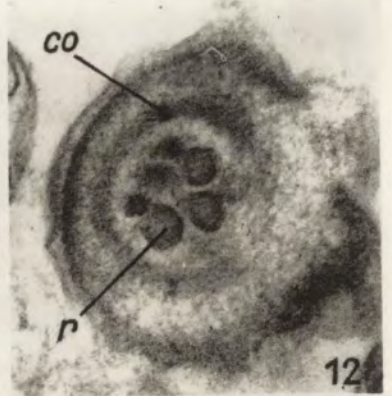
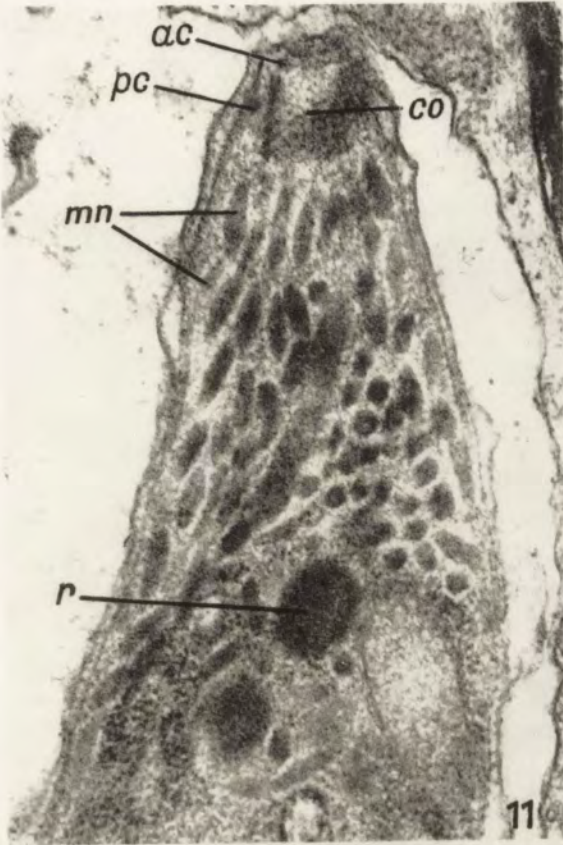
T. A. Shibalova et al.

auctores phot.



T. A. Shibalova

auctores phot.



T. A. Shibalova

auctores phot.

Stephen M. GITTLESON and David H. JOHNSON

Detachment of *Polytomella agilis* flagella induced by cell crowdingDetachement des Flagelles chez *Polytomella agilis* provoqué par une haute densité des cellules

Aggregations of *Polytomella agilis* occur in cultures with population densities of about 200 000 to 1.5 million cells/ml (Gittleson and Jahn 1968). When these cultures are placed in containers with a low surface area to volume ratio such as burettes the cells accumulate at the bottom in densities as high as 278 million cells/ml (Gittleson, Woodruff and Hoover 1970). This mass accumulation produces cell crowding which affects the geometric design of aggregation (Gittleson and Ressler 1972). Cell crowding also brings about detachment of flagella, changes in cell body shape and increases in cell volume which are described in this report.

Methods

Experimental organism and growth medium. *P. agilis* (Doflein, 1916) was originally obtained from the Indiana Algal Collection, Indiana University, Bloomington. The growth medium consisted of 0.1 g sodium acetate, 0.2 g yeast extract and 0.1 g tryptone per 100 ml of glass-distilled water. This medium was autoclaved at 121°C for 20 min at a pressure of 16 p.s.i. Stock cultures were maintained in 125 by 20 mm screw-cap test tubes and grown in 1000 ml batches in 2000 ml Erlenmeyer flasks for experimentation. Temperature ranged from 20 to 22°C. Glasware was washed in Alconox, rinsed in tapwater 10 times, rinsed twice in dilute nitric acid to remove soap residue and finally rinsed with glass distilled water three times.

Experimental procedure. The preparation of isolated flagella was accomplished by the method of mass accumulation previously described (Gittleson, Woodruff and Hoover 1970). In this study, ultra-high population densities of *P. agilis* (about 210 million cells/ml compared to about 1.5 million cells/ml in the growing culture) were obtained by transferring 48–53 h cultures to 500 ml burettes. The cells which accumulated at the bottom of the burette in 15 min were withdrawn through the stopcock and placed in embryological watch glasses. After standing two hours the isolated flagella and abnormal cells were studied. Cell counts and cell volumes were measured using a Coulter counter model B and volume distribution plotter model H. Volume calibration was obtained with pollen of paper mulberry (diameter 12–13 µm). Isoton (Coulter Inc.) was used as a diluent. No significant changes in volume of *P. agilis* were associated with Isoton. Photomicrographs were taken through a Zeiss phase contrast microscope using Kodak 35 mm Plus-X film.

Results

The effect of cell crowding on flagella. A major effect of cell crowding after 2 h is the detachment of large numbers of flagella from the cell bodies (Pl. I 1). An average number of 42 000 flagella/ml was counted with the Coulter counter. These isolated flagella range from 7.0 to 8.0 μm in length. An oval-shaped basal body was a prominent feature (Pl. I 2). The basal body appeared translucent except for an opaque band extending between two nodes. When this opaque band could be viewed on the upper surface of the basal body, the basal body appeared coin-shaped with the opaque band running along the edge. Some of the isolated flagella continued to beat and those that became attached to the slide or coverslip by the basal body continued to undulate.

The effect of cell crowding on the cell body. Normally *P. agilis* is slightly elliptical in shape with an average anterior to posterior length of 10 μm . Cell crowding caused swelling and distortion of the cell bodies. After 12 h of crowding the average anterior to posterior length increased to 17.5 μm . Cell volume increased an average of 10% and many cells ultimately ruptured.

Discussion

A number of investigators have reported how flagella and cilia may be detached from cells by chemical and physical treatment. These studies have been reviewed by Blum 1971 who noted that invariably cilia and flagella detach between the end of the basal body and the beginning of the flagellar shaft. In contrast, *P. agilis* under conditions of extreme crowding lose their flagella with basal body intact. The mechanism of detachment appears to involve high degrees of physical stress exerted on the flagella by adjacent cell bodies. There is also the possibility of a chemical effect of metabolites which might occur in extraordinary concentrations in such a dense population of cells. The changes in cell shape and cell volume after many hours suggest that there are metabolic changes. The question still remains whether *P. agilis* which have lost their entire flagellar apparatus including basal body are able to regenerate new flagella.

Summary

Crowding of *Polytomella agilis* into cell densities of 210 million cells/ml induced detachment of flagella. The isolated flagellum consists of a flagellar shaft and a basal body. The coin-shaped basal body is translucent except for an opaque band running along the edge. Cell size and volume increase under the conditions of this experiment.

RESUMÉ

Le concentration de la *Polytomella agilis* jusqu'à la densité de 210 millions de cellules/ml provoque le detachment des flagelles. Un flagellum détaché en plus de la partie libre contient son corps basal. Le corps basal est discoïde et transparent à l'exception d'une bande opaque qui borde sa circonférence. Sous les condition de cet experiment les dimensions et le volume des cellules augmentent.

REFERENCES

- Blum J. J. 1971: Existence of a breaking point in cilia and flagella. *J. theor. Biol.*, 33, 257-263.
Gittleson S. M. and Jahn T. L. 1968: Pattern swimming of *Polytomella agilis*. *Am. Nat.*, 102, 413-425.
Gittleson S. M., Woodruff B. and Hoover R. L. 1970: Mass accumulation of *Protozoa*. *Acta Protozool.*, 8, 225-229.
Gittleson S. M. and Resler R. J. 1972: *Polytomella agilis* aggregations at ultra-high population densities. *Acta Protozool.*, 11, 175-178.

EXPLANATION OF PLATE I

- 1: Photomicrograph of isolated flagella of *Polytomella agilis*
- 2: Diagram of an isolated flagellum viewed through oil immersion objective

WYKAZ TWÓRCÓW

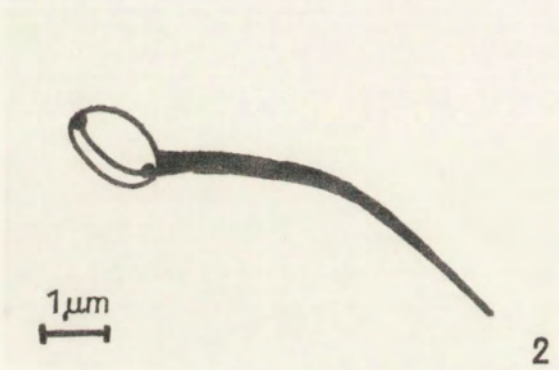
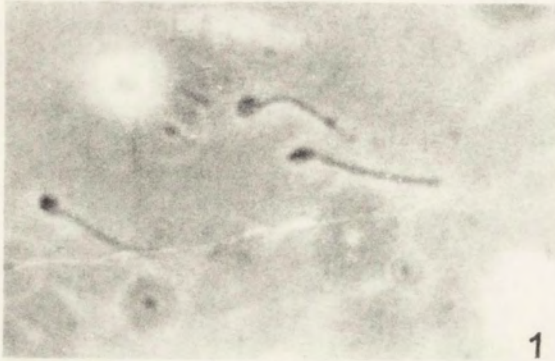
W tym tomie zamieszczono prace autorstwa następujących twórców: [faint text]

WYKAZ WYDAWÓCZKI

Prace te wydane zostały przez następujące wydawnictwa: [faint text]

Wydawnictwo [faint text]

[faint text]



auctores phot.

S. M. Gittleson
et D. H. Johnson

Fasciculi praeparati:

V. Golemansky: *Psammonobiotidae* fam. nov. une nouvelle famille de thécamoebiens (*Rhizopoda: Testacea*) du psammal supralittoral des mers — F.C. Page: *Rosculus ithacus* Hawes, 1963 (*Amoebida, Flabellulidae*) and the Amphizoic Tendency in Amoebae — J. W. McCoy: New Features of the Tetrahymenid Cortex Revealed by Protargol Staining — J. W. McCoy: Updating the Tetrahymenids. I. General Considerations and Application to the Genus *Colpidium* — H. Tamar: Further Studies on *Halteria* — I. R. Isquith and A. J. Repak: The Systematics of the Genus *Anigsteinia* Isquith, 1968 — U. Buitkamp and N. Wilbert: Morphologie und Taxonomie einiger Ciliaten eines kanadischen Prariebodens — B. H. Voronin: Некоторые микроспоридии (*Microsporidia, Nosematidae*) из колюшек *Pungitius pungitius* и *Gasterosteus aculeatus* Финского залива [Some Microsporidians (*Microsporidia, Nosematidae*) from Sticklebacks *Pungitius pungitius* and *Gasterosteus aculeatus* of the Finish bay — A. K. Mandal and K. N. Nair: Observation on *Eimeria wasilewskyi* Rastegaieff (*Protozoa, Eimeriidae*) from *Axis axis* (Erxleben) in Andaman Island, India — A. Wartyń and W. D. Kallnikova: Cytochemical study of diskinetoplastic forms of *Trypanosoma equiperdum* and *Trypanosoma evansi*

SUBSCRIPTION

price is \$ 13.05 for one volume consisting of four parts appearing quarterly

Place your order with your bookseller or directly with:

Export and Import Enterprise „RUCH”

Warszawa, Wronia 23, Poland

Cable: Exprimruch, Warszawa

Bank Account: Bank Handlowy S.A. Warszawa

In the East-European countries the subscription orders are to be placed with the local agencies for press distribution.

Państwowe Wydawnictwo Naukowe
(PWN — Polish Scientific Publishers)
Warszawa

Fasciculi:

1. V. Golemansky: *Lagenidiopsis valkanovi* gen. n., sp. n. — un nouveau thécamoebien (*Rhizopoda: Testacea*) du psammal supralittoral des mers [*Lagenidiopsis valkanovi* gen. n., sp. n. — една нова черупчеста ризопода (*Rhizopoda: Testacea*) от супралиторалния псаммал на моретата] 1
2. A. Jordan: Morphologie et biologie de *Prorodon discolor* Ehr.-Blochm.-Schew. [Morfologia i biologia *Prorodon discolor* Ehr.-Blochm.-Schew.] 5
3. S. L. Kazubski and K. Migala: Studies on the distinctness of *Chilodonella cyprini* (Moroff) and *Ch. hexasticha* (Kiernik) (*Chlamyodontidae, Gymnostomatida*) Ciliate parasites of fishes [Badania nad odrębnością gatunkową *Chilodonella cyprini* (Moroff) i *Ch. hexasticha* (Kiernik) (*Chlamyodontidae, Gymnostomatida*) pasożytniczych orzeszków ryb] 9
4. J. W. McCoy: Biology and systematics of the ciliate genus *Cyrtolophosis* Stokes, 1885 [Étude Biologique et Taxonomique de *Cyrtolophosis* Stokes, 1885 (Ciliés Hyménostomes)] 41
5. Ф. Г. Агамалиев: Инфузории обрастаний Каспийского моря [Ciliates of the solid surface overgrowth of the Caspian Sea] 53
6. I. B. Raikov: Fine structure of the nuclear apparatus of a lower psammobiotic ciliate, *Tracheloraphis dogieli* Raikov [Ультраструктура ядерного аппарата нижней псаммофильной инфузории *Tracheloraphis dogieli* Raikov] 85
7. Н. В. Винникова: Ультраструктурные изменения микронуклеусов *Dileptus anser* O.F.M. во время конъюгации [Fine structural changes of the macronuclei of *Dileptus anser* O.F.M. during conjugation] 97
8. М. Н. Голякова: Цитофотометрическое исследование количества ДНК в микронуклеусе *Paramecium bursaria* [Cytophotometrical study of DNA amount in micronucleus of *Paramecium bursaria*] 109
9. Т. А. Шибалова, Т. И. Морозова and В. А. Кравцов: Electron microscope observations on the development of *Eimeria tenella* (*Sporozoa, Coccidia*) in tissue culture. II. The fine structure of the schizonts and merozoites [Электронномикроскопическое исследование *Eimeria tenella* (*Sporozoa, Coccidia*) при развитии в культуре ткани. II. Ультраструктура шизонтов и мерозоитов] 123
10. S. M. Gittleson and D. H. Johnson: Detachment of *Polytomella agilis* flagella induced by cell crowding [Detachment des Flagèlles chez *Polytomella agilis* provoqué par une haute densité des cellules] 131