

Ultrastruktur und Bildungsweise penialer Hartstrukturen bei freilebenden Plathelminthen

Jochen Brüggemann

II. Zoologisches Institut und Museum der Universität, Berliner Straße 28, D-3400 Göttingen, Bundesrepublik Deutschland

Zusammenfassung. Ultrastruktur und Differenzierung von Penisstiletten bzw. Stiletttnadeln wurden an Vertretern verschiedener Taxa freilebender Plathelminthen untersucht. Die Ausdifferenzierung der Hartstrukturen erfolgt auf unterschiedliche Weise, jedoch stets intrazellulär. Die Stiletttnadeln von *Philocelis cellata* (Acoela) bestehen aus Mikrofibrillen und werden sukzessiv gebildet, mit der Spitze beginnend und basalwärts fortschreitend. Eine ebenfalls sukzessive Bildungsweise zeigen die Stilettapparaturen des Taxons *Paromalostomum* (Macrostomida); doch bestehen die Hartstrukturen hier aus Mikrotubuli mit angelagertem elektronendichitem Material und nicht aus Mikrofibrillen. Die sukzessive Ausdifferenzierung des Stilets von *Ciliopharyngiella intermedia* erfolgt ähnlich wie bei den Hartstrukturen bestimmter Proseriaten mit der Anlage von Mikrofibrillen, die mit elektronendichitem Material verkleidet werden, jedoch weist *C. intermedia* zusätzlich eine innere und äußere Glättungsschicht auf. Dagegen erfolgt die Stilettbildung bei *Adenorhynchus balticus* (Typhloplanoida), *Marirhynchus longasaeta* (Kalyptorhynchia) und *Provortex psammophilus* und *P. tubiferus* (Dalyellioidea) simultan und ohne Anlage einer „Rohform“ mit einem fibrillären oder tubulären Gerüst. Strukturell sehr ähnlich wie bei *A. balticus* und *M. longasaeta*, jedoch sukzessiv erfolgt die Bildung der langen Stilette bei verschiedenen Species des Taxon *Promesostoma* (Typhloplanoida).

Die bisher bekannten feinstrukturellen Organisationsmerkmale und die verschiedenen Bildungsmodi von penialen Hartstrukturen werden unter phylogenetischen Gesichtspunkten diskutiert.

Ultrastructure and differentiation of penial hard structures in free-living platelmintths

Summary. Ultrastructure and differentiation of penis stylets and stylet needles have been investigated in several representatives of different groups of the free-living plathelminths. The formation of the hard structures occurs in different ways, but always intracellularly. The stylet needles of *Philocelis cellata* (Acoela) consist of microfibrils and are formed successively, beginning with the distal tip. The species of the taxon *Paromalostomum* (Macrostomida) have stylet apparatuses which also show a successive formation mode; however, the hard elements are built of microtubules and enveloped by electron-dense material. The successive

differentiation of the stylet of *Ciliopharyngiella intermedia* occurs similarly to the hard structure formation of certain proseriates by building a framework of microfibrils which becomes enveloped by electron-dense material; in addition to this “rough-form”, in *C. intermedia* an intracellular smooth layer is formed on the inner and outer side of the stylet. In contrast, the stylet formation of *Adenorhynchus balticus* (Typhloplanoida), *Marirhynchus longasaeta* (Kalyptorhynchia), *Provortex psammophilus* and *P. tubiferus* (Dalyellioidea) occurs synchronously and without a “rough-form”, containing a fibrillar or tubular framework. The stylets in several species of the taxon *Promesostoma* (Typhloplanoida) are built in a way very similar to that in *A. balticus* and *M. longasaeta*, but successively.

The fine structural properties known at present and the various formation modes of penial hard structures are discussed from the phylogenetic aspect.

A. Einleitung

In fast allen Taxa freilebender Plathelminthen, ausgenommen die Catenulida und Nemertodermatida, treten im Bereich der männlichen Genitalorgane Hartstrukturen in Form von Cirrusnadeln, Stiletttnadeln oder Stiletten auf. Solche Strukturen werden in der älteren, auf lichtmikroskopischen Untersuchungen basierenden Literatur ebenso wie die Verfestigungen im weiblichen Genitaltrakt zahlreicher Arten und die Rüsselbewaffnung der Kalyptorhynchia in der Regel als kutikulare Bildungen gedeutet.

Seit Mitte der siebziger Jahre wurden vereinzelt elektronenmikroskopische Untersuchungen an Hartstrukturen freilebender Plathelminthen durchgeführt; in keinem Fall konnte jedoch eine „echte“ Kutikularbildung nachgewiesen werden. So wie die Rüsselbewaffnungen der Kalyptorhynchia stellen auch die genitalen Hartelemente entweder intrazelluläre Bildungen oder aber Derivate der Basallamina dar (Brüggemann 1984, 1985 a, b; Doe 1976, 1977, 1982; Ehlers und Ehlers 1980; Lanfranchi 1978; Mainitz 1977; Martens 1984, 1985; Martens und Schockaert 1981; Rieger und Doe 1975).

Angaben zum Prozeß der Differenzierung finden sich bei Ehlers und Ehlers (1980) und Brüggemann (1984, 1985 b). Bei solchen Untersuchungen zur Bildung von Hartstrukturen können zahlreiche Einzelheiten geklärt werden, die an vollständig ausdifferenzierten Hartstrukturen nicht mehr erkennbar sind.

In der vorliegenden Arbeit werden Feinstruktur und Bildung penialer Hartstrukturen bei 11 Arten aus den Taxa Acoela, Macrostomida, „Typhloplanoida“*, Kalyptorhynchia und „Dalyellioidea“** beschrieben. Zusätzlich wurden einige lichtmikroskopische Befunde weiterer Species mit in die Arbeit aufgenommen.

B. Material und Methoden

Exemplare folgender Arten wurden elektronenmikroskopisch untersucht:

Philocelis cellata Dörjes, 1968 (Acoela); *Paromalostomum proceracauda* Pawlak, 1969 (Macrostomida); *Paromalostomum fuscum* Ax, 1952 (Macrostomida); *Ciliopharyngiella intermedia* Ax, 1952 („Typhloplanoida“?); *Adenorhynchus balticus* Meixner, 1938 („Typhloplanoida“); *Promesostoma marmoratum* M. Schultze, 1851 („Typhloplanoida“); *Promesostoma rostratum* Ax, 1951 („Typhloplanoida“); *Promesostoma caligulatum* Ax, 1952 („Typhloplanoida“); *Marirhynchus longasaeta* Schilke, 1970 (Kalyptorhynchia); *Provortex psammophilus* Meixner, 1938 („Dalyellioidea“); *Provortex tubiferus* Luther, 1948 („Dalyellioidea“); Individuen dieser Arten wurden aus Sedimentproben aus dem Watt des Königshafens und vom Oststrand der Nordseeinsel Sylt extrahiert und zwecks Art- und Altersbestimmung lichtmikroskopisch untersucht. Anschließend erfolgte die Präparation der Tiere für die Elektronenmikroskopie nach der bei Brüggemann (1984) beschriebenen Methode.

C. Ergebnisse

1. Stilettnadeln von *Philocelis cellata* (Acoela)

Das männliche Kopulationsorgan von *Philocelis cellata* liegt caudalwärts gerichtet in einem Atrium, mit dessen Wandung es – abgesehen von der freiliegenden Spitze – ventral verwachsen ist; proximal schließt sich die Samenblase an. In seinem Innern weist das Kopulationsorgan eine Anzahl verfestigter nadelförmiger Elemente auf, die in Form eines konischen, caudalwärts gerichteten Rohres angeordnet sind (Abb. 1). Diese Stilettnadeln werden sukzessiv gebildet, wobei mit der distalen Spitze begonnen wird.

Die Ausdifferenzierung der Nadeln erfolgt in 9 langgestreckten und distal leicht verjüngten Nadelbildungszellen, die einen hohlen Kegel bilden und untereinander durch Septatdesmosomen und Maculae adhaerentes verbunden sind (Abb. 1, 2, 3). Distal bleibt eine 1–1,5 µm weite Öffnung frei. Von der Spitze her basalwärts fortschreitend werden in den zentralen Bereichen der Nadelbildungszellen Mikrofibrillen mit unterschiedlichem Durchmesser ausdifferenziert, die zu einem Bündel je Zelle zusammengelagert sind (Abb. 2, 3). Die Fibrillen weisen eine deutliche Querstreifung mit einer Periodizität von ca. 550 Å auf, die bis zu ± 40 Å variieren kann (Abb. 2C, D, E); die Cilienwurzeln der Epidermis dagegen haben eine etwas geringere Periodizität von eta 520 Å und zeigen darüber hinaus ein anderes

Streifungsmuster. Die Mikrofibrillen in den Nadelbildungszellen sind teilweise röhrenförmig aufgebaut; ihr Durchmesser schwankt zwischen 90 und 300 nm, der Durchmesser der Fibrillenbündel reicht im distalen Bereich von 0,9 bis 1,4 µm und nimmt proximalwärts etwas ab. An ihrem basalen Ende tragen die Mikrofibrillen während der Bildungsphase oft eine geringfügige Verdickung aus einer homogenen elektronendichten Substanz, besonders in unmittelbarer Nähe der Außenmembranen der Bildungszellen (Abb. 2C). In den einzelnen Bündeln sind die Mikrofibrillen stellenweise untereinander verschmolzen sowie durch eine Vielzahl von Mikrotubuli verbunden, die sowohl zwischen den einzelnen Fibrillen liegen als auch jedes Bündel als ganzes umgeben und das Cytoplasma im distalen Teil der Bildungszellen weitgehend ausfüllen. Die Mikrotubuli sind parallel zu den Fibrillen in Längsrichtung angeordnet und untereinander vernetzt (Abb. 2B, C, E).

Abgesehen von den Mikrotubuli liegen die meisten Organellen der Nadelbildungszellen im proximalen Teil; hier befinden sich auch die Kernregionen. Jede Bildungszelle besitzt einen mittelgroßen Kern von unterschiedlicher Form; sowohl rundliche als auch dünne, langgestreckte Kerne kommen vor. In der Regel liegen die Zellkerne nahe der Bildungszone der Fibrillenbündel, jedoch können sie auch wesentlich basaler zu finden sein (Abb. 3B). Um die Kerne herum befinden sich kleine Mitochondrien, vereinzelte Dictyosomen, freie Ribosomen sowie rauhes und glattes ER. Außerdem können kleine Vesikel mit wenig elektronendichem Sekret auftreten. Distalwärts nimmt die Zahl der meisten Organellen stark ab; hier sind fast ausschließlich Mikrotubuli zu finden. Die Konzentration der Organellen in den proximalen Bereichen der Bildungszellen deutet auf rege Stoffwechsel- und Synthesevorgänge in der Bildungszone der Fibrillen hin, die Mikrotubuli außerhalb der Fibrillenbündel lassen auf gerichtete Transporte schließen.

Nach dem Ende der Bildungsphase werden die Zellorganellen, auch die Mikrotubuli, stark reduziert. Die Mikrofibrillenbündel bleiben frei in den Nadelbildungszellen liegen; eine Verkleidung mit elektronendichtem Material findet nicht statt (Abb. 3D, E). Jedoch wurden bei zwei voll geschlechtsreifen Individuen von *P. cellata* 15 bzw. 17 Fibrillenbündel in einer ebenso großen Anzahl Bildungszellen gefunden (Abb. 3D, E). Wie es zu dieser Vermehrung der Hartstrukturen und ihrer Bildungszellen kommt und ob sie regelmäßig bei *P. cellata* auftritt, ist unbekannt.

Das von den Bildungszellen geformte konische Rohr wird innen durch eine Schicht von 9–10 in Längsrichtung angeordneten Sekretzellen ausgekleidet, die nicht ganz bis zum distalen Ende des Kopulationsorgans reichen und in ihrer Mitte einen Kanal frei lassen (Abb. 1B, C, 2A, 3A, E). Diese Sekretzellen enthalten, besonders distal angehäuft, große Mengen mäßig elektronendichten Sekretes sowie parallel angeordnete Mikrotubuli in gleichbleibendem Abstand entlang der Außenmembranen (Abb. 3C). Bei vollständig ausdifferenziertem Kopulationsorgan werden die Organellen reduziert, so daß große Teile der Sekretzellen fast leer erscheinen (Abb. 3E). Außen wird der Konus der Nadelbildungszellen ebenfalls von mehreren Sekretzellen umgeben, die eine unterschiedliche dicke Schicht bilden und deren Sekret in der Regel weniger elektronendicht und in kleineren Vesikeln gespeichert ist als das der inneren Sekretzellen (Abb. 1B, C, 2A, B, 3A, C, D, E).

Der Ductus ejaculatorius bildet die Längsachse des Kopulationsorgans. Nur distal wird er direkt von den Nadel-

* Für die „Typhloplanoida“ und „Dalyellioidea“ sind keine Autapomorphien nachweisbar; sie stellen vermutlich keine monophyletischen Gruppen dar und werden innerhalb der Monophyla Rhabdocoela und Dolioharyngiophora nur als Provisorien weitergeführt (und im nachfolgenden Text entsprechend gekennzeichnet). Die „Typhloplanoida“ schließen auch die Kalyptorhynchia ein (Ax 1984; Ehlers 1985a, b)

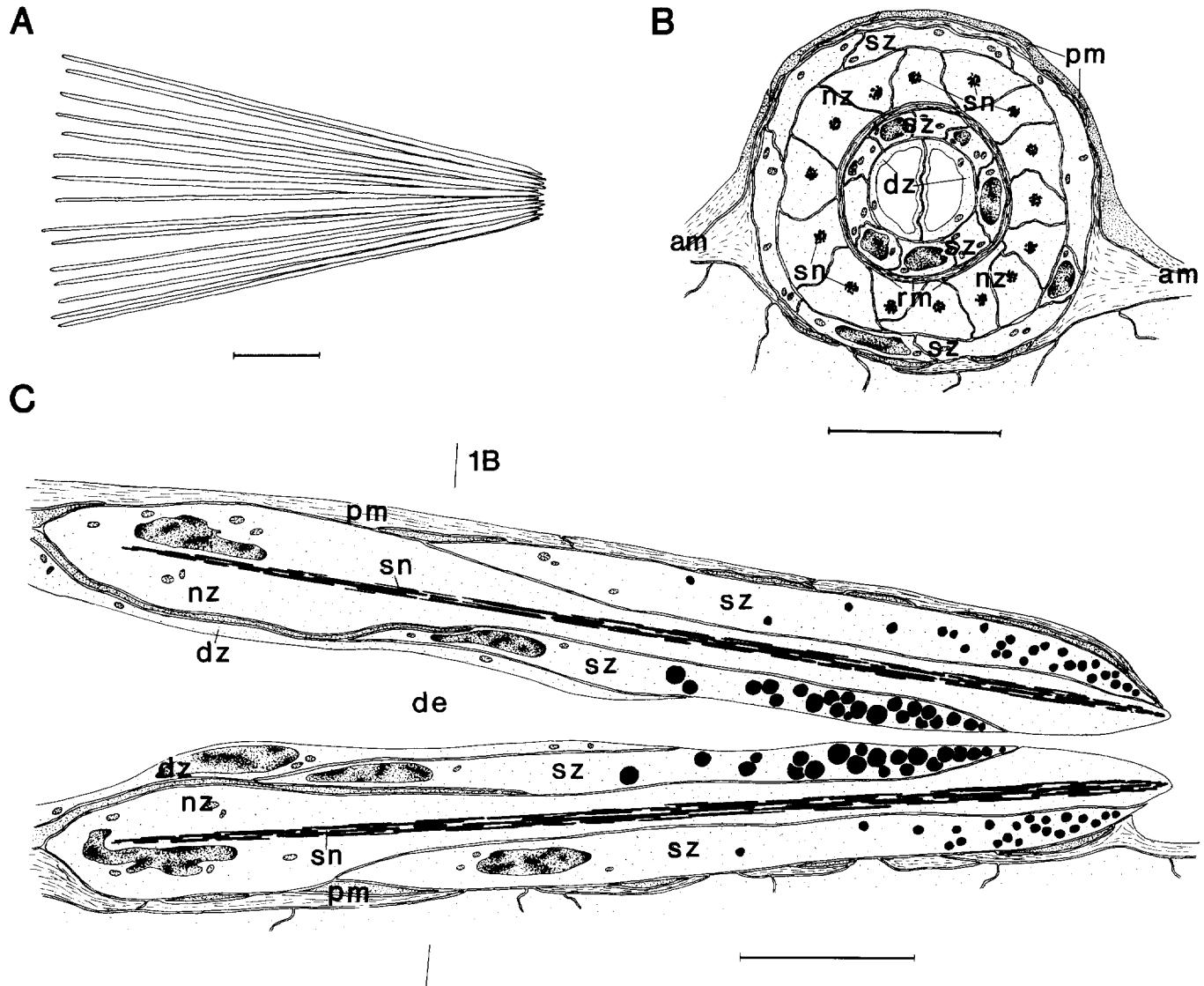


Abb. 1A–C. *Philocelis cellata* **A** Stilettnadeln in einem angequetschten Tier **B** Querschnitt durch den mittleren Bereich des männlichen Kopulationsorgans, Rekonstruktion **C** Sagittalschnitt durch das männliche Kopulationsorgan, Rekonstruktion. Die Striche deuten die Schnittebene in Abb. 1B an (Maßstab: 10 µm)

bildungszellen und dann proximalwärts von den inneren Sekretzellen umgeben. In der basalen Hälfte kleiden zwei Ductuszellen, die ihren Ursprung in der Samenblase haben, den Kanal aus (Abb. 1B, C, 3A). In ihrem distalen Teil bilden die Ductuszellen zunächst ein einheitliches Rohr, in das jedoch proximal eine dünne mediale Trennwand sagittal eingezogen ist, die von beiden Zellen gemeinsam gebildet wird.

Zwischen den Nadelbildungszellen und den inneren Sekretzellen befindet sich stellenweise eine dünne Schicht Ringmuskulatur, gebildet von mehreren plattenförmigen Fortsätzen einer einzelnen Muskelzelle, deren Kernregion dorsal zwischen den Sekretzellen eingeschoben liegt. Im voll ausdifferenzierten Kopulationsorgan ist diese Ringmuskulatur basalwärts verlagert und umgibt nur noch proximale Bereiche der inneren Sekretzellen sowie die Basis der Ductuszellen (Abb. 1B, C, 3E).

An der Außenseite ist das männliche Kopulationsorgan von zwei Schichten Muskulatur eingehüllt (Abb. 1B, C, 2A, B, 3A, D, E). Jede Schicht besteht aus mehreren Zellen,

deren Muskelfasern gekreuzt verlaufen, teilweise auch als Ring- und Längsmuskulatur. Lateral und proximal der Verwachungszone des Kopulationsorgans gehen diese beiden Muskelschichten in die Atriummuskulatur über, während sich proximal außerdem die Muskulatur der Samenblase anschließt.

Ob die Muskulatur des männlichen Kopulationsorgans und des Atriums von einem dünnen cilienlosen Epithel bedeckt wird, ließ sich anhand der vorliegenden Ultradünn-schnittserien nicht eindeutig feststellen.

Besprechung. Die lichtmikroskopische Beschreibung des männlichen Kopulationsorgans von *Philocelis cellata* durch Dörjes (1968) wird durch die vorliegenden Ergebnisse weitgehend bestätigt. Die Mikrofibrillenbündel stellen die lichtmikroskopisch sichtbaren Stilettnadeln dar; sie dienen zur Versteifung des Penis. Ihre Anordnung in separaten Zellen und das Fehlen einer starren Verbindung ermöglichen ein Aufweiten der normalerweise ziemlich engen distalen Öffnung des Ductus ejaculatorius.

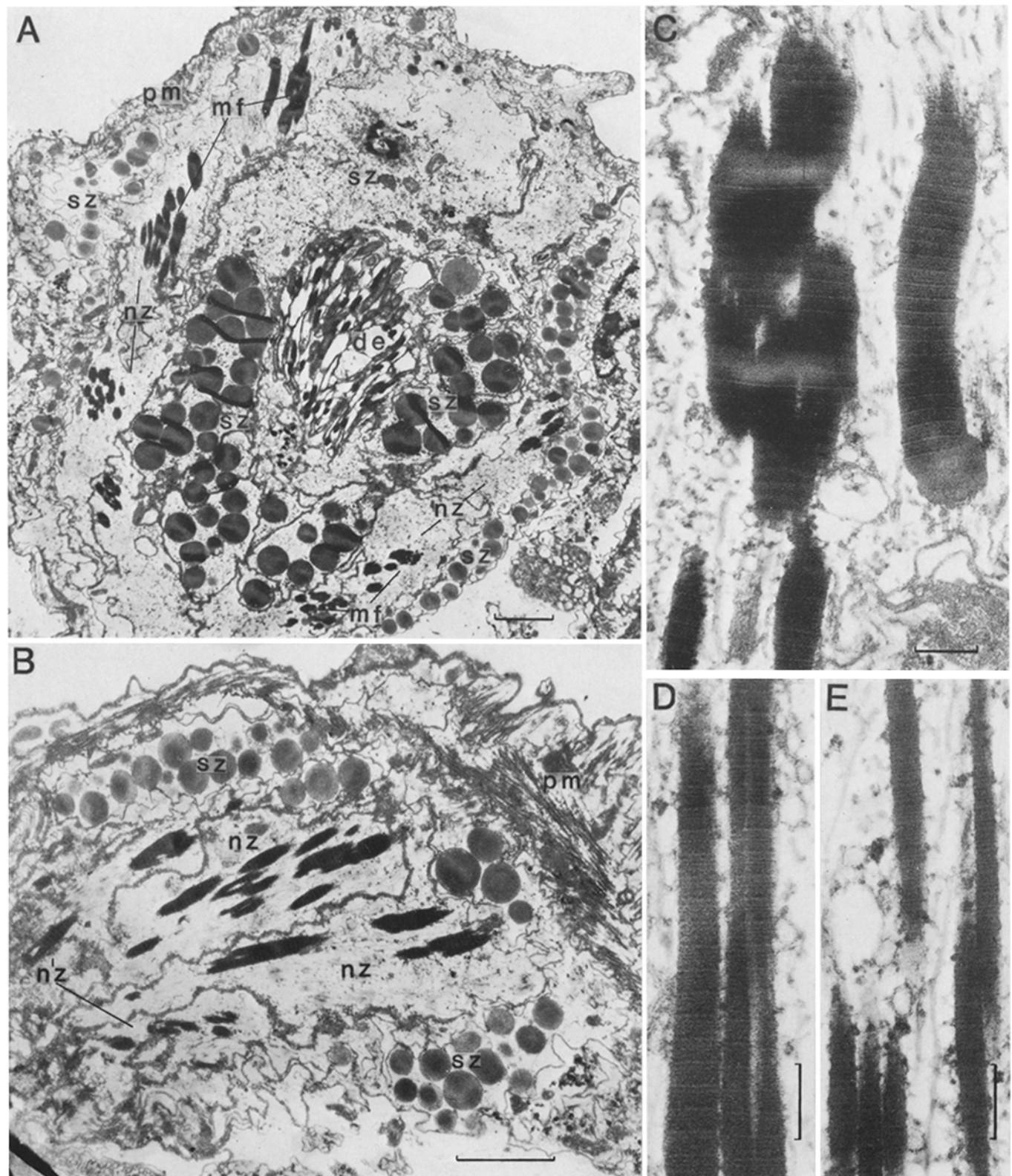


Abb. 2A–E. *Philocelis cellata*. Männliches Kopulationsorgan in fortgeschrittenem Bildungsstadium **A** Mittlerer Bereich des Kopulationsorgans, schräg geschnitten. $10\,500\times$ **B** Tangentialschnitt durch Nadelbildungszellen. $17\,400\times$ **C** Mikrofibrillenbündel, schräg geschnitten. $55\,300\times$ **D–E** Längsschnitt durch Mikrofibrillenbündel **D** $67\,700\times$, **E** $66\,500\times$ (Maßstab: Abb. **A, B**: $1\,\mu\text{m}$; Abb. **C–E**: $0,2\,\mu\text{m}$)

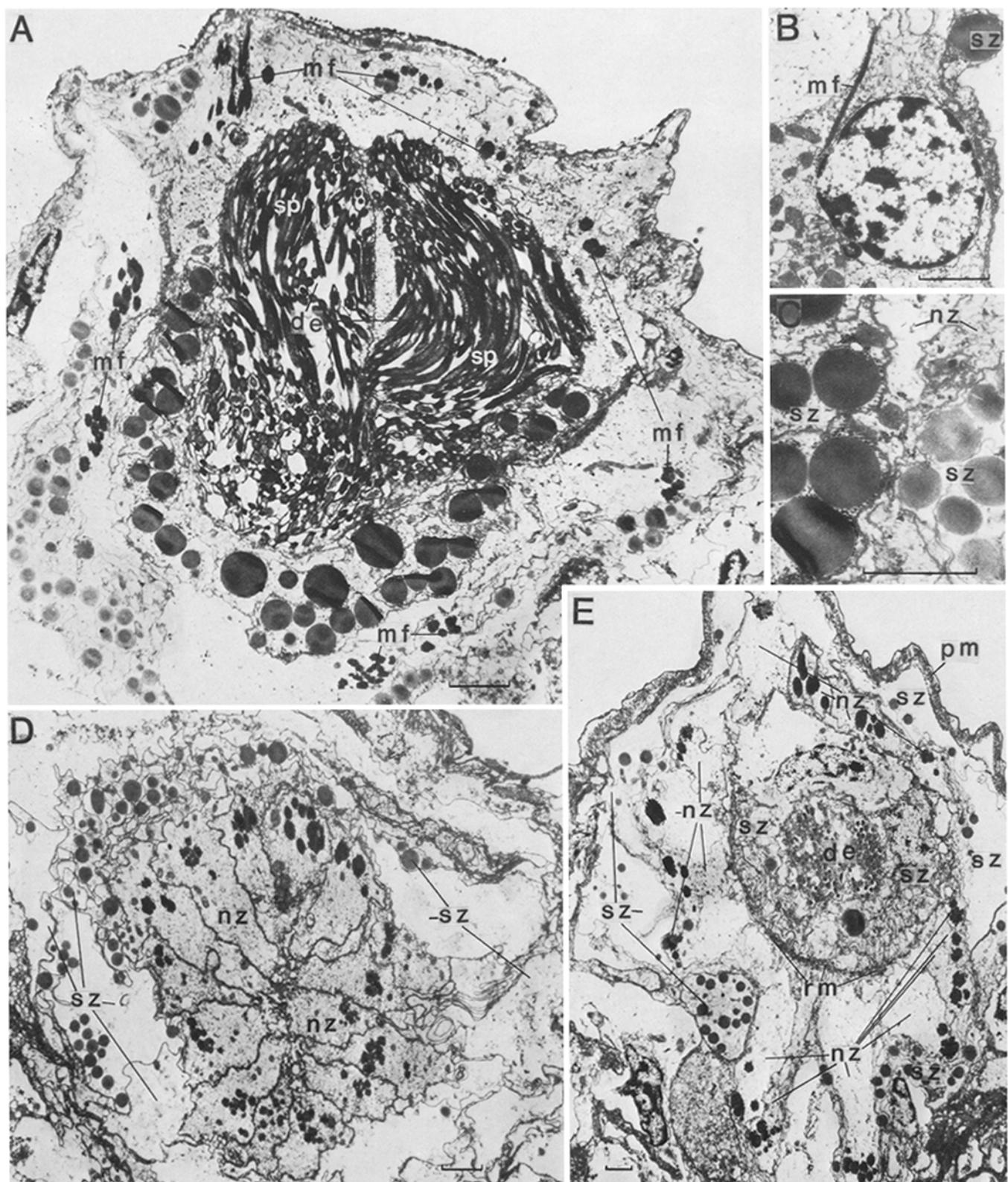


Abb. 3A–E. *Philocelis cellata* **A–C** Männliches Kopulationsorgan in fortgeschrittenem Bildungsstadium **A** Schrägschnitt durch den proximalen Bereich. 10 600× **B** Kernregion einer Nadelbildungszelle. 12 600× **C** Sekretzellen. Links Zellen der inneren, rechts Zellen der äußeren Schicht. 20 000× **D–E** Voll ausdifferenziertes Kopulationsorgan **D** Querschnitt durch die Spitzen der Nadelbildungszellen. 7100× **E** Mittlerer Bereich des Kopulationsorgans, schräg geschnitten. 4400× (Maßstab: 1 µm)

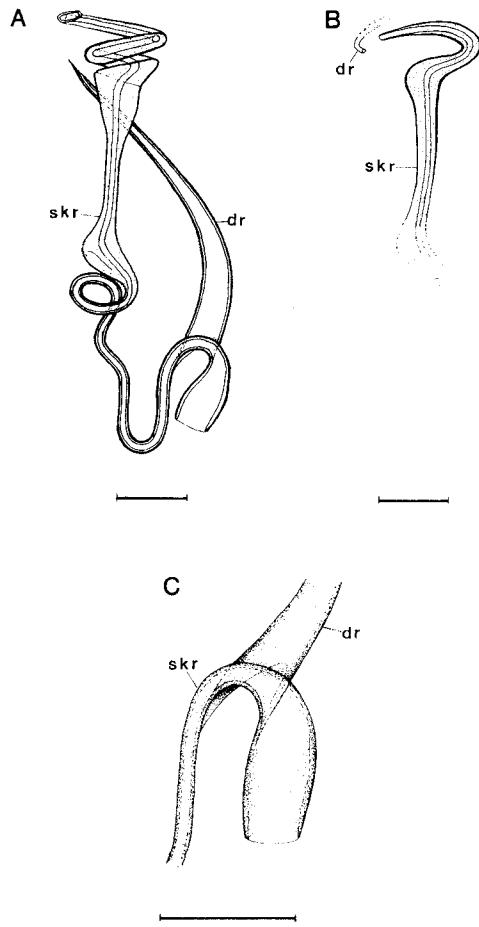


Abb. 4A–C. *Paromalostomum* A Stilettapparatur von *P. fuscum* B Bildungsstadium der Stilettapparatur von *P. proceracauda*. Die Abbildung entspricht dem Zustand der untersuchten Struktur ca. 1 Std. vor der Fixierung C *P. fuscum*. Verbindung von Spermakornsekretrohr und Drüsrohr A–C nach Quetschpräparaten, ergänzt durch EM-Beobachtungen (Maßstab: 10 µm)

Die Zahl der nadelförmigen Elemente ist jedoch erheblich geringer als bei Dörjes (1968) angegeben. Insbesondere der Umstand, daß bei mehreren Bildungsstadien konstant 9 Nadeln in einer ebenso großen Anzahl Bildungszellen gezählt wurden, ist mit dem bei Dörjes (1968) angegebenen Streubereich von 20–30 Nadeln nicht ohne weiteres zu erklären. Für diese Differenzen gibt es mehrere mögliche Gründe. Einerseits werden bei lichtmikroskopischer Untersuchung lebender Individuen durch zu starkes Anquetschen die Fibrillenbündel in einzelne Fibrillen aufgespalten. Andererseits könnte sich im Laufe der Stilettbildungsphase die Zahl der Nadelbildungszellen und Nadeln durch Einschieben und entsprechende Differenzierung bis dahin undifferenzierter Zellen erhöhen; allerdings wurden im Bereich des Kopulationsorgans solche Stammzellen nicht gefunden. Eine weitere Erklärungsmöglichkeit für die unterschiedlichen Zahlen der Hartelemente wäre eine größere Variationsbreite, als sie Dörjes (1968) angibt; ähnlich große Differenzen können bei den Stiletttnadeln von *Philocelis karlingi* auftreten: hier wurden 4–12 Nadeln gezählt (Ehlers und Dörjes 1979).

Stiletttnadeln, die denen von *P. cellata* lichtmikroskopisch ähneln, treten auch bei zahlreichen anderen Acoela auf, u.a. in den Taxa *Philactinoposthia* Dörjes, 1968, *Paedo-*

mecynostomum Dörjes, 1968, *Paraphanostoma* Westblad, 1942 und *Paratomella* Dörjes, 1968 (Dörjes 1968).

Die Unterschiede in den Periodizitäten und Streifungsmustern bei den Mikrofibrillen der Stiletttnadeln und den Cilienvorzellen der Epidermis von *P. cellata* weisen darauf hin, daß es sich zwar um ähnliche, jedoch nicht identische Substanzen handelt. Die Periodizitäten sowohl der Fibrillen in den Stiletttnadeln als auch der Cilienvorzellen liegen innerhalb der weitgestreuten Werte, die in der Literatur für die Fibrillen zahlreicher Taxa angegeben werden. Bei freilebenden Plathelminthen wurden in Cilienvorzellen verschiedener Arten 450–800 Å gemessen (Bresciani und Køie 1970; Bedini und Papi 1974; Dorey 1965; Henley 1970; Klima 1961, 1967; MacRae 1967; Soltynska et al. 1976; Reuter 1975). Dabei können durchaus innerhalb einer Art, auch innerhalb eines Tieres, unterschiedliche Periodizitäten auftreten. So beträgt bei *Dugesia tigrina* (Tricladida) die Periodizität in einem epidermalen ciliären Rezeptor 680–700 Å, bei den Cilienvorzellen in den Epithelzellen dagegen nur 640–680 Å (MacRae 1967). Noch größere Differenzen stellte Xylander (pers. Mitteilung) bei der Larve von *Gyrocotyle urna* (Cestoda) fest: die Periodizität der Cilienvorzellen in den Epidermiszellen beträgt ca. 450 Å, bei einem Rezeptortyp dagegen 690–700 Å. Wie bei den Plathelminthen differieren auch bei anderen Taxa die Werte voneinander. So beträgt die Periodizität der Mikrofibrillen bei Gathostomuliden je nach Art 550–600 Å (Rieger und Mainitz 1977), bei Protozoen 750 Å (Sleigh 1962), Anneliden 730 Å (Knapp und Mill 1971; Westheide 1979), Mollusken 750 Å (Sleigh 1962), bei invitro-Versuchen mit Collagenen von Säugern und Vögeln ca. 670 Å (Trelstad et al. 1976) und in menschlichen Spermien 600 Å (Nagano 1962). Möglicherweise bestehen die Mikrofibrillen aus Collagenen; die unterschiedlichen Periodizitäten und Streifungsmuster sind teils durch art-, gruppen- oder funktionsspezifische Collagene, teils durch unterschiedliche Präparationen des jeweils untersuchten Materials zu erklären. Auch die Fähigkeit von *Philocelis cellata*, die Stiletttnadeln zurückzubilden, spricht für die Existenz von Collagenen in den Mikrofibrillen, da Collagene durch Veränderungen physiologischer Bedingungen depolymerisiert werden können.

Ein Vergleich mit den von Mainitz (1977) untersuchten Stiletttnadeln von *Paratomella rubra* (Acoela) ist schwierig. Zwar ist auch hier die intrazelluläre Bildung der Hartstrukturen eindeutig, jedoch liegen keine Angaben darüber vor, auf welche Weise die Nadeln von *Paratomella rubra* gebildet werden und ob sie Mikrofibrillen enthalten. Vergleichsmöglichkeiten zu Stiletten von Gathostomuliden bestehen nicht (Mainitz 1977). Dagegen ergeben sich Ähnlichkeiten zu den Stilettapparaturen von *Carenscoilia bidentata*, *C. biforamen* und *Archimonocelis oostensis* (Proseriata). Die Hartstruktur von *C. bidentata* wird ebenfalls intrazellulär und sukzessiv gebildet und weist Mikrofibrillen auf, die jedoch – im Gegensatz zu den Stiletttnadeln von *P. cellata* – mit elektronendichtem Material verklebt und umhüllt werden (Ehlers und Ehlers 1980). Der gleiche strukturelle Aufbau wie bei *C. bidentata* wird auch für die Stilette von *C. biforamen* und *Archimonocelis oostensis* beschrieben (Martens 1985).

2. Stilettapparatur von *Paromalostomum proceracauda* und *Paromalostomum fuscum* (Macrostomida)

Die Stilettapparatur von *Paromalostomum fuscum* besteht aus einem Spermakornsekretrohr und einem Drüsrohr

(Abb. 4A, 5A). Das Spermakornsekretrohr liegt unmittelbar distal der Vesicula granulorum und stellt eine verfestigte Verlängerung des Spermakornsekretganges dar. Es besteht aus einem kompliziert gebauten, proximal elastischen Rohr mit einer S-förmig gebogenen Basis. In der Mitte bildet das Spermakornsekretrohr eine Wendel, die von Rieger (1971a, b) als Mittelschlinge bezeichnet wird; distal läuft es ebenfalls wendelförmig aus. Während der Innendurchmesser des Rohres – abgesehen von der aufgeweiteten Basis – nahezu konstant ist, variieren die Wandstärken erheblich. Das Drüsenrohr besteht aus einem konisch zulaufenden, gebogenen Rohr mit zur Spitze hin abnehmender Wandstärke. Basal ist es mit der Wandung des Spermakornsekretrohres innerhalb der S-förmigen Biegung verschmolzen und mit dem Ausführgang einer accessorischen Drüse verbunden (Abb. 4A, C, 5A, 7A, B). Die Stilettapparatur von *P. proceracauda* ähnelt sehr der von *P. fusculum*, jedoch ist die Spitze des Spermakornsekretrohres von *P. proceracauda* weniger stark gewunden und das Drüsenrohr nur an seiner Spitze gebogen (Abb. 4B).

Beide Rohre werden bei *P. proceracauda* sukzessiv gebildet, mit der distalen Spitze beginnend und basalwärts fortschreitend, wobei das Spermakornsekretrohr früher ausdifferenziert wird als das Drüsenrohr (Abb. 4B). Während bei dem untersuchten Individuum von *P. proceracauda* bereits die Ausdifferenzierung der Mittelschlinge begonnen hat, ist im EM keine Struktur nachzuweisen, die sich mit dem Drüsenrohr in Verbindung bringen ließe, obwohl bei vorheriger lichtmikroskopischer Prüfung die distale Spitze des Rohres schwach erkennbar war. Wahrscheinlich ist das sich ausdifferenzierende Drüsenrohr innerhalb der gut einstündigen Zeitspanne zwischen der lichtmikroskopischen Untersuchung und der EM-Fixierung zurückgebildet worden. Eine sukzessive Bildungsweise der Stilettapparaturen konnte lichtmikroskopisch auch für die Spermakornsekretrohre von *P. fusculum* und *P. dubium* nachgewiesen werden. Ebenfalls sukzessiv werden die einfacher gebauten Penisstilette der Macrostomida *Macrostoium pusillum*, *M. spirale* und *M. curvituba* ausdifferenziert.

Das Spermakornsekretrohr von *Paromalostomum proceracauda* entsteht intrazellulär in einer rohrförmigen Stilettbildungszelle, die in ihrer Form bereits der späteren Hartstruktur angepaßt, zunächst jedoch viel voluminöser ist (Abb. 5B–E, 6A–E). Die Stilettbildungszelle umgibt den Spermakornsekretgang und ist basal der Bildungszone trichterförmig erweitert und stark verdickt (Abb. 5B). Hier liegen 18 längliche, etwas abgeflachte und gelappte Kerne in einem 3/4-Kreis um den Spermakornsekretgang herum angeordnet. Die Bildungszone ist reich an Ribosomen; außerdem treten im Kernbereich zahlreiche Mitochondrien, Vesikel mit wenig elektronendichtem Sekret, glattes und rauhes ER, diverse Dictyosomen und einige Lipiddropschen auf. Zahlreiche Mikrotubuli, die meist parallel in Längsrichtung angeordnet sind und bis an die distalen Bereiche der Bildungszone reichen, sprechen für gerichtete Transporte und lassen im EM das Cytoplasma gegenüber Zellen der weiteren Umgebung etwas dunkler erscheinen (Abb. 5D, E, 6A). Zum Lumen des Spermakornsekretrohres hin differenziert die Stilettbildungszelle im distalen Teil Mikrovilli unterschiedlicher Größe aus (Abb. 5D, E, 6A, B, C); mit benachbarten Zellen ist sie, basalwärts in zunehmendem Maße, mit kleinen Septatdesmosomen und vereinzelten Maculae adhaerentes verbunden.

Die Ausdifferenzierung des Stilets beginnt mit der An-

lage besonders dicht und exakt parallel in Längsrichtung angeordneter Mikrotubuli im Bereich der späteren Hartstruktur. Anschließend wird elektronendichthes Material in kleinen Klümpchen an die Tubuli angelagert; außerdem werden die meisten Tubuli offenbar auch mit dem gleichen Material ausgefüllt (Abb. 5C, D, E). Auf diese Weise entsteht zunächst eine poröse, noch unregelmäßige Hartstruktur, die erst allmählich durch weitere Anlagerungen elektronendichten Materials auf ihre endgültigen Abmessungen verdickt wird (Abb. 5D, E, 6A, B). In der distalen Hälfte des weiter differenzierten Spermakornsekretrohres bleiben in Bereichen größerer Wandstärken Hohlräume mit rundlichem, unterschiedlich großem Querschnitt frei von Mikrotubuli und elektronendichtem Material; in diesen Cytoplasmagängen sind nur selten Ribosomen zu finden (Abb. 6B, C, D). An den Außenflächen dagegen befinden sich noch zahlreiche Mikrotubuli unmittelbar neben und direkt an der Hartstruktur (Abb. 6B, D). Von der Spitze her basalwärts fortschreitend werden dann in den äußeren Schichten des Spermakornsekretrohres alle verbleibenden Hohlräume mit elektronendichtem Material ausgefüllt und die äußeren Abschlußflächen geglättet; dadurch erscheinen diese Schichten der Hartstruktur weitgehend homogen (Abb. 6C, D, E). In den dünnwandigen Bereichen basal und an der Spitze des Spermakornsekretrohres sind dann nur noch im Zentrum der Wandung Spuren von Mikrotubuli erkennbar, während in den dickwandigen Teilen der distalen Hälfte des Rohres die zentralen Wandbereiche weitgehend in ihrem von Hohlräumen durchsetzten, schwammartigen Zustand verbleiben (Abb. 6C, F, G, 7). Wenn die Glättung der Oberflächen der Hartstruktur abgeschlossen ist, werden sowohl im Lumen als auch außen die Mikrotubuli abgebaut und das Cytoplasma zurückgezogen, bis die Außenmembran der Bildungszelle direkt der Oberfläche des Spermakornsekretrohres aufliegt; auch die Mikrovilli an der Grenze zum Spermakornsekretgang werden zurückgebildet (Abb. 6E, F, G, 7). Bei *P. proceracauda* ist dieser Zustand an der Spitze des Rohres stellenweise erreicht, wenn die Anlagerung elektronendichten Materials an die Mikrotubuli in der Mittelschlinge beginnt. Die Ausdifferenzierung des Drüsenrohres erfolgt zu einem späteren Zeitpunkt, wahrscheinlich in einem Fortsatz der Stilettbildungszelle und auf dieselbe Weise wie beim Spermakornsekretrohr.

Die Struktur der voll ausdifferenzierten Stilettapparatur wurde bei *P. fusculum* untersucht (Abb. 6F, G, 7). Das Spermakornsekretrohr weist bei einem Innendurchmesser von etwa 0,8–1,0 µm, der nur im basalen Trichter auf gut 4 µm zunimmt, unterschiedliche Wandstärken auf: distal ist die Wand des Rohres bis zu 1,7 µm dick, wobei jeweils die äußeren Schichten in einer Stärke von 90–100 nm homogen erscheinen; proximal der Mittelschlinge ist die Rohrwandung knapp 300 nm dick und wird zum Trichter hin auf etwa 350 nm verstärkt. Am basalen Ende nimmt die Wandstärke des Spermakornsekretrohres auf 560 nm zu; hier zeigen sich auch strukturelle Abweichungen gegenüber dem übrigen Rohr: die Hartstruktur ist unglättet und weist in ihrem Innern noch zahlreiche kleine Hohlräume auf (Abb. 7A). Außerdem ist sie innen und außen von einer dicken Schicht einer feinfaserigen, mäßig elektronendichten Substanz umgeben, die auch die Poren innerhalb der Hartstruktur in diesen Bereichen größtenteils ausfüllt und sich bis zum basalen Ende der Stilettbildungszelle fortsetzt (Abb. 6G, 7A). Diese Fasersubstanz ist von der Außenmembran der Bildungszelle meist durch eine dünne und

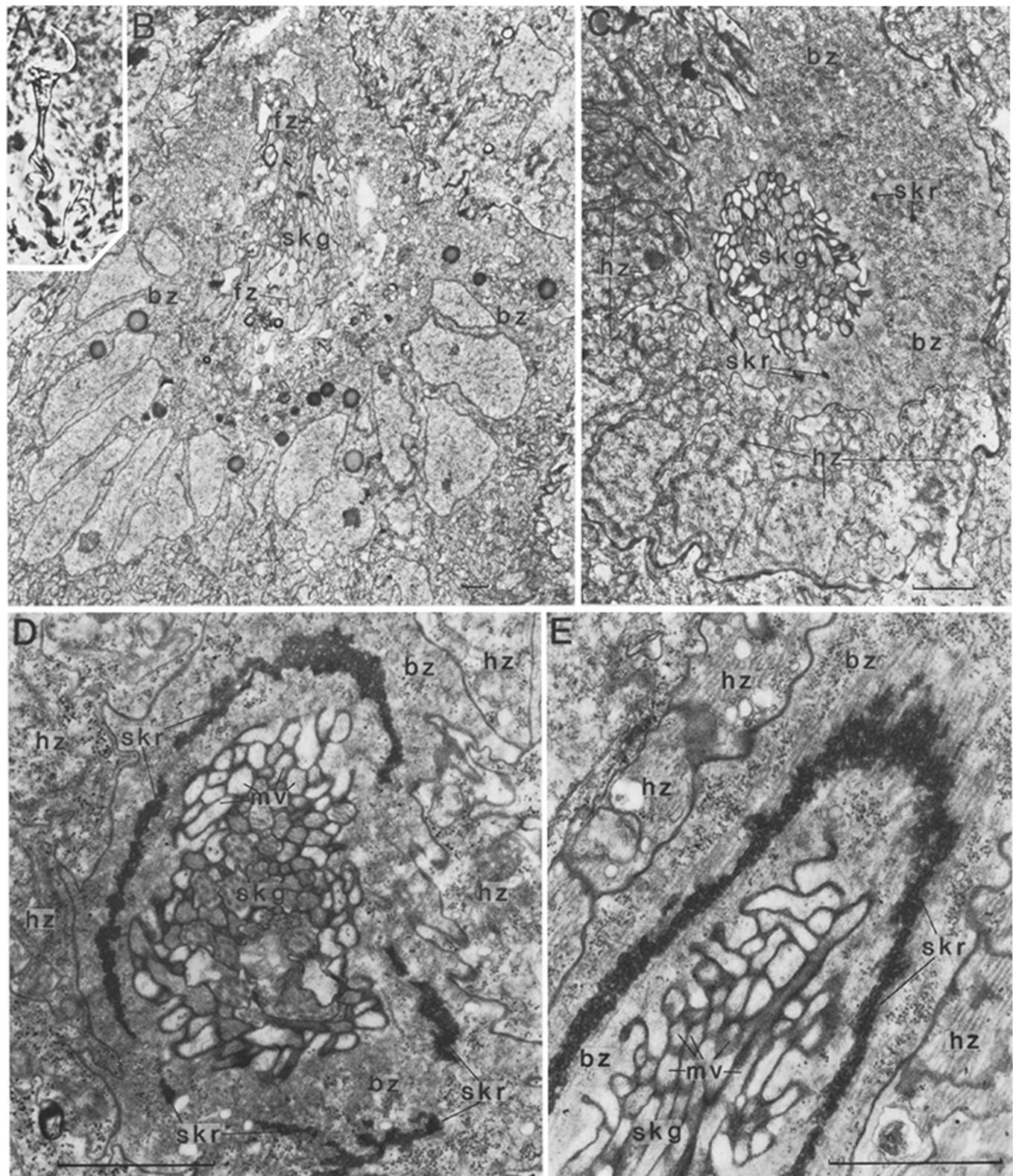


Abb. 5A–E. *Paromolostomum*. **A** *P. fuscum*. Lichtmikroskopische Aufnahme einer ausdifferenzierten Stilettapparatur. ca. 530× **B–E** *P. proceracauda*, Differenzierung der Stilettapparatur. **B** Querschnitt durch die Kernregion der Stilettbildungszelle. 4700× **C** Basales Ende der Bildungszone des Spermakornsekretrohres. 10 800× **D** Querschnitt durch das Spermakornsekretrohr proximal der Mittelschlinge. 27 600× **E** Mittelschlinge des Spermakornsekretrohres, schräg geschnitten. 30 500× (Maßstab: Abb. A: 10 µm; Abb. B–E: 1 µm)

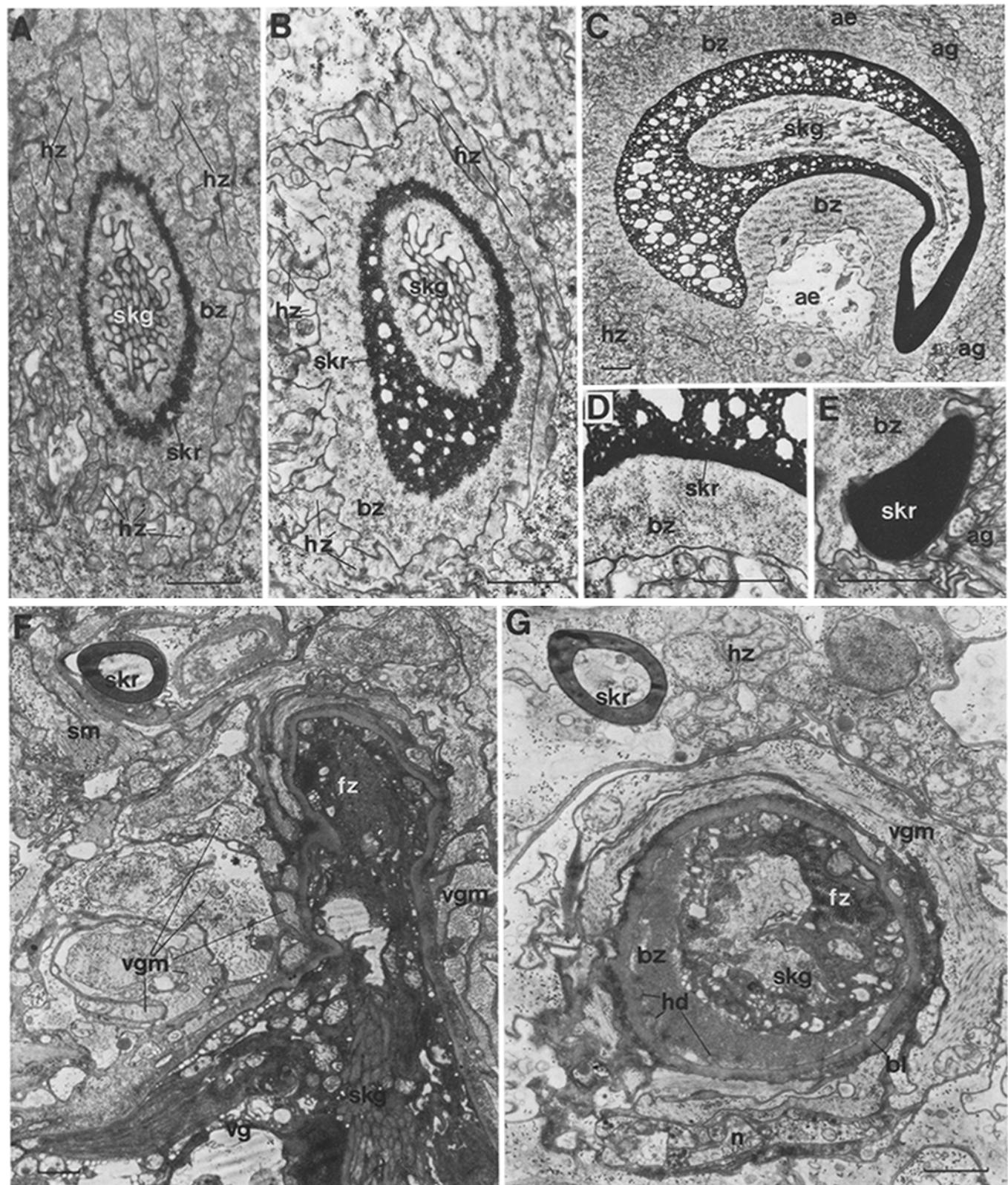


Abb. 6A–G. *Paromalostomum*. **A–E.** *P. proceracauda*, Differenzierung der Stilettapparatur **A** Spermakornsekretrohr distal der Mittelschlinge, schräg geschnitten. $12800\times$ **B** Schrägschnitt durch das Spermakornsekretrohr zwischen Mittelschlinge und Spitze. $12900\times$ **C** Schrägschnitt durch die wendelförmige Spitze des Spermakornsekretrohrs. $4800\times$ **D** Ausschnitt aus der Wandung des Spermakornsekretrohrs im Bereich der Spitze. $16000\times$ **E** Distale Spitze des Spermakornsekretrohrs. $16000\times$ **F–G** *P. fuscum*, voll ausdifferenzierte Stilettapparatur **F** Querschnitt durch die Region der Vesicula granulorum und des Spermakornsekretganges proximal der Basis des Spermakornsekretrohrs. $7200\times$ **G** Fortsatz der Vesicula granulorum mit der Basis der Stilettbildungszelle, quer geschnitten, distal der Schnittebene in Abb. F. $11300\times$ (Maßstab: 1 µm)

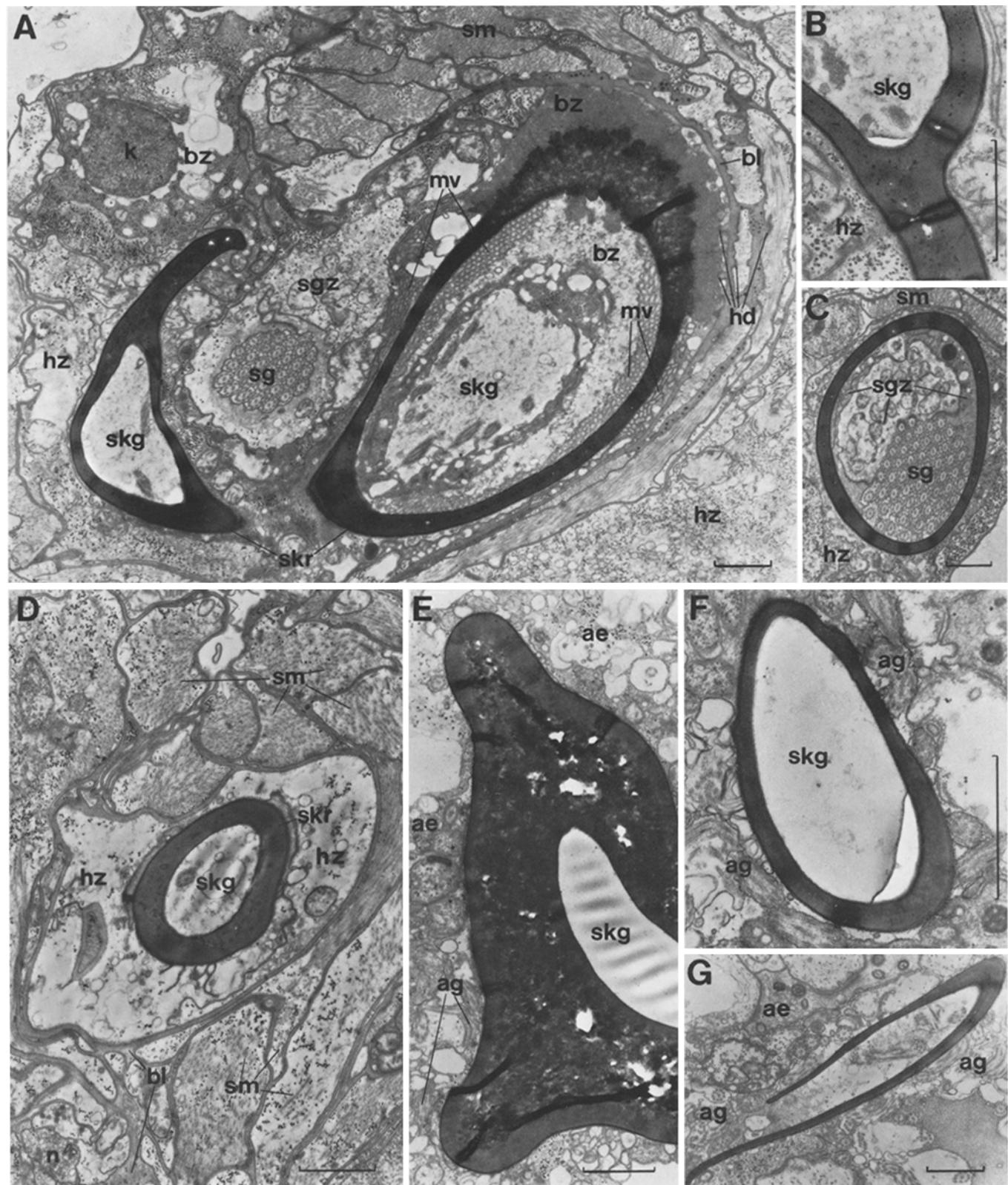


Abb. 7A–G. *Paromalostomum fuscum*. Voll ausdifferenzierte Stilettapparatur. A Spermakornsekretrohr mit beginnendem Ansatz des Drüsenrohres. 9800× B Ausschnitt aus der Wandung des Spermakornsekretrohrs im Bereich des Drüsenrohransatzes. 21400× C Schrägschnitt durch die basale Hälfte des Drüsenrohres. 8000× D Spermakornsekretrohr proximal der Mittelschlinge, quer geschnitten. 13300× E Querschnitt durch das Spermakornsekretrohr unmittelbar proximal der wendelförmigen Spitze, Ausschnitt. 12700× F Schrägschnitt durch den distalen Bereich der wendelförmigen Spitze des Spermakornsekretrohrs. 25600× G Spitze des Spermakornsekretrohrs mit distaler Öffnung, tangential geschnitten. 10000× (Maßstab: 1 µm)

oft organellfreie Cytoplasmaschicht getrennt. Außen ist die Stilettbildungszelle an ihrer Basis von einer 100 nm bis über 300 nm dicken Interzellulärsubstanz umgeben, die sich an vielen Stellen in Einstülpungen der Außenmembran der Bildungszelle bis an die faserige Substanz heranschiebt; hier wie auch an den Membranen der außen angrenzenden Muskelzellen befinden sich zahlreiche Hemidesmosomen (Abb. 6G, 7A). Die Interzellulärsubstanz, die sich basal bis in die Vesicula granulorum hinein fortsetzt und für eine Verankerung des Spermakornsekretrohres mit der Vesicula granulorum sorgt, zeigt neben einer wenig elektronendichten amorphen Substanz auch unterschiedlich starke elektronendichte fibrilläre Einlagerungen (Abb. 6F, G, 7A, D).

Die Wandung des Drüsrohres gleicht in ihrem strukturellen Aufbau exakt der Wand im proximalen Teil des Spermakornsekretrohres, wenn man vom basalen Trichter absieht (Abb. 7B, C). Proximal hat das Drüsrohr einen Innendurchmesser von etwa 3,7 µm, der sich distalwärts kontinuierlich bis auf 580 nm verringert. Zur Spitze hin nimmt die Wandstärke ebenfalls ab: sie beträgt hier nur 120 nm, während sie basal etwa 370 nm mißt. Das Drüsrohr ist mit dem Spermakornsekretrohr unmittelbar distal des basalen Trichters in komplizierter Weise nahtlos verschmolzen, wobei die Basis des Drüsrohres zugleich einen Teil der lateralen Wandung des hier stark gebogenen Spermakornsekretrohres bildet (Abb. 4C, 7A, B).

Nach Abschluß der Stilettbildungsphase wird die Kernregion der Bildungszelle verkleinert. Bei *P. fuscum* ist sie distalwärts umgeschlagen und säumt den distalen Teil der Basis des Spermakornsekretrohres, wobei an der Hartstruktur ein ringförmiger Mikrovillihaufen gebildet wird (Abb. 7A). Gegenüber auf der Innenseite des Rohres entstehen in diesem Bereich ebenfalls Mikrovilli (Abb. 7A). Distal dieser beiden Mikrovilliäume liegt die Membran der Bildungszelle direkt der Hartstruktur auf. Cilien fehlen, ebenso wie in der Stilettbildungszelle von *P. proceracauda*. Die Kernregion enthält nur noch mäßig viele Organellen, vor allem Vakuolen und einige Ribosomen. Das Cytoplasma ist auffallend dunkel kontrastiert. Die Zahl der Zellkerne hat sich drastisch verringert; nur noch ein Kern konnte mit Sicherheit nachgewiesen werden. Der Verbleib der übrigen Kerne ist unbekannt.

Während der Bildungsphase ist die Stilettbildungszelle von *P. proceracauda* in ihrem proximalen Teil durch schlanke Fortsätze von Füllzellen ausgekleidet, deren Kerne basal der Stilettbildungszelle liegen (Abb. 5B). Die Fortsätze der Füllzellen enthalten zahlreiche parallel ausgerichtete Mikrotubuli und haben Cilien, die in den Spermakornsekretgang hineinragen und im vorliegenden Bildungsstadium bis etwa zur Mittelschlinge des entstehenden Spermakornsekretrohres reichen (Abb. 5B, C, D). Mikrovilli fehlen. Unmittelbar basal der Füllzellen liegen zahlreiche unendifferenzierte Zellen in einer Weise angeordnet, die deutlich die Anlage der Vesicula granulorum erkennen läßt.

Die Füllzellen in dem Entwicklungsstadium von *P. proceracauda* sind wahrscheinlich identisch mit jenen Füllzellen, die im voll ausdifferenzierten Kopulationsorgan von *P. fuscum* gefunden wurden. Die Basis der Stilettbildungszelle wird bei *P. fuscum* von Zellfortsätzen ausgekleidet, die ihren Ursprung in der Vesicula granulorum haben (Abb. 6F, G). Diese Fortsätze wie auch die zugehörigen Kernregionen fallen durch teilweise sehr dunkles Cytoplasma und großen Organellreichtum auf und enthalten offenbar keine Cilien. Einige Cilien, die bis in die Basis des Sper-

makornsekretrohres hineinragen, gehören zu tiefer liegenden Füllzellen eines anderen Typs. Abgesehen von der Basis ist das Lumen des Spermakornsekretrohres völlig frei und direkt von der Hartstruktur mit der aufliegenden Membran der Bildungszelle begrenzt (Abb. 6F, G, 7). Das Drüsrohr der vollständig ausdifferenzierten Stilettapparatur von *P. fuscum* wird in seiner proximalen Hälfte von mehreren Zellen mit lappigen und untereinander verzahnten Fortsätzen ausgekleidet. Diese schließen sich zu einem Sekretgang zusammen, der basal das Drüsrohr mit der accessorischen Drüse verbindet (Abb. 7A, C). Die Sekretgangzellen bilden zahlreiche Cilien aus, die in den Sekretgang hineinragen.

In der Bildungsphase ist das Spermakornsekretrohr von *P. proceracauda* von Hüllzellen zweier Typen umgeben. Zum einen formen sehr organellreiche Zellen mit je einem schmalen Fortsatz und einer verdickten Kernregion einen Mantel um die Stilettbildungszelle, der jedoch nicht ganz bis zum distalen Ende reicht (Abb. 5C, D, E, 6A, B). Auffällig ist die große Dichte parallel in Längsrichtung angeordneter Mikrotubuli in diesen Zellen. Um diese Hüllzellen herum und in der gesamten Umgebung des distalen Bereiches der Stilettbildungszelle liegen Hüllzellen eines zweiten Typs, undifferenzierte Zellen von unterschiedlicher Größe mit je einem in der Regel verhältnismäßig großen Kern. Die Zellen, die um die Spitze der Stilettbildungszelle herum liegen, weisen Cilien auf, die in das Lumen des Atriums genitale hineinragen (Abb. 6C). Möglicherweise produzieren die Hüllzellen des ersten Typs Material zum Aufbau der Hartstruktur, das an die Stilettbildungszelle abgegeben wird, während die Hüllzellen des zweiten Typs wahrscheinlich an der Bildung des Atriums genitale sowie der Muskulatur und jener Hüllzellen beteiligt sind, die das voll ausdifferenzierte Kopulationsorgan aufweist.

Im voll geschlechtsreifen Individuum von *P. fuscum* treten zahlreiche Hüllzellen mit unterschiedlicher Feinstruktur auf, die das Stilett, soweit es nicht direkt an Muskulatur grenzt, umgeben und die Zwischenräume zwischen Hartstruktur und Muskeln ausfüllen; auch kleiden einige dieser Zellen die Basis des Drüsrohres aus, indem sie sich zwischen Rohrwand und Sekretgangzellen schieben (Abb. 6G, 7A-D). Die Hüllzellen, die bis in das Sekretrohr hineinragen und die Basis der Stilettapparatur umgeben, sind teilweise sehr organellreich; die übrigen Hüllzellen enthalten weniger Organellen und zeigen stellenweise Degenerationserscheinungen. Um die Spitze des Spermakornsekretrohres herum liegen einige Zellen mit mäßig elektronendichtem Sekret, das bei dem untersuchten Individuum teilweise in das Atrium genitale ausgetreten ist. Distal werden die Hüllzellen vom Atriumepithel bedeckt, dessen Zellen dunkleres Cytoplasma enthalten und zum Atrium hin Cilien aufweisen.

Ein sehr kompliziertes System aus Ring-, Längs- und Spiralmuskulatur umgibt die Basis der Stilettapparatur, den mittleren Teil des Drüsrohres sowie den weitaus größten Teil des Spermakornsekretrohres von *P. fuscum* (Abb. 6F, G, 7A, C, D). Die Muskulatur grenzt teilweise direkt an die Bildungszelle mit der Hartstruktur, teilweise werden Spermakornsekretrohr und Drüsrohr locker eingehüllt. Die einzelnen Muskelstränge werden durch eine unterschiedlich dicke Interzellulärsubstanz voneinander getrennt, die – wie an der Basis der Stilettbildungszelle – teils amorph ist, teils aber auch deutliche fibrilläre elektronendichte Einlagerungen aufweist (Abb. 6F, G, 7A, C, D). Auch an den Grenzen zu den Hüllzellen hin besteht eine

solche Interzellulärsubstanz. Basal geht die Stilettmuskulatur lückenlos in die spirale Muskulatur der Vesicula granulorum über, während der Sekretgang völlig frei von Muskeln bleibt (Abb. 6F, G, 7A). Die Kerne der Muskelzellen liegen weit verstreut, teilweise auch an der Peripherie der Vesicula granulorum.

Neben der Basis des Spermakornsekretrohres sowie weiter distal innerhalb und neben den Muskelsträngen treten zahlreiche Nerven auf, die wahrscheinlich der Innervation der Muskulatur dienen (Abb. 6G, 7D) Synapsen wurden nicht gefunden.

Besprechung. Eine Stilettapparatur mit einem Spermakornsekretrohr und einem Drüsenrohr ist ein charakteristisches Merkmal der Dolichomacrostominae, eines Teiltaxons der Dolichomacrostomidae Rieger. Die beiden Rohre sind bei allen Gattungen – ausgenommen *Megamorion* (Rieger 1971a) – nach einheitlichem Grundmuster gegliedert und basal in ähnlicher Weise verschmolzen. Bereits Pawlak (1969) und Rieger (1971b) haben bei lichtmikroskopischen Beobachtungen an verschiedenen *Paromalostomum*-Arten die sukzessive Bildung des Spermakornsekretrohres festgestellt. Die Ausdifferenzierung des Drüsenrohres dürfte in gleicher Weise und im Gegensatz zu den Angaben von Rieger (1971b) vom distalen Ende her beginnend sukzessiv erfolgen; dafür spricht auch die vorliegende Untersuchung, wonach die Kernregion der Stilettbildungszelle sich vor der Bildungszone her basalwärts verschiebt, wo sie nach Beendigung der Differenzierung der Stilettapparatur verbleibt. Im gesamten Verlauf des Drüsenrohres wurden außer der direkt der Hartstruktur aufliegenden Membran keine Reste der Bildungszelle, auch keine Kerne, gefunden. Bestätigt wird die basalwärts verlaufende Entstehung des Drüsenrohres durch eine lichtmikroskopische Beobachtung bei *P. proceracauda*: bei zur Hälfte sichtbarem Spermakornsekretrohr erschien gerade eben die distale Spitze des Drüsenrohres.

Eigene lichtmikroskopische Beobachtungen an *Macrostomum pusillum*, *M. spirale* und *M. curvituba* sowie die Mitteilungen von Doe (1982) über den Aufbau der voll ausdifferenzierten Stilettwand einer anderen *Macrostomum*-Art deuten darauf hin, daß die genitalen Hartstrukturen im Taxon *Macrostomum* auf die gleiche Weise ausdifferenziert werden wie die Stilettapparaturen im Taxon *Paromalostomum*. Auch die Stilettbildungszellen bei *Macrostomum* und *Paromalostomum* weisen Gemeinsamkeiten auf: die Zellen haben mehrere Kerne, die basal in einer Kernregion liegen, stärker elektronendichthes Cytoplasma als die Zellen der Umgebung und eine Interzellulärsubstanz mit Hemidesmosomen außen um die Stilettbildungszelle herum im Bereich der Basis der Hartstruktur. Außerdem liegt sowohl bei der *Macrostomum*-Art (Doe 1982) als auch bei *P. fusculum* die Zellmembran der ausdifferenzierten Hartstruktur direkt auf, abgesehen von der Basis, die in einem ringförmigen Cytoplasmabereich liegt; an der distalen Kante dieses Cytoplasmabereiches wird sowohl an der Innen- wie der Außenseite der Hartstruktur bei *Paromalostomum* wie bei *Macrostomum* ein Mikrovillisaum ausgebildet.

Ähnlichkeiten ergeben sich auch zu dem von Doe (1982) untersuchten Stilett einer *Microstomum*-Art. Jedoch fehlen hier anscheinend tubuläre Strukturen im Zentrum der Stilettwand; es ist aber durchaus möglich, daß die Hartstruktur wie die von *Paromalostomum proceracauda* und *P. fusculum* gebildet wird, wobei aufgrund der geringen Wand-

stärke sämtliche Mikrotubuli, auch die im Zentrum, ausgefüllt werden. Ein Vergleich des Stilets von *Microstomum* sp. mit den Hartstrukturen von *Macrostomum* und *Paromalostomum* wird auch dadurch erschwert, daß keine Angaben über lichtmikroskopische Beobachtungen der Stilettbildung bei *Microstomum*-Arten vorliegen.

Übereinstimmungen mit der Ausdifferenzierung der Stilettapparatur von *Paromalostomum* weist die Bildung der Hartstruktur bei *Carenscoilia bidentata* (Proseriata) auf, jedoch werden bei dieser Art ebenso wie bei Vertretern des Taxons *Haplopharynx* (Macrostomida) statt eines Mikrotubuligerüstes Mikrofibrillen angelegt (Ehlers und Ehlers 1980; Doe, pers. Mitteilung). Nicht bekannt ist, wie weit bei *C. bidentata* nach dem Ende der Differenzierungsphase das Cytoplasma der Stilettbildungszelle basalwärts zurückgezogen und abgebaut wird, wodurch dann die Membran der Zelle direkt der Hartstruktur aufliegt.

Die Ausdifferenzierung des Stilets eines prostatoiden Organs bei *Polystyliphora filum* (Proseriata) beginnt ebenfalls, wie die Hartstruktur bei *Paromalostomum*, mit der Anlage eines Mikrotubuligerüstes – allerdings nur in der basalen Hälfte –, an das elektronendichthes Material angelagert wird (Brüggemann 1984). Jedoch wird bei *P. filum* die Hartstruktur in weiten Bereichen von der Außenmembran der Bildungszelle her geglättet; außerdem wird die distale Hälfte des Stilets völlig anders gebildet als die Basis, und die gesamte Differenzierung der Hartstruktur erfolgt simultan.

Bei dem elektronendichten Material, das bei der Stilettbildung sowohl bei den Macrostomida als auch bei *Carenscoilia bidentata* und der Bildung der basalen Stilethälfte von *Polystyliphora filum* produziert wird, handelt es sich möglicherweise um Substanzen sehr ähnlicher chemischer Zusammensetzung.

3. Stilett von *Ciliopharyngiella intermedia* („Typhloplanoida“?)

Bei *Ciliopharyngiella intermedia*, von Ax (1952a) zunächst zu den Proseriata und später von Ehlers (1972) zu den „Typhloplanoida“ gestellt, liegt das männliche Kopulationsorgan caudalwärts gerichtet in einer Ausstülpung des Atriums genitale. Das Organ besteht aus einem muskulösen Bulbus und einem distal anschließenden Penisstilett, das die Form eines langen, konisch zulaufenden Rohres mit einer trichterförmig erweiterten Basis hat (Abb. 8, 9A). Das letzte Drittel des Stilets ist gekrümmt und endet distal der länglichen, zentrifugal weisenden Öffnung in einer rinnenförmigen Spitze. Die gut 100 µm lang Hartstruktur wird, mit der distalen Spitze beginnend, sukzessiv ausdifferenziert (Abb. 8C).

Die Bildung des Stilets erfolgt intrazellulär in einer röhrenförmigen Stilettbildungszelle, die weitgehend der Form der Hartstruktur angepaßt ist und entsprechend dem basalen Wachstum des Stilets an Länge zunimmt (Abb. 9, 10A–C). Der sehr große Kern liegt in einer nach außen stark verdickten Region der Stilettbildungszelle im basalen Teil der Bildungszone direkt neben der entstehenden Hartstruktur (Abb. 9E, 10A). Das Cytoplasma enthält große Mengen kleiner Mitochondrien sowie zahlreiche Vesikel mit wenig elektronendichtem Sekret und Vakuolen. Die meisten Organellen sind im verdickten basalen Teil der Bildungszelle konzentriert, besonders in der Kernregion. Hier liegen außerdem große Mengen freier Ribosomen, daneben meist

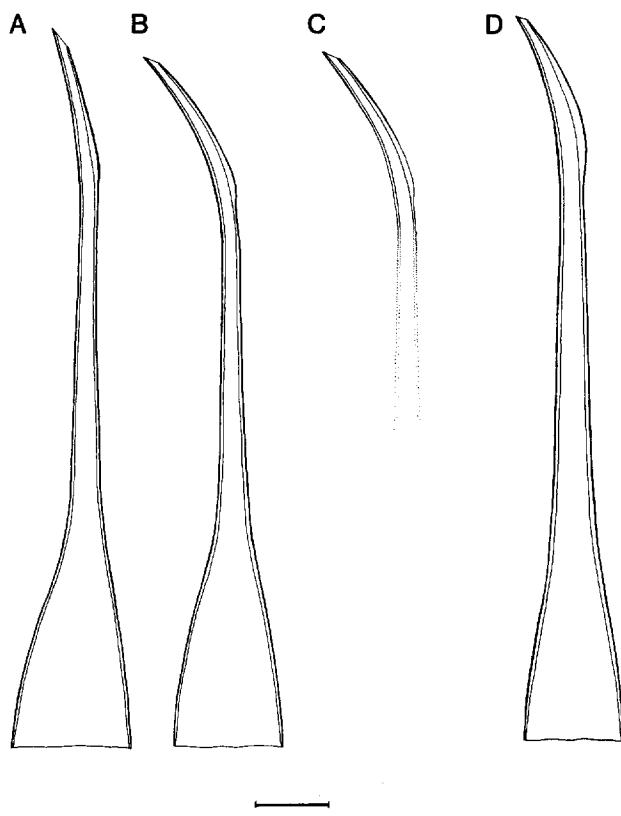


Abb. 8A–D. *Ciliopharyngiella intermedia*. A, B, D Voll ausdifferenziertes Stilett. C Bildungsstadium eines Stiletts. Abb. A–C nach Quetschpräparaten, Abb. D ergänzt nach EM-Beobachtungen (Maßstab: 10 µm)

glattes, aber auch rauhes ER, zahlreiche Dictyosomen mit elektronendichtem Inhalt und basal Mikrotubuli (Abb. 9C, D, E, 10A). Die große Konzentration von Mitochondrien, freien Ribosomen, ER und Dictyosomen spricht für bedeutende Stoffwechsel- und Syntheseabläufe in diesem Teil der Stilettbildungszelle. Bei der elektronendichten Substanz innerhalb der Dictyosomen handelt es sich wahrscheinlich um Material für das entstehende Stilett. Distalwärts liegen die Außenmembranen der Stilettbildungszelle näher und in fast gleichbleibendem Abstand zur Hartstruktur; hier treten an der Außenseite des entstehenden Rohres zwischen Hartstruktur und Zellmembran elektronendichte Mikrotubuli auf, die parallel angeordnet sind und teilweise offenbar an der Membran sowie der Hartstruktur ansetzen (Abb. 10B, C). Dagegen bleibt zum Lumen des Rohres hin das Cytoplasma der Stilettbildungszelle in diesem Abschnitt fast organellfrei. Die Bildungszelle umgibt im distalen Teil direkt den Ductus ejaculatorius, weist aber dabei keine Cilien auf. Alle im untersuchten Bildungsstadium innerhalb des Ductus ejaculatorius auftretenden Cilien stammen von tiefer basal gelegenen Zellen.

Die Ausdifferenzierung des Stiletts beginnt mit der Anlage von Mikrofibrillen, die lose zu einem Rohr zusammengelagert und dabei parallel in Längsrichtung angeordnet sind (Abb. 9D). Die Fibrillen weisen ein regelmäßiges Querstreifungsmuster mit einer Periodizität von etwa 700 Å auf (Abb. 11). Proximal reichen die Mikrofibrillen bis fast an die basale Membran der Bildungszelle heran; distal werden an der Außenseite des entstehenden Rohres weitere Lagen Mikrofibrillen ausdifferenziert (Abb. 9D, E). Unmittelbar

anschließend erfolgt in kleinen unregelmäßigen Klümpchen die Anlagerung stark elektronendichten Materials, wobei die einzelnen Fibrillen auch untereinander verkittet werden und die Wandstärke zunächst kontinuierlich zunimmt (Abb. 10A, B). Auf diese Weise entsteht die Rohform des Stiletts, die bei fortschreitendem Bildungsstadium distalwärts verschoben wird. Der organellreiche verdickte Bereich der Bildungszelle mit der Kernregion verbleibt basal. Die Rohform des Stiletts wird später geglättet, wobei zunächst an der Außen-, dann aber auch an der Innenseite der Hartstruktur an die Membran der Bildungszelle elektronendichtetes Material in zunehmendem Maße angelagert wird, bis die entstandene Glättungsschicht direkt an die Rohform grenzt und das Cytoplasma bis auf unbedeutende Reste verdrängt hat; dabei verschwinden auch die elektronendichten Mikrotubuli an der Außenseite der Rohform. Die gesamte Bildungszone des Stiletts von *C. intermedia* ist sehr lang; sie beträgt – von der ersten Anlage der Mikrofibrillen bis zum Abschluß der Glättungsschicht – etwa 50 µm.

Das fertige Stilett von *C. intermedia* hat an seiner Basis einen Innendurchmesser von 13 µm, der sich bis zum distalen Ende des Trichters auf 5,3 µm verringert; das Mittelstück des Rohres weist zunächst einen gleichbleibenden Durchmesser von 5,3–5,4 µm auf, der dann aber bis zum Beginn der Krümmung langsam auf etwa 3,6 µm abnimmt. Im Verlauf der Krümmung im distalen Drittel der Hartstruktur verengt sich das Lumen des Rohres weiter; die längliche, ovale Öffnung an der Außenseite der Stilettspitze ist nur noch 1 µm breit. Das voll ausdifferenzierte Rohr ist basalwärts an seiner Innenseite bis etwa zum Beginn des Trichters und außen sogar noch weiter mit elektronendichtem Material geglättet; die Membranen der Bildungszelle bleiben erhalten und liegen direkt der Glättungsschicht auf (Abb. 10D, 11B, C, D, E). Nur der basale 13 µm hohe Abschnitt des Trichters verbleibt in der beiderseits ungeglätteten Rohform (Abb. 10D, 11A). Die Wandstärken betragen im basalen Trichter 440–790 nm, distalwärts 590–840 nm und im Bereich der Krümmung mit asymmetrischen Wandungen 620–1600 nm. In den ungeglätteten Wandbereichen liegt die Außenmembran der Stilettbildungszelle größtenteils in einem Abstand von 80 bis gut 100 nm von der Oberfläche der Rohform; diese Distanz entspricht auch der Stärke der Glättungsschicht (Abb. 11B, C, D, E). Die Übergänge von der Glättungsschicht zum freien, gleichbleibend dicken Cytoplasmasaum erfolgen durch proximalwärts kontinuierliche Abnahme des elektronendichten Materials in einem Saum von 2,5–4,5 µm Breite. Nur unmittelbar an der Basis des Stiletts verbleibt auf beiden Seiten der Hartstruktur ein etwas dickerer Cytoplasmasaum der Bildungszelle; außen erreicht er bei etwa 4 µm Höhe eine Maximalstärke von 230 nm, innen wird er mit 580 nm gut doppelt so dick und mit 11,5 µm auch erheblich höher (Abb. 10D, 11A, B). Dieser Cytoplasmabereich der Stilettbildungszelle ist großenteils ausgefüllt mit einer faserigen, wenig elektronendichten Substanz; nur vereinzelt finden sich noch Mitochondrien und kleine Sekretvesikel. Der ursprünglich während der Bildungsphase verdickte Bereich der Stilettbildungszelle ist bis auf eine schmale ringförmige Cytoplasmaverbindung von der Stilettbasis abgesetzt und bildet distalwärts um den Trichter einen Kragen, der aus zahlreichen lappigen Fortsätzen besteht, die untereinander durch Septatdesmosomen verbunden sind (Abb. 10D). In diesem Bereich liegt auch der Kern der Stilettbildungszelle; er ist we-

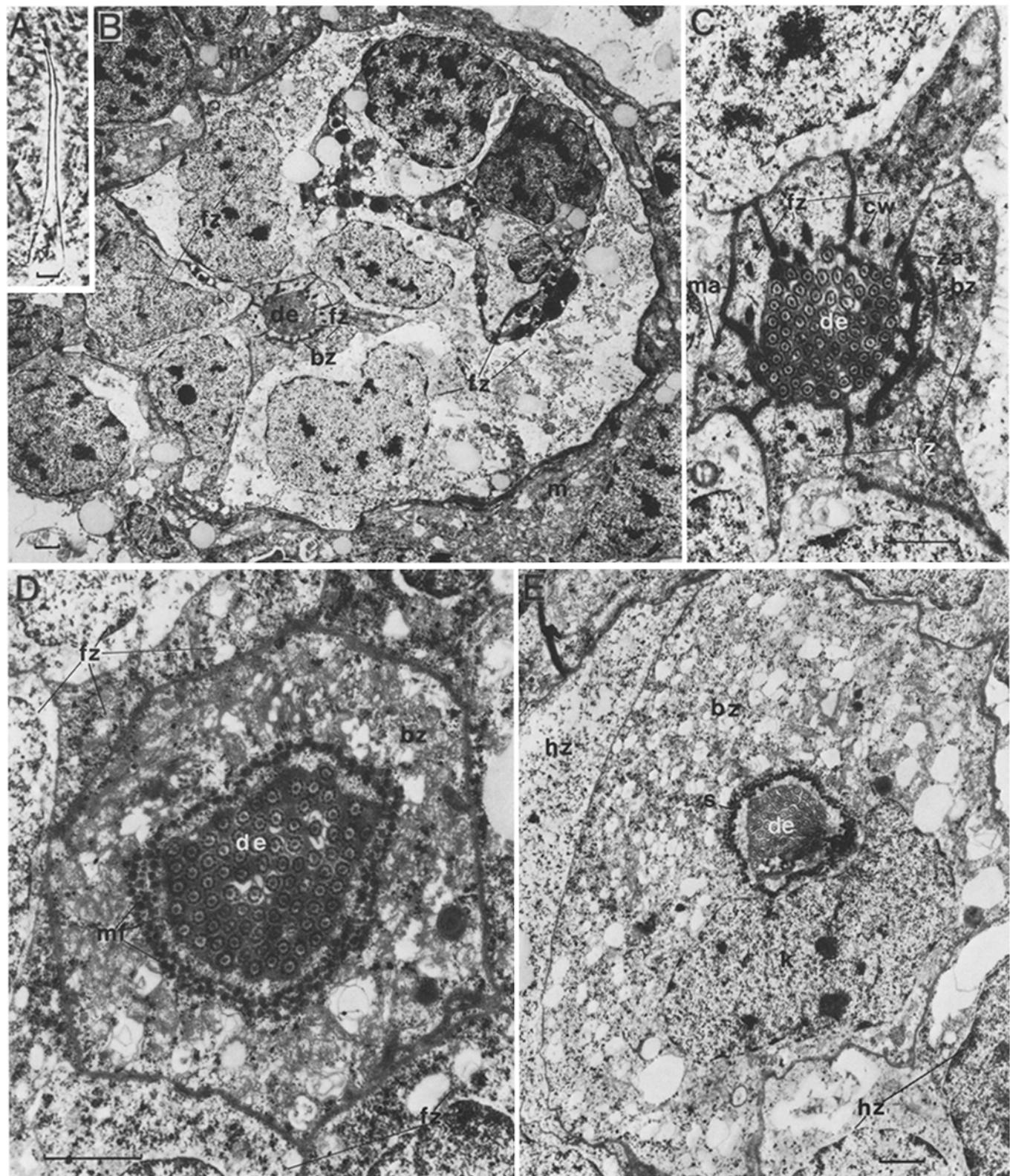


Abb. 9A-E. *Ciliopharyngiella intermedia* **A** Lichtmikroskopische Aufnahme eines ausdifferenzierten Stiletts. ca $390\times$ **B-E** Stilettbildung **B** Basales Ende der Stilettbildungszelle, Querschnitt. $4200\times$ **C** Ausschnitt aus Abb. B. $13400\times$ **D** Basis der Stilettbildungszelle mit Mikrofibrillen, quer geschnitten. $17200\times$ **E** Querschnitt durch die Kernregion der Stilettbildungszelle. $8000\times$ (Maßstab: Abb. A: 10 µm; Abb. B-E: 1 µm)

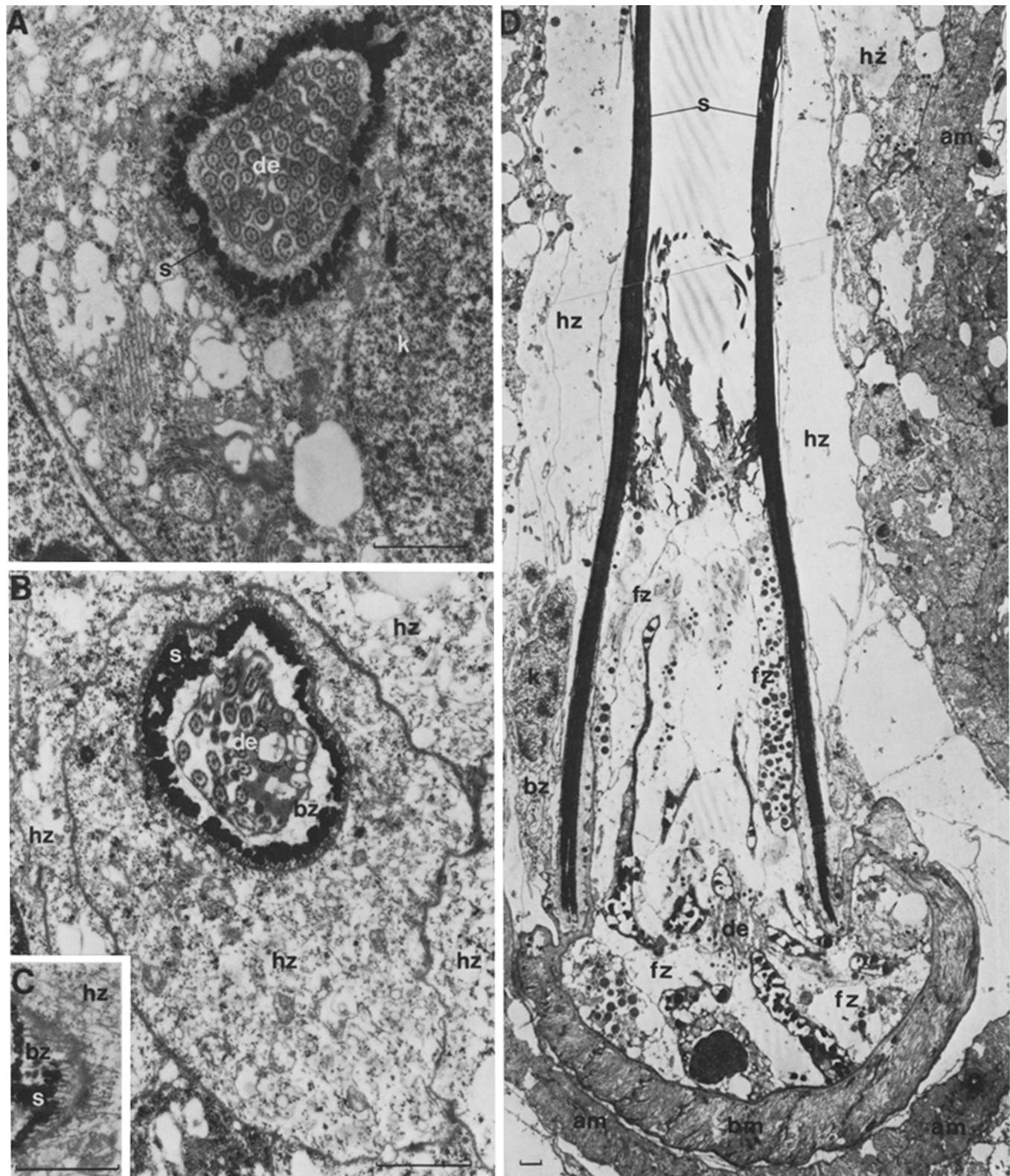


Abb. 10 A-D. *Ciliopharyngiella intermedia* A-C Stilettbildung A Kernregion der Stilettbildungszelle, Ausschnitt. 16300 \times B Querschnitt durch den distalen Teil des Stilets. 16800 \times C Stilettbildungszelle im Bereich der Stilettspitze mit angrenzender Hüllzelle, Ausschnitt. 18200 \times D Voll ausdifferenziertes Stilett, Sagittalschnitt durch die Stilettbasis. 3800 \times (Maßstab: 1 μ m)

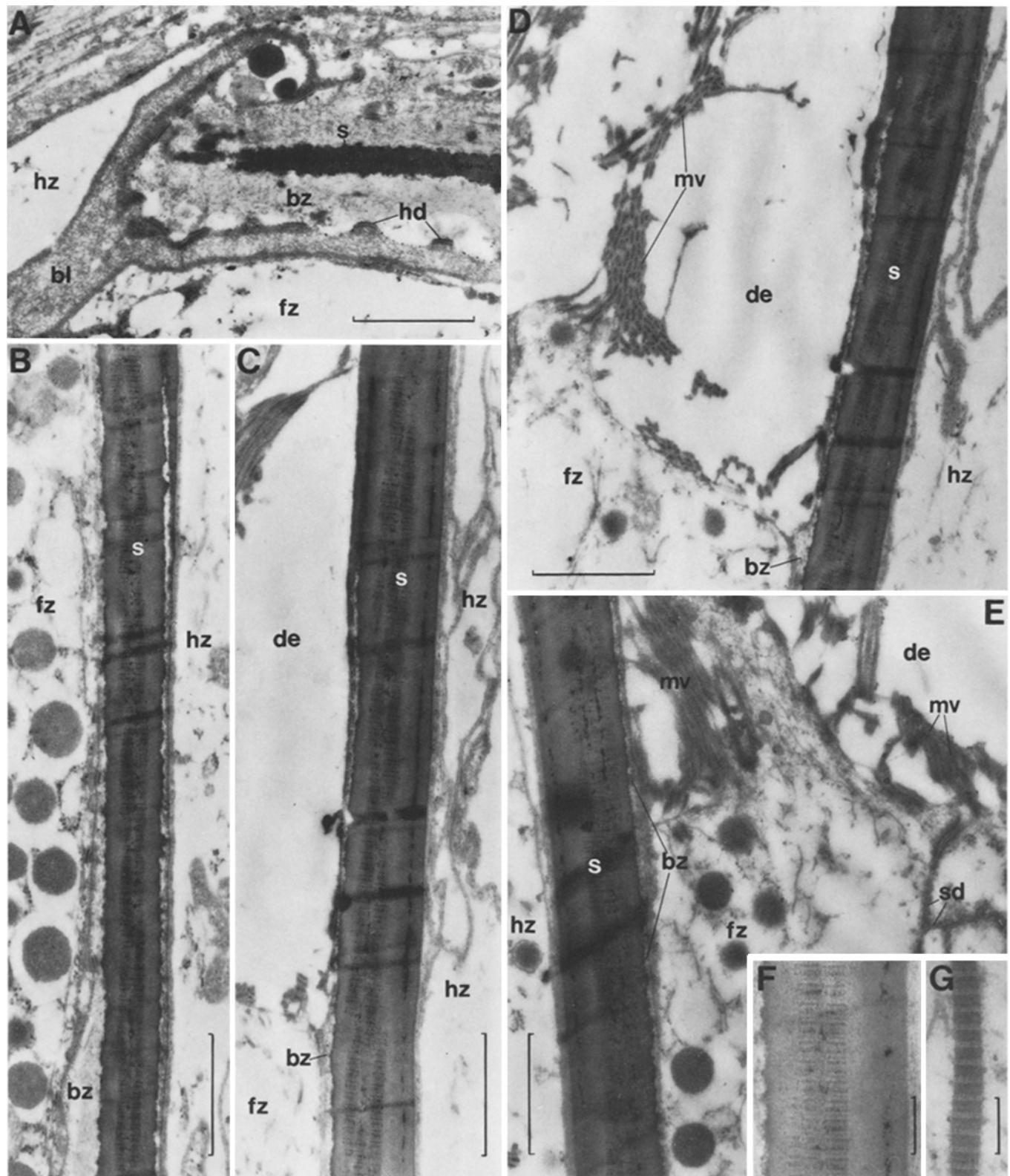


Abb. 11 A–G. *Ciliopharyngiella intermedia*. Voll ausdifferenziertes Stilett. **A** Sagittalschnitt durch die Basis der Stilettbildungszelle mit der Stilettbasis, Ausschnitt. 21400× **B** Stilettwandung mit dem basalen Bereich der äußeren Glättungsschicht, sagittal geschnitten. 21500× **C** Stilettwandung mit dem basalen Bereich der inneren Glättungsschicht, sagittal geschnitten. 21700× **D–E** Distale Abschlußfläche der Füllzellen in der Nähe der Stilettwand, sagittal geschnitten. 21700× **F** Sagittalschnitt durch die Stilettwandung im Bereich des basalen Trichters, Ausschnitt. 50000× **G** Zum Vergleich: Cilienwurzel in einer Füllzelle, Ausschnitt. 50000× (Maßstab: Abb. A–E: 1 µm; Abb. F–G: 0,2 µm)

sentlich kleiner als während der Bildungsphase und nur noch von vereinzelten Mitochondrien, einigen freien Ribosomen und etwas wenig elektronendichtem Sekret umgeben.

Während eines großen Teils der Stilettbildungsphase liegt die Stilettbildungszelle basal leicht eingesenkt in 7 Füllzellen, die zu einem Rohr zusammengelagert sind und den Ductus ejaculatorius umgeben (Abb. 9 B, C). Diese Zellen sind im Verhältnis zur Stilettlänge relativ flach; ihre Kerne liegen in radiär gerichteten Zellfortsätzen. Die Füllzellen enthalten mäßig viele Organellen; besonders zum Zentrum hin, weniger in den peripheren Zellfortsätzen treten Mikrotubuli auf. Diese 7 Zellen bilden zunächst während der Stilettbildung ein ringförmiges Fundament für die Stilettbildungszelle, mit der sie durch Zonulae adhaerentes verbunden sind. Proximal anschließend und distal peripher verdrängt liegen zwei weitere Füllzelltypen, die den basalen Teil des Ductus ejaculatorius umgeben (Abb. 9B). Zum einen handelt es sich um große Zellen mit einem voluminösen, chromatinarmen Kern und verhältnismäßig wenigen Organellen. Die Zellen des anderen Typs bilden schlanke Fortsätze, die unregelmäßig zwischen den Füllzellen des beschriebenen zweiten Typs liegen; sie enthalten dunkles Cytoplasma mit zahlreichen Vakuolen und Vesikel mit wenig elektronendichtem Sekret sowie Lipidtröpfchen. Alle drei Füllzelltypen haben zum Ductus ejaculatorius hin Cilien (Abb. 9).

Im voll ausdifferenzierten Kopulationsorgan sind noch zwei Typen von Füllzellen zu unterscheiden, die den basalen Trichter des Stilets auskleiden und sich proximalwärts im Bulbus fortsetzen, wobei im Zentrum der etwa 2 µm weite Ductus ejaculatorius frei bleibt (Abb. 10D, 11). Vorherrschend sind Zellen, die wenig oder fast gar kein Sekret enthalten. Dazwischen befinden sich Füllzellen mit großen Mengen elektronendichten Sekretes und zahlreichen freien Ribosomen. Die Kerne beider Zelltypen liegen basal im Bulbus. Die sekretreichen Füllzellen grenzen nur an einigen Stellen an den Ductus und besitzen keine Cilien oder Mikrovilli. Die sekretarmen Zellen dagegen weisen zahlreiche Cilien auf, deren Wurzeln – im Gegensatz zu den Mikrofibrillen der Hartstruktur – bei abweichendem Streifungsmuster eine Periodizität von nur etwa 630 Å haben (Abb. 11 E, G). Ungefähr in Höhe des Übergangs vom basalen Trichter in das Mittelstück des Stilets, nahe der proximalen Grenze der inneren Glättungsschicht, bilden die sekretarmen Füllzellen eine distale Abschlußfläche mit Cilien und sehr langen, dünnen Mikrovilli, die durch ihre elektronendichte Matrix auffallen (Abb. 10D, 11C, D, E). Die Füllzellen, die die distale Abschlußfläche bilden, gehen wahrscheinlich aus jenen 7 Zellen hervor, die während der Bildungsphase als Fundament der Stilettbildungszelle fungieren; die übrigen sekretarmen sowie die sekretreichen Füllzellen lassen sich aus den beiden anderen Füllzelltypen der Differenzierungsphase ableiten. Möglicherweise sind die sekretarmen Füllzellen an der Abscheidung der Basallamina beteiligt, die die Basis der Stilettbildungszelle umgibt und an der Innenseite ein Stück distalwärts zwischen Bildungszelle und Füllzellen liegt (Abb. 10D, 11 A). Proximal setzt sich diese Basallamina lückenlos zwischen der Bulbusmuskulatur und den basalen Abschnitten der Füllzellen fort. An der Grenze zur Stilettbildungszelle befinden sich zahlreiche Hemidesmosomen (Abb. 11 A). Die Basallamina, die auf diese Weise Stilett und Bulbus flexibel miteinander verbindet, enthält eine fibrilläre Substanz und weist an der Grenze zur Stilettbildungszelle und zu den Füllzellen eine deutliche elektro-

nendichte Schicht auf, auch innerhalb des Bulbus. Einen gleichen Aufbau und eine vergleichbare Lage der Schichten zeigt die subepidermale Basallamina von *C. intermedia*.

Während der Differenzierungsphase wird die Stilettbildungszelle unmittelbar distal ihrer Kernregion bis einschließlich zur Spitze von einer Hüllzelle umgeben, deren Kern basal fast in gleicher Höhe wie der der Bildungszelle liegt (Abb. 9E, 10B, C). In dieser Hüllzelle treten zur Stilettbildungszelle hin mäßig elektronendichte, parallel ausgerichtete Mikrotubuli auf, die direkt an die Außenmembran der Hüllzelle grenzen (Abb. 10B, C). Da außerdem in diesem Bereich auch die Stilettbildungszelle gleichartige elektronendichte Mikrotubuli aufweist, ist es wahrscheinlich, daß diese Hüllzelle am Aufbau der Hartstruktur beteiligt ist, wobei den Mikrotubuli eine Transportfunktion zufallen könnte. Außen werden die Stilettbildungszelle und die Hüllzelle von Zellen eines weiteren Typs umgeben, die distal teilweise zwiebelschalennartig angeordnet sind und in ihrer Feinstruktur der beschriebenen Hüllzelle ähneln. Bei ausdifferenziertem Kopulationsorgan umgibt die Hüllzelle des ersten Typs noch die Stilettspitze mit einer dünnen Cytoplasmascicht, die kleine Vesikel mit mäßig elektronendichtem Sekret enthält. Ansonsten zeigen die Hüllzellen, die sich basal auch zwischen Bulbus und Atriummuskulatur erstrecken, starke Degenerationserscheinungen (Abb. 10D, 11). Distal entsteht zur Stilettspitze mit der sekretreichen Hüllzelle des ersten Typs hin ein Zwischenraum, der mit dem Lumen des Atriums in Verbindung steht. Hier haben die Hüllzellen des zweiten Typs Cilien, die in das Atrium hineinragen.

Den äußeren Abschluß des männlichen Kopulationsorgans während der Differenzierungsphase bildet eine Schicht meist undifferenzierter Zellen; nur in den basal liegenden Zellen beginnt stellenweise die Ausdifferenzierung von Muskulatur, während gleichzeitig die Basallamina zwischen Muskelzellen einerseits und der Stilettbildungszelle sowie den Füllzellen andererseits entsteht (Abb. 9B). Im voll entwickelten Kopulationsorgan besteht die Bulbusmuskulatur aus einer Schicht spiraling angeordneter Muskelzellen, deren Kerne basal liegen. Die Ausstülpung des Atriums genitale dagegen, in der das Kopulationsorgan liegt und die wahrscheinlich aus den ursprünglich während der Bildungsphase distal gelegenen äußeren Zellen entstanden ist, wird von zwei Schichten Spiralmuskulatur gebildet, deren Fasern gekreuzt verlaufen (Abb. 10D). Es handelt sich hier nicht um ein Syncytium, sondern um einzelne Muskelzellen; ihre Kerne liegen verteilt am Rande der Muskulatur.

Besprechung. Der Bau des männlichen Kopulationsorgans von *Ciliopharyngiella intermedia* entspricht weitgehend der Beschreibung von Ax (1952a). Allerdings handelt es sich bei der von Ax als männlicher Genitalkanal bezeichneten Ausstülpung des Atriums genitale nicht um einen Kanal i.e.S., da der Zwischenraum zwischen Stilett bzw. Bulbus und Atriummuskulatur basal völlig und distal größtenteils von Hüllzellen eingenommen wird. Wahrscheinlich werden diese organellaren Hüllzellen, die während der Differenzierungsphase am Aufbau der Hartstruktur indirekt beteiligt gewesen sein dürften, bei der ersten Kopulation beschädigt oder zerstört.

Das Stilettrohr von *C. intermedia* stellt eine Verlängerung des Ductus ejaculatorius dar und dient der Spermaübertragung. Neben einer mechanischen Festigkeit weist das Rohr auch noch eine gewisse Elastizität auf, die in

Quetschpräparaten von *C. intermedia* besonders bei den unterschiedlich stark gebogenen Spitzen der Stilette auffällt. Diese Elastizität und die Fähigkeit von *C. intermedia*, nach dem Ende der Reproduktionsphase oder bei Eintreten ungünstiger Lebensbedingungen die Hartstruktur zurückzubilden, deuten darauf hin, daß es sich bei den Mikrofibrillen möglicherweise um Collagen handelt, vergleichbar den Fibrillen in den Kopulationsorganen von *Carenscoilia bidentata* (Proseriata) (Ehlers und Ehlers 1980) und *Philocelis cellata* (Acoela).

Struktur und Bildung des Stilett von *Ciliopharyngiella intermedia* zeigen auffallende Übereinstimmungen mit der Stilettapparatur von *Carenscoilia bidentata*. Bei dieser Art werden ebenfalls zunächst Mikrofibrillen mit regelmäßigm Streifungsmuster angelegt, dessen Periodizität mit 720 Å nur unwesentlich größer ist als bei *Ciliopharyngiella intermedia*; jedoch fehlt bei *Carenscoilia bidentata* die Ausdifferenzierung einer abschließenden Glättungsschicht von der Außenmembran der Bildungszelle her (Ehlers und Ehlers 1980).

Auch zu den Macrostomida des Taxons *Paromalostomum* bestehen weitgehende Übereinstimmungen. Einziger weiterer Unterschied ist bei *Ciliopharyngiella intermedia* das Auftreten von Mikrofibrillen, an deren Stelle bei den *Paromalostomum*-Arten – wie wahrscheinlich auch bei den übrigen Macrostomida, ausgenommen das Teiltaxon *Haplopharynx* (Doe, pers. Mitteilung) – ein Mikrotubuligerüst tritt.

4. Stilett von *Adenorhynchus balticus* („Typhloplanoida“)

Das Kopulationsorgan von *Adenorhynchus balticus* besteht aus einem von Muskulatur umhüllten, drüsigen Bulbus mit einem distal anschließenden, sehr kompliziert gebauten Penisstilett; es ragt caudoventral gerichtet in das Atrium genitale (Abb. 12, 13, 14A). Dabei weist die distale Öffnung des Stilett, das im Lichtmikroskop schuhförmig erscheint, in der Regel seitwärts.

Die EM-Untersuchung hat ergeben, daß das Penisstilett von *A. balticus* die Form eines konisch zulaufenden und dabei um mehr als 90° gebogenen Rohres hat, dessen distale Wandung ein Stück nach innen gefaltet und proximalwärts gerichtet ist, wobei ein halbmondförmiges Lumen entsteht (Abb. 12, 13). Die zentrifugal gerichtete Seite der Hartstruktur, bei Ax und Heller (1970) als Unterteil bzw. Sohle bezeichnet, ist in zahlreiche Längsrippen eingefaltet, die an ihrer Peripherie leicht proximalwärts gerichtete Stacheln aufweisen (Abb. 12, 13, 15E, 16D). Lateral bildet das Stilett je eine kräftige gebogene Längsfalte, die von den Seiten der halbmondförmigen distalen Öffnung bis fast an die Stilettbasis reichen und lichtmikroskopisch als Rippen erscheinen.

Die Ausdifferenzierung des Stilett erfolgt intrazellulär und simultan (Abb. 12, 14, 15A–D). Zunächst existiert eine rohrförmige Stilettbildungszelle, die in ihrer Form und Größe der späteren Hartstruktur weitgehend entspricht. Distal umgibt die Bildungszelle unmittelbar den Ductus ejaculatorius, während sie proximal einen erheblich dünneren Cytoplasmasaum bildet, der nur an wenigen Stellen direkt an den zentralen Ductus grenzt. Die lateral wulstförmig verdickte Basis der Stilettbildungszelle ist distalwärts umgeklappt, so daß sie kragenförmig den Bereich der zukünftigen Stilettbasis umgibt (Abb. 15A, B, C). Dabei stellt ein sehr dünner ringförmiger Cytoplasmasaum die Verbindung zwischen der übrigen Bildungszelle und ihrer Basis dar.

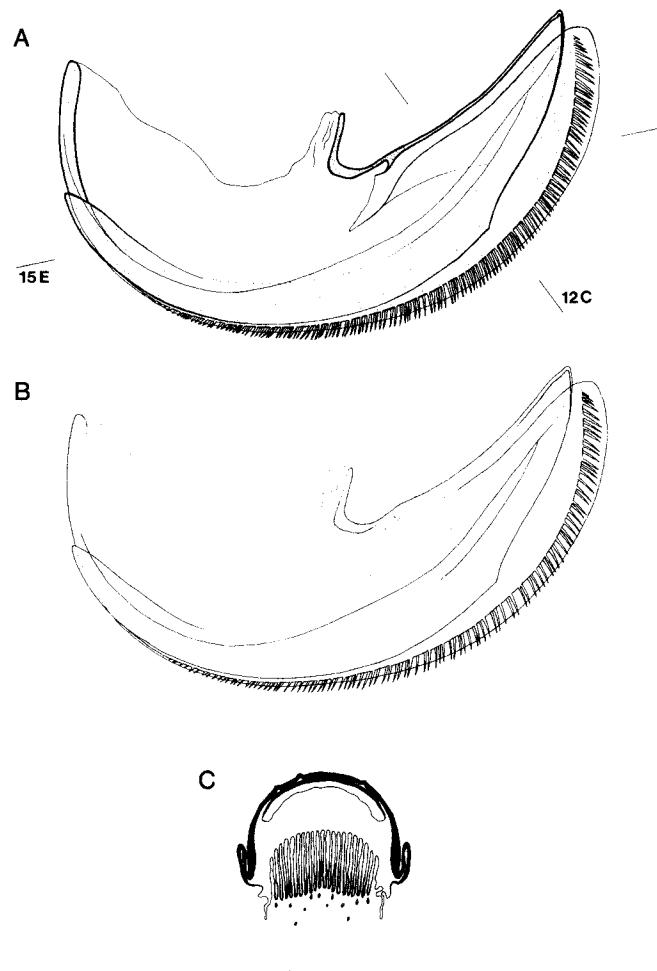


Abb. 12A–C. *Adenorhynchus balticus* **A** Voll ausdifferenziertes Stilett. Die Striche deuten die Schnittebenen in den Abbildungen 12C und 15 E an **B** Bildungsstadium eines Stilets **C** Querschnitt durch den distalen Teil eines voll ausdifferenzierten Stilets **A**, **B** nach Quetschpräparaten **C** ergänzt nach EM-Beobachtungen (Maßstab: 10 µm)

Der Aufbau der Hartstruktur beginnt in allen Teilen zeitgleich, indem amorphes elektronendichthes Material in kleinen Klümpchen von innen direkt an die Außenmembran und distal auch an die den Ductus ejaculatorius begrenzende Membran der Bildungszelle angelagert wird (Abb. 14, 15A–D). Proximal, wo dünne Fortsätze der Bildungszelle direkt an den Ductus ejaculatorius grenzen, bilden sich am Ductus vereinzelt kleine verfestigte Platten (Abb. 14E). Die Wandstärken nehmen im Verlauf der Bildungsphase unterschiedlich stark zu; Flächen, die im fertigen Stilett dick sind, werden schneller verstärkt als solche Bereiche der Hartstruktur, die auch im voll ausdifferenzierter Zustand dünn bleiben. In der zweiten Hälfte der Stilettbildungsphase wird etwas stärker elektronendichthes Material an die entstehenden Wandungen angelagert. Dabei sind die Übergänge von mäßig zu starker elektronendichten Schichten in dünnwandigen Bereichen, besonders in den distalen Enden der Rippen, deutlicher ausgeprägt als in Flächen mit großer Wandstärke (Abb. 15E, F, 16). Durch das unterschiedlich schnelle Dickenwachstum der Stilettwandungen werden alle Teile des Stilett etwa zur selben Zeit fertiggestellt. Während die Außenflächen der Hartstruktur von Anfang an ziemlich glatt sind, weisen an der Innenseite

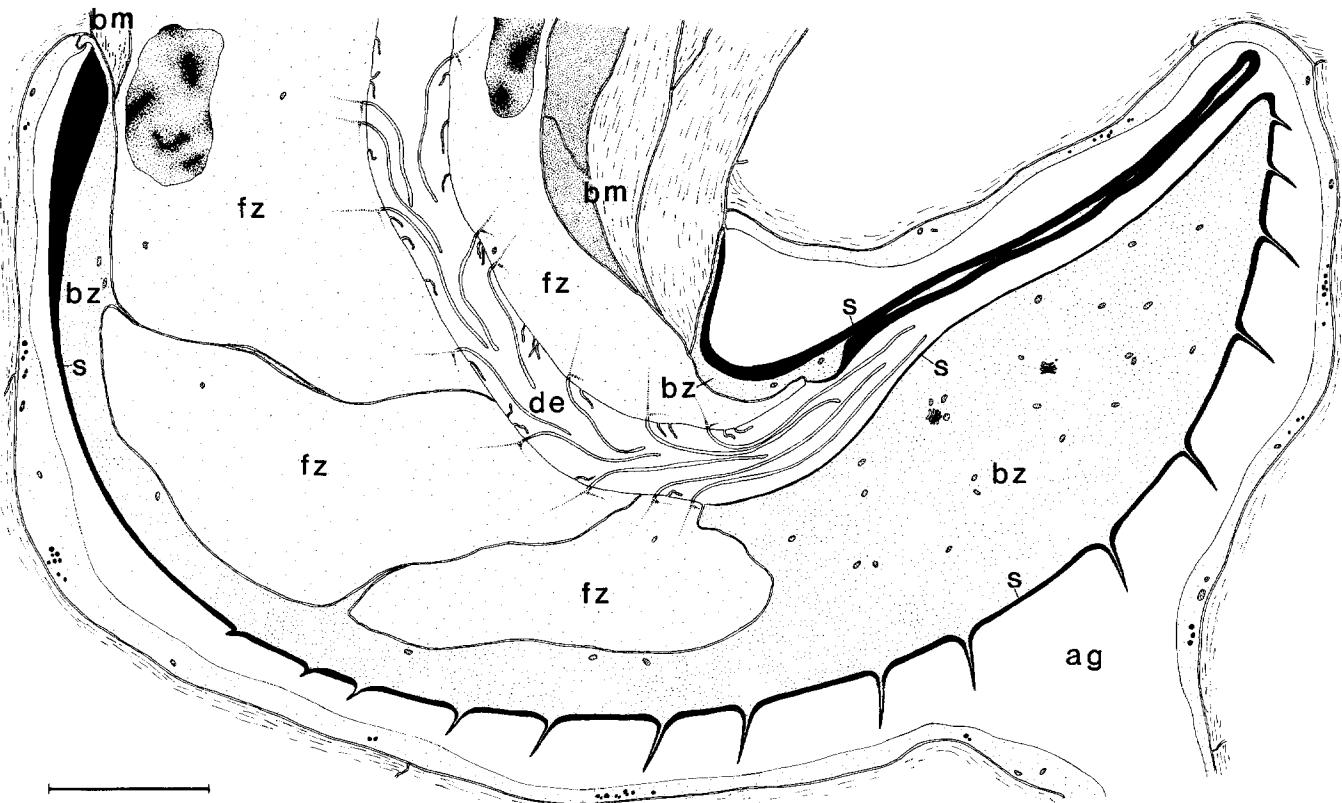


Abb. 13. *Adenorhynchus balticus* Sagittalschnitt durch das Stiletts, Rekonstruktion (Maßstab: 10 µm)

nur die dicken Wände nach ihrer Fertigstellung annähernd ebene Oberflächen auf; dagegen verbleiben in den dünnwandigen Bereichen zahlreiche kleine Unebenheiten auf der Innenfläche bestehen. Die Wandstärken betragen im voll ausdifferenzierten Stiletts zwischen etwa 35 nm und über 2 µm; dabei werden stellenweise dünne Cytoplasmabereiche der Bildungszelle bis auf eine Naht vollständig mit elektronendichtem Material ausgefüllt (Abb. 15E, F, 16).

Während der Stilettbildungsphase hat die Stilettbildungszelle einen sehr umfangreichen gelappten Kern mit einem großen, runden Nucleolus, der in der verdickten, distalwärts geklappten Basis der Zelle liegt (Abb. 15A, B). Daneben befinden sich in diesem Cytoplasmakragen umfangreiche Dictyosomenkomplexe, zahlreiche Mitochondrien, viele Vakuolen unterschiedlicher Größe, große Mengen freier Ribosomen und Mikrotubuli sowie glattes und etwas rauhes ER. Auch die übrigen Bereiche der Stilettbildungszelle sind reich an Organellen (Abb. 14). In der Nähe der sich ausdifferenzierenden Hartstruktur liegen extreme Mengen parallel angeordneter, unvernetzter Mikrotubuli, durchmischt mit zahlreichen freien Ribosomen und Mitochondrien sowie kleinen Vakuolen; dagegen werden die zentralen Cytoplasmabereiche, besonders die schmalen Fortsätze zum Ductus ejaculatorius hin, fast vollständig von freien Ribosomen und Mitochondrien sowie mäßig vielen Vakuolen eingenommen. Dictyosomen sind in diesen Bereichen der Bildungszelle selten. Die großen Mengen an freien Ribosomen und Mitochondrien und die zahlreichen Dictyosomenkomplexe sprechen für eine große Stoffwechsel- und Syntheseleistung der Stilettbildungszelle; die parallel angeordneten Mikrotubuli, die vielerorts bis an die Hart-

struktur heranreichen, deuten auf gerichtete Transporte und gezielte Anlagerung der Stilettsubstanzen hin. Die Außenmembran der Stilettbildungszelle ist an den Rändern der Hartstruktur, auch an den lokalen Platten proximal am Ductus ejaculatorius, über Zonulae adhaerentes und Septatodesmosomen mit benachbarten Zellen verbunden. In der Regel grenzen die Desmosomen unmittelbar an die dünn auslaufende Hartstruktur; nur an wenigen Stellen findet sich am Ductus ejaculatorius zwischen Stilett und Zonula adhaerens ein kleines Stück Membran mit kurzen dicken Mikrovilli. Cilien fehlen der Bildungszelle völlig.

Bei voll ausdifferenziertem Stiletts treten in der kragenförmigen Kernregion der Stilettbildungszelle Degenerationserscheinungen auf. Der Kern nimmt an Größe ab, die meisten Organellen werden abgebaut (Abb. 16E). Große Teile der Kernregion enthalten nur noch Vakuolen unterschiedlichen Volumens und freie Ribosomen oder erscheinen fast ganz leer. Dagegen sind im Innern des Stilettts noch zahlreiche Organellen vorhanden, wenn auch der Cytoplasmaum im proximalen Teil dünner ist als während der Bildungsphase (Abb. 15E, F, 16). Außer dicht und parallel angeordneten Mikrotubuli finden sich hier freie Ribosomen, Vakuolen unterschiedlicher Größe, etwas rauhes ER und, besonders distal, eine größere Anzahl Mitochondrien. An der Spitze des Stilettts befinden sich sogar noch vereinzelt Dictyosomen. Die Desmosomen, die die Bildungszelle im Bereich der Ränder der Hartstruktur mit benachbarten Zellen verbinden, bleiben um den Ductus ejaculatorius herum in vollem Umfang bestehen, während sie an der Stilettbasis deutlich schwächer werden (Abb. 16B). Die Außenmembran der Bildungszelle bleibt im Bereich der Hartstruktur-

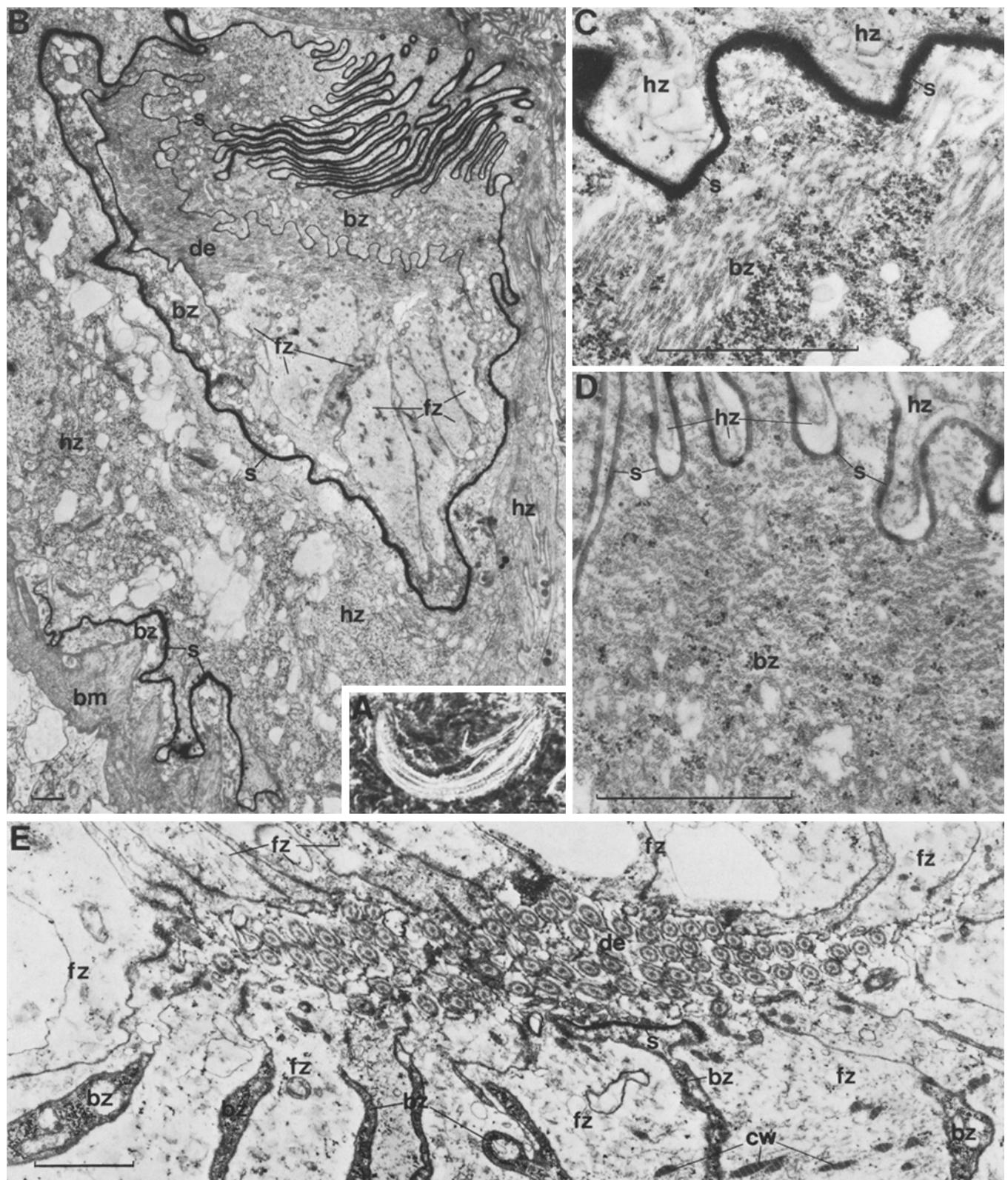


Abb. 14A-E. *Adenorhynchus balticus* **A** Lichtmikroskopische Aufnahme eines voll ausdifferenzierten Stilett. ca. 360× **B-E** Stilettbildung
B Schrägschnitt durch die Stilettspitze und einen Teil der Stilettbasis. 5500× **C** Stilettwand im Seitenbereich, schräg geschnitten. 35500×
D Distaler Bereich der Stilettbildungszone nahe der Sohle. 34700× **E** Ductus ejaculatorius im mittleren Bereich des Stilett, schräg geschnitten. 17500× (Maßstab: Abb. A: 10 µm; Abb. B-E: 1 µm)

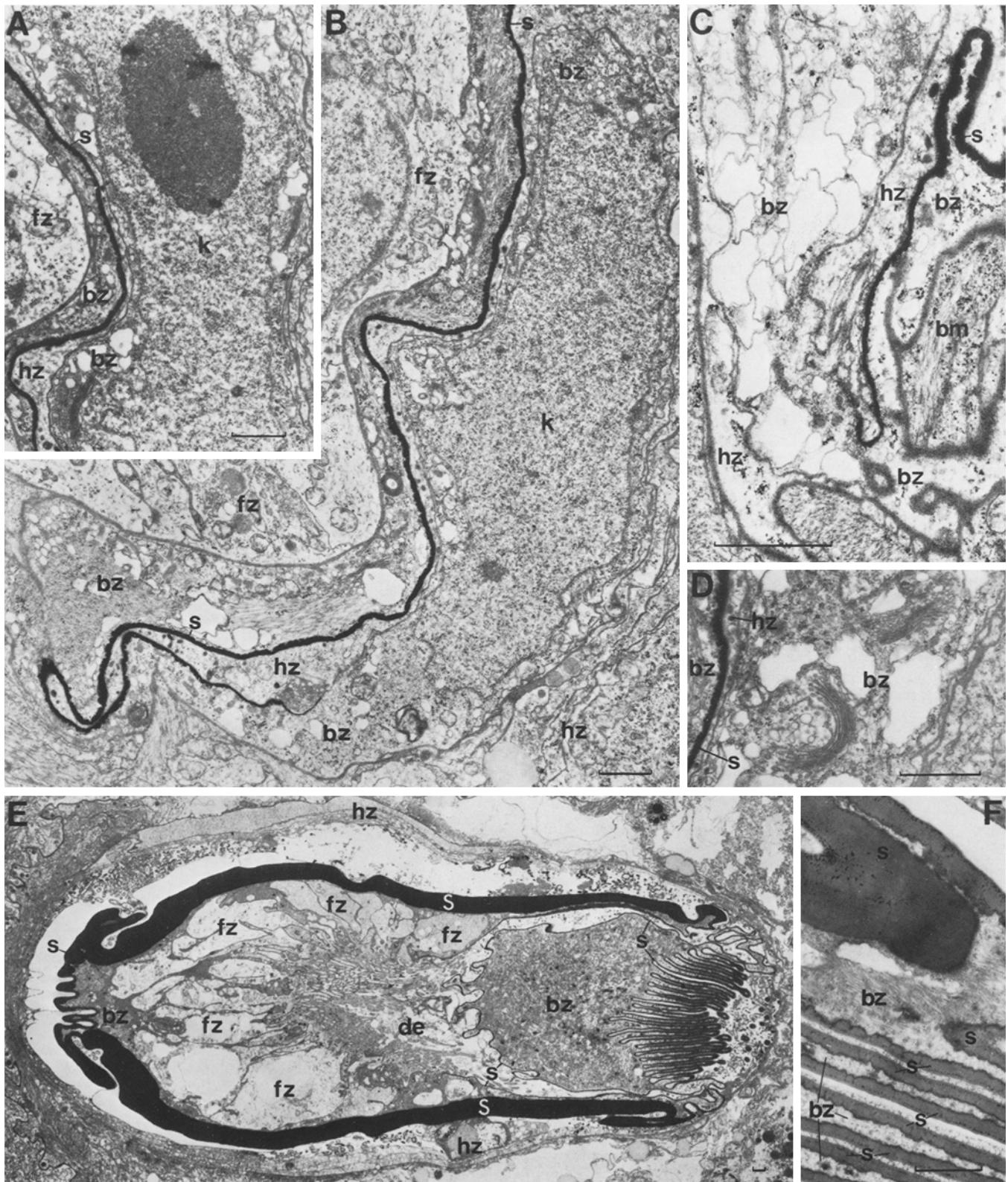


Abb. 15A–F. *Adenorhynchus balticus* A–D Stilettbildung A Ausschnitt aus der Kernregion der Stilettbildungszelle. 9400 \times B Transversalschnitt durch die Kernregion der Stilettbildungszelle mit einer Seite der Stilettbasis. 9200 \times C Basaler Kragen der Stilettbildungszelle auf der Seite gegenüber der Kernregion. 20700 \times D Ausschnitt aus der Kernregion der Stilettbildungszelle. 14100 \times . E–F Voll ausdifferenziertes Stilett E Transversalschnitt durch das Stilett, siehe auch Abb. 12A. 2200 \times F Ausschnitt aus dem Stilett im Bereich der Sohlenrippen. 11800 \times (Maßstab: 1 μ m)

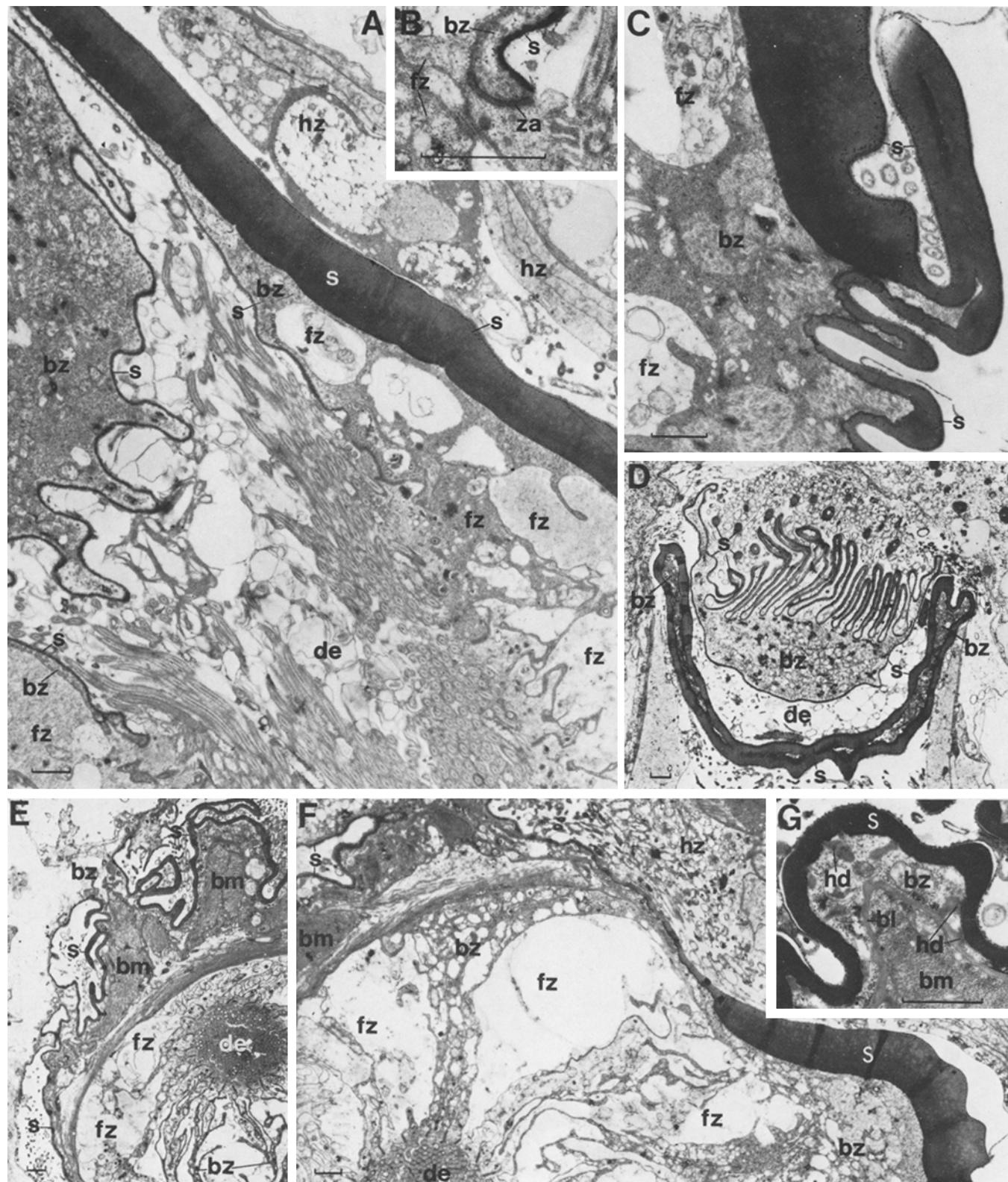


Abb. 16A-G. *Adenorhynchus balticus*. Voll ausdifferenziertes Stilett. **A** Transversalschnitt durch den distalen Teil des Stilett, Ausschnitt. 6600× **B** Proximale Grenze der Hartstruktur am Ductus ejaculatorius. 21 800× **C** Sohlenseite der Stilettbasis quer geschnitten, Ausschnitt. 9700× **D** Stilettspitze, schräg geschnitten, 3400× **E** Querschnitt durch einen Teil der Stilettbasis mit angrenzender Bulbusmuskulatur. 3000× **F** Querschnitt durch eine Hälfte der Stilettbasis, rechts die verdickte Stilettwand auf der Sohlenseite. Ausschnitt. 4700× **G** Stilettsbildungszelle mit Hemidesmosomen im Bereich der Stilettbasis, Ausschnitt. 14000× (Maßstab: 1 µm)

tur zumindest teilweise erhalten; lediglich dort, wo sie dickwandigen Flächen aufliegt, scheint die Membran stellenweise zu degenerieren.

In der proximalen Hälfte wird die rohrförmige Stilettbildungszelle innen von mehr als 20 Füllzellen ausgekleidet, die in Längsrichtung angeordnet sind und den Ductus ejaculatorius umgeben (Abb. 13, 14B, E, 15A, B, E, 16A, C, E, F). Diese Füllzellen ragen basal bis in den Bulbus hinein; proximal im Stilett und am Ductus ejaculatorius grenzen sie direkt aneinander, während sie in allen übrigen Bereichen, besonders zur Peripherie hin, durch lamellenartige Fortsätze der Stilettbildungszelle voneinander getrennt werden, die, wie beschrieben, nur ausnahmsweise an das Lumen heranreichen. Das Cytoplasma der Füllzellen enthält Mitochondrien, freie Ribosomen und parallel ausgerichtete Mikrotubuli; jedoch ist die Dichte an Organellen hier viel geringer als in der Stilettbildungszelle. Zum Ductus ejaculatorius hin weisen die Füllzellen zahlreiche Cilien mit langen Wurzeln und örtlich auch schlanke Mikrovilli auf, die distalwärts in das Lumen des Ductus hineinragen. Im fertigen Kopulationsorgan haben die Füllzellen die Stilettbildungszelle teilweise peripher verdrängt. Die Mikrotubuli sind weitgehend zurückgebildet; statt dessen treten stellenweise größere Vakuolen auf (Abb. 15E, 16A, C, E, F). Wahrscheinlich scheiden die Füllzellen gemeinsam mit der Stilettbildungszelle die Basallamina im proximalen Teil des Stiletts ab.

In der Basis des Stiletts liegen zwischen der Stilettbildungszelle und den Füllzellen zahlreiche Fortsätze von Muskelzellen des Bulbus, die sich während der Stilettbildungssphase distalwärts vorschlieben und eine innere Ring- und eine äußere Längsmuskelschicht ausbilden (Abb. 13, 14B, 15C, 16E, F). Die Muskeln greifen an keiner Stelle direkt an der Hartstruktur an, sondern nur an der Bildungszelle, mit der sie – ebenso wie mit den nach innen zu angrenzenden Füllzellen – durch eine Basallamina verbunden sind. Sie erreicht bei voll ausdifferenziertem Kopulationsorgan stellenweise eine Stärke von etwa 120 nm. Während der Differenzierungsphase bildet die Stilettbildungszelle gegenüber der Muskulatur zahlreiche Einfaltungen, die von der Basallamina ausgefüllt werden. An vielen dieser Stellen entstehen in der Bildungszelle kleine Hemidesmosomen, die über eine feinfaserige Matrixsubstanz mit der Hartstruktur verbunden sind (Abb. 16G). Den Füllzellen fehlen entsprechende Einfaltungen und intrazelluläre Strukturen.

Außen wird die Stilettbildungszelle von mehreren Cytoplasmaschichten umhüllt, die den Zwischenraum bis zur Wandung des Atriums genitale ausfüllen (Abb. 14B, C, 15A, B, C). Wahrscheinlich handelt es sich um dünne, plattenförmige Fortsätze weniger Hüllzellen; nur zwei Kerne wurden ziemlich weit basal in der Nähe der Kernregion der Stilettbildungszelle gefunden. Hier bestehen auch die einzigen Verbindungen zur Bildungszelle über Desmosomen. Während der Differenzierungsphase enthalten diese Hüllzellen Mitochondrien, freiliegende Mikrotubuli und freie Ribosomen sowie Vakuolen und etwas elektronendiches Sekret. Nach der Fertigstellung des Stiletts degenerieren die meisten Cytoplasmalagen. Nur direkt an der Atriumskulatur bleibt eine unterschiedlich dicke Cytoplasmaschicht bestehen, die noch zahlreiche Organellen sowie lokal kleine Vesikel mit elektronendichtem Sekret enthält und mit der Muskulatur durch eine dünne Basallamina verbunden ist, die in ihrer Struktur der subepidermalen Basallamina ähnelt (Abb. 15E, 16A, D, F).

Nach eigenen lichtmikroskopischen Beobachtungen differenzieren auch *Lonchopланella axi* und *Proxenes deltoides* („Typhloplanoida“) ihre Penisstilette simultan aus.

Besprechung. Das Stilett von *Adenorhynchus balticus* stellt den distalen Abschluß des Kopulationsorgans dar. Sowohl die Rippen auf der Sohle als auch zahlreiche dickwandige Falten und andere Versteifungselemente sorgen für eine ausreichende Festigkeit der Hartstruktur, während dünnwandige laterale Einfaltungen, besonders im Bereich der distalen Öffnung, eine gewisse elastische Beweglichkeit zwischen Oberteil und Sohle des Stiletts gestatten. Möglicherweise wird bei der Kopulation das Stilett zunächst mit Hilfe der Stacheln der Sohle im Atrium des Kopulationspartners verankert; anschließend kann durch Kontraktion der Längsmuskeln, die am weitesten distal am Stilettoberteil angreifen, die distale Oberseite der Hartstruktur von der verankerten Sohle angehoben werden, so daß sich die Öffnung des Ductus ejaculatorius aufweitet.

Bei der Ausdifferenzierung des Stiletts fällt auf, daß die Stilettbildungszelle zum Ductus ejaculatorius hin nur dort Hartsubstanz an die Außenmembran anlagert, wo sie direkt an das Lumen grenzt; an den Membranflächen zu den Füllzellen hin unterbleibt die Ausdifferenzierung einer Stilettwand. Andererseits wird – von der Kernregion abgesehen – die Außenseite der Stilettbildungszelle trotz anliegender Hüllzellen von innen her mit Hartmaterial bis zum Erreichen teilweise erheblicher Wandstärken ausgekleidet. Dieser Umstand läßt den Schluß zu, daß die Ausdifferenzierung der Hartstruktur gemeinsam von der Stilettbildungszelle und von den innen liegenden Füllzellen gesteuert wird, wobei letztere offenbar eine inhibitorische Wirkung haben.

Hinsichtlich der Ultrastruktur und der Art der Ausdifferenzierung zeigt das Stilett von *A. balticus* weitgehende Übereinstimmungen mit den Hartstrukturen in den prostatoiden Organen von *Polystyliphora filum* (Proseriata). Auch die prostatoiden Hartstrukturen werden intrazellulär und simultan gebildet; außerdem entsteht jeweils die distale Hälfte – wie das gesamte Stilett von *A. balticus* – durch Anlagerung elektronendichten Materials an die Membranen der Bildungszelle (Brüggemann 1984). In beiden Fällen fehlen fibrilläre oder tubuläre Gerüstsubstanzen; die parallel angeordneten Mikrotubuli haben offenbar allein eine Transportfunktion. Jedoch weicht die proximale Hälfte der Hartstruktur bei *P. filum* hinsichtlich des Aufbaus und der Differenzierung von der Spitze ab; damit ergeben sich Differenzen zum Stilett von *A. balticus*.

5. Stilette von *Promesostoma caligulatum*, *P. rostratum* und *P. marmoratum* („Typhloplanoida“)

Promesostoma caligulatum, *P. rostratum* und *P. marmoratum* weisen jeweils ein langes dünnes Penisstilett auf, das in einem schlauchförmigen Fortsatz des Atriums genitale liegt, der bei Ax (1951) und Ehlers (1974) als männlicher Genitalkanal bezeichnet wird.

P. caligulatum besitzt ein extrem langes und dünnes Stilettröhr, dessen proximaler Teil spiralförmig aufgerollt schräg vor oder neben dem Pharynx liegt. Der Querschnitt des Rohres ist leicht nierenförmig und bleibt bei einem Außen-durchmesser von 3,2–3,8 µm über den größten Teil etwa gleich, wobei die Wand asymmetrisch und etwa 200–500 nm dick ist. Erst zur Spitze hin nehmen der Durchmesser des Rohres auf mehr als 8 × 4 µm und die Wandstärke auf teil-

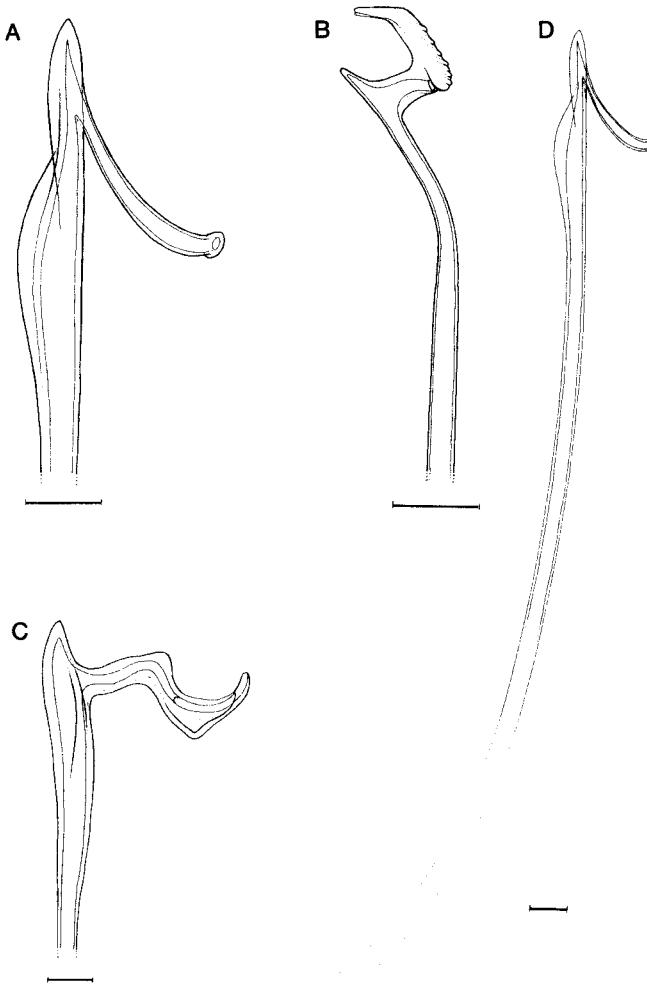


Abb. 17A–C. *Promesostoma* **A** Stilettspitze von *P. marmoratum* **B** Stilettspitze von *P. rostratum* **C** Stilettspitze von *P. caligulatum* **D** Bildungsstadium eines Stilett von *P. marmoratum* A–D nach Quetschpräparaten, ergänzt nach EM-Beobachtungen (Maßstab: 10 µm)

weise über 1 µm zu. In diesem Bereich proximal der Stelle, an der sich das Stilettröhr in ein Haupt- und ein Nebenrohr gabelt, entstehen zwei Rippen, die sich distal verbreitern. Eine dritte, teilweise freistehende Rippe verbindet unmittelbar an der Gabelung Haupt- und Nebenrohr miteinander. Distal erscheint das geradeaus führende Nebenrohr seitlich zusammengedrückt, wobei eine Rippe abflacht; das Ende ist geschlossen und läuft spitz aus. Das Hauptrohr ist etwas proximalwärts gerichtet; es weist eine Rippe auf, die sich verdickt und bei länglich-oval werdendem Rohrquerschnitt in die Wandung übergeht. Das Ende des Hauptrohres knickt rechtwinklig ab und hat lateral eine gut 1 µm große Öffnung, die proximal von einem dünnen, deckelartigen Fortsatz überlagert wird. Die Spitze des Röhres endet in einer gebogenen, distal abflachenden Rinne (Abb. 17C, 18B, C, D).

Erheblich kürzer als das Stilet von *P. caligulatum* ist das Stilettröhr von *P. rostratum*. An seiner Basis verläuft es zunächst schräg rostral, liegt aber nach einem Bogen von mehr als 130° caudalwärts gerichtet und knickt proximal der Spitze etwa 20–30° ab. Im mittleren, geraden Teil des Röhres beträgt der Außendurchmesser etwa 3,5 µm und

verjüngt sich erst distal langsam auf gut 2 µm. Die Stilettröhrwand ist asymmetrisch gebaut und 240–400 nm dick; erst zur Spitze hin nimmt die Wandstärke stellenweise auf über 600 nm zu. Distal gabelt sich auch dieses Stilet; das geradeaus gerichtete Nebenrohr weist einen ovalen Querschnitt auf und ist an seiner Spitze geschlossen. An der Gabelung verbindet es eine kurze Rippe mit dem proximalwärts gerichteten Hauptrohr, dessen 0,7 µm weite Öffnung seitlich liegt. Lateral bildet das Hauptrohr einen plattenförmigen, gebogenen Fortsatz, der auf seiner Außenseite Rippen trägt. Der Fortsatz erstreckt sich distad, verläuft getrennt neben dem Nebenrohr und spaltet sich; beide Enden überragen das Nebenrohr, wie auch proximal der Fortsatz etwas über das Ende des Hauptrohres hinausreicht (Abb. 17B, 18A, E).

Ein sehr langes Stilettröhr hat *P. marmoratum*; auch hier ist der proximale Teil spiralförmig aufgerollt. Der größte Teil des Röhres weist einen runden Querschnitt von etwa 3 µm Außendurchmesser auf, der sich distalwärts langsam auf etwa 2,3 µm verjüngt. Proximal der Gabelung, die auch hier an der Stilettspitze auftritt, bildet das Röhr auf seiner Außenseite nacheinander zwei unterschiedlich starke Rippen; auf der gegenüberliegenden Seite entsteht bis hin zur Gabelung eine Rinne, in der die Basis des Hauptrohres liegt. Distalwärts erscheint das geradeaus führende Nebenrohr seitlich zusammengedrückt und endet geschlossen. Das proximalwärts gerichtete Hauptrohr (vgl. Luther 1943, 1962) erhält zu seiner etwas gebogenen Spitze hin einen leicht elliptischen Querschnitt. Die über 1,4 µm weite Öffnung liegt lateral, die Spitze ist – wie bei *P. caligulatum* – offen (Abb. 17A, D, 18F).

Bei den drei genannten *Promesostoma*-Arten verläuft die Ausdifferenzierung des Penisstilets nach exakt gleichem Muster intrazellulär und sukzessiv, mit der distalen Spitze beginnend und basalwärts fortschreitend; sowohl in der Zahl der direkt und indirekt beteiligten Zellen als auch ihrer Feinstruktur herrscht weitgehend Übereinstimmung (Abb. 17D, 18, 19, 20). Zunächst existiert eine rohrförmige Stilettbildungszelle, die der Form des späteren Stilets weitgehend angepaßt, jedoch viel kürzer ist. Während der Bildungsphase nimmt sie entsprechend dem basalen Wachstum der Hartstruktur an Länge zu, wobei offenbar die trichterförmig aufgeweitete und stark verdickte Basis der Zelle ihre Lage im Tier nicht wesentlich verändert. In diesem basalen Bereich der Stilettbildungszelle liegt auch der voluminöse Kern mit einem sehr großen Nucleolus, umgeben von zahlreichen Mitochondrien, freien Ribosomen, einer Anzahl Dictyosomen, rauhem und etwas glattem ER und Vakuolen unterschiedlicher Größe (Abb. 19A). Große Teile der Zellbasis werden von Mikrotubuli ausgefüllt, die parallel der Längsachse der Bildungszelle verlaufen und sich distal bis in die Spitze der Zelle fortsetzen. Der große Kern und die zahlreichen Ribosomen, Mitochondrien und Dictyosomen weisen darauf hin, daß in diesem Bereich der Stilettbildungszelle besonders umfangreiche Stoffwechsel- und Synthesevorgänge stattfinden; die Mikrotubuli sind ein Anzeichen für gerichtete Transporte von der Basis der Zelle bis zu ihrem distalen Ende. Zusätzlich findet noch außerhalb der Kernregion eine umfangreiche Proteinsynthese statt: im gesamten rohrförmigen Abschnitt der Stilettbildungszelle ist der periphere Cytoplasmabereich dicht mit freien Ribosomen ausgefüllt; außerdem liegen vereinzelte Ribosomen noch zwischen den zum Zentrum hin anschließenden Mikrotubuli, neben denen stellenweise auch kleine



Abb. 18 A–F. *Promesostoma* **A** Lichtmikroskopische Aufnahme einer Stilettspitze von *P. rostratum*. ca. $1400\times$ **B** Lichtmikroskopische Aufnahme einer Stilettspitze von *P. caligulatum*. ca. $530\times$ **C** *P. caligulatum*. Schrägschnitt durch das Hauptrohr im Bereich des deckelartigen Fortsatzes. $5000\times$ **D** *P. caligulatum*. Querschnitt durch das Stilet unmittelbar proximal der Gabelung. Rechts in der Mitte das tangential angeschnittene Hauptrohr, oben die rinnenförmige Spitze des Hauptrohrs, schräg geschnitten. $5000\times$ **E** *P. rostratum*. Querschnitt durch das Stilet proximal der Gabelung. Rechts oben das Hauptrohr mit der Ausleitungsöffnung. $6100\times$ **F** *P. marmoratum*. Schrägschnitt durch das Stilet proximal der Gabelung. Oben das Hauptrohr mit der Ausleitungsöffnung. $4900\times$ (Maßstab: Abb. A–B: $10\text{ }\mu\text{m}$; Abb. C–F: $1\text{ }\mu\text{m}$)

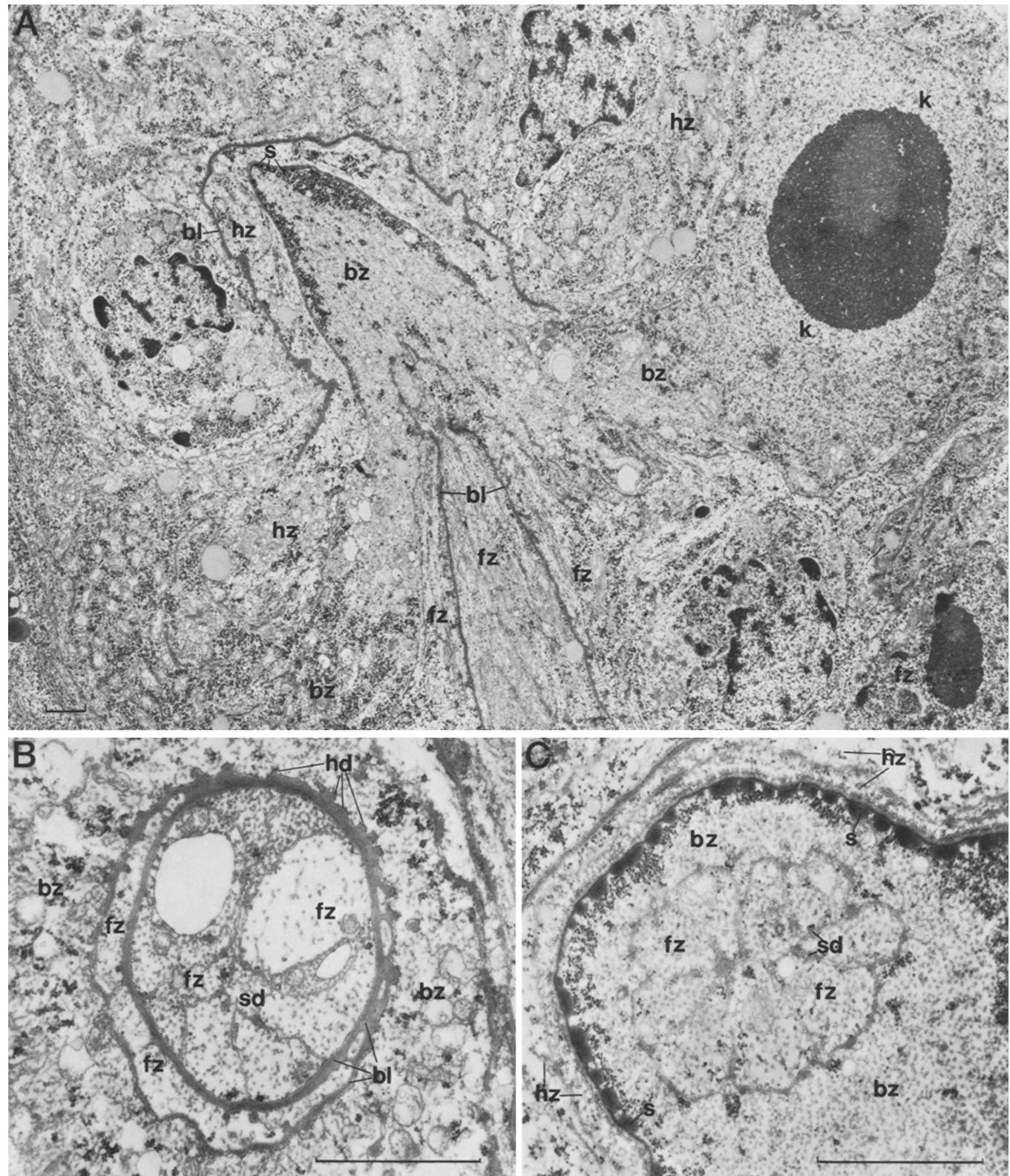


Abb. 19 A–C. *Promesostoma*. Stilettbildung **A** *P. caligulatum*. Basis der Stilettbildungszelle mit Kernregion, schräg geschnitten. $7000\times$ **B** *P. rostratum*. Querschnitt durch die Basis der Stilettbildungszelle proximal der Stilettbildungszone. $29\,100\times$ **C** *P. caligulatum*. Basaler Bereich der Stilettbildungszone, fast quer geschnitten. $29\,400\times$ (Maßstab: $1\text{ }\mu\text{m}$)

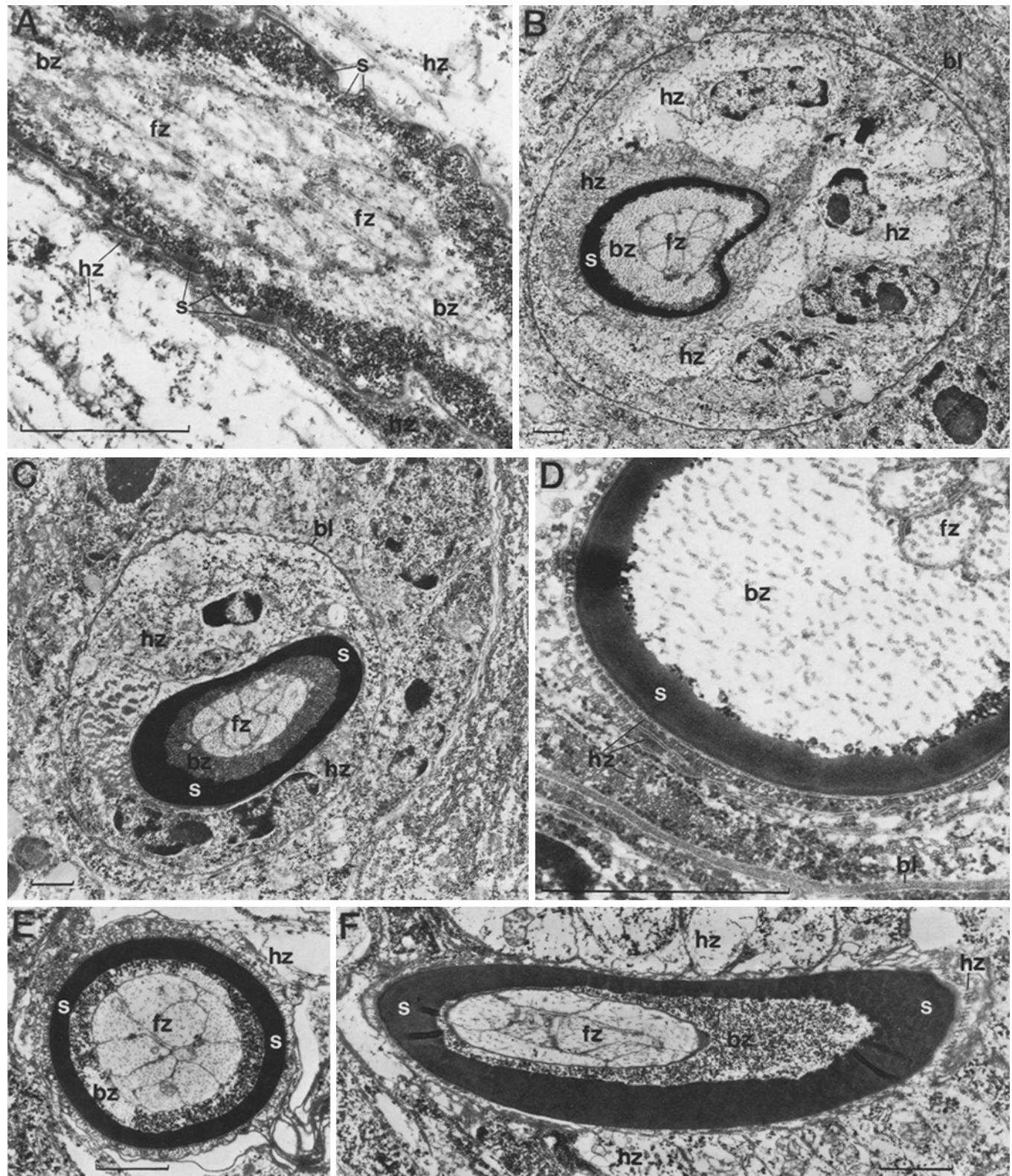


Abb. 20 A–F. *Promesostoma*. Stilettbildung. **A** *P. marmoratum*. Schrägschnitt durch den basalen Bereich der Stilettbildungszone. $29\,500\times$
B *P. caligulatum*. Stilettbereich in fortgeschrittenem Differenzierungsstadium, schräg geschnitten. $5600\times$ **C** *P. caligulatum*. Stilettbildung in weit fortgeschrittenem Zustand, Schrägschnitt. $7500\times$ **D** *P. marmoratum*. Stilettausschnitt in weit fortgeschrittenem Differenzierungsstadium. $43\,800\times$ **E** *P. rostratum*. Querschnitt durch einen weitgehend ausdifferenzierten Stilettabschnitt. $12\,700\times$ **F** *P. rostratum*. Schrägschnitt durch einen Stilettbereich in weit fortgeschrittenem Bildungsstadium. $12\,700\times$ (Maßstab: $1\mu\text{m}$)

Vakuolen zu finden sind (Abb. 18, 19, 20). Die trichterförmige Basis der Stilettbildungszone ist innen teilweise mit einer Basallamina ausgekleidet, mit der sie durch Hemidesmosomen verbunden ist; außerdem bestehen in diesem Bereich über Maculae adhaerentes Verbindungen zu den umgebenden Hüllzellen (Abb. 19 A, B). Im gesamten rohrförmigen Teil der Bildungszone sind nur nach innen zu den Füllzellen hin vereinzelt Maculae adhaerentes ausgebildet, während es auf der Außenseite keinerlei Desmosomen gibt (Abb. 19, 20).

Die Ausdifferenzierung der Hartstruktur beginnt mit der Konzentration freier Ribosomen in einem Cytoplasmaum entlang der Außenmembran der Stilettbildungszone (Abb. 19 A). Anschließend wird an die Membran eine ziemlich gleichmäßige, 15–20 nm starke Schicht elektronendichten Materials angelagert, auf der dann wiederum in regelmäßigen Abständen halbkugelförmige Verstärkungen gebildet werden (Abb. 19 A, C, 20 A). Durch weitere Anlagerungen elektronendichter Substanz nehmen diese Erhebungen nicht nur an Höhe, sondern auch an Breite zu, bis sie seitlich aneinanderstoßen. Die Nahtstellen zwischen den einzelnen Verstärkungselementen sowie zur äußeren an der Membran liegenden Schicht werden zwar verfüllt, bleiben aber an vielen Stellen als hellere Linien sichtbar (Abb. 20). Zum Abschluß des Dickenwachstums der Wandung wird das elektronendichte Material auf der Innenseite des Rohres gleichmäßig aufgetragen; eine besondere Abschlußschicht wird nicht gebildet. An einigen Stellen in der Spitze des Stilets, wo die Stilettbildungszone dünne Fortsätze bildet und die Membranen in nur geringem Abstand voneinander liegen, wird das Cytoplasma während der Ausdifferenzierung der Hartstruktur von den an Stärke zunehmenden Wänden weitgehend oder sogar völlig verdrängt, so daß massive Platten oder Rippen entstehen. Im Verlauf der basalwärts fortschreitenden Ausdifferenzierung werden die entstehenden und die bereits fertiggestellten Bereiche der Hartstruktur offenbar distalwärts verschoben.

Innen wird die Stilettbildungszone von 9 Füllzellen ausgekleidet (Abb. 18, 19, 20). Die Anordnung dieser sehr langen, fadenförmigen Zellen ist teils radiär, teils unregelmäßig; nur streckenweise bleibt ein zentrales Lumen frei. Distal reichen alle 9 Zellen bis in das Hauptrohr, wobei nur einige Zellen kurze Fortsätze in das blind endende Nebenrohr hinein bilden. Die verdickten Kernregionen dieser Füllzellen liegen extrem basal im Bulbus, umhüllt und proximal voneinander getrennt durch sekretproduzierende Zellen. In den langgestreckten Fortsätzen liegen zahlreiche, in Längsrichtung angeordnete Mikrotubuli, jedoch nicht so dicht wie in der Stilettbildungszone, außerdem einzelne Mitochondrien, Vesikel mit wenig elektronendichtem Sekret und lokal einige freie Ribosomen (Abb. 19, 20). Cilien und Mikrovilli fehlen. Wahrscheinlich weichen die Füllzellen im voll ausdifferenzierten Kopulationsorgan im Zentrum auseinander und umgeben dann den Ductus ejaculatorius.

Basal schieben sich zwischen die Kernregion der Stilettbildungszone und den Strang der 9 Füllzellen 7 oder mehr Zellen eines zweiten Füllzelltyps (Abb. 19 A, B). Auch diese Zellen enthalten zahlreiche parallel angeordnete Mikrotubuli, besonders konzentriert im Cytoplasmabereich zu dem zentralen Strang der 9 Füllzellen des ersten Typs hin, den sie umgeben und mit dem sie durch eine Basallamina verbunden sind; distal hängt diese Basallamina zur Kernregion der Stilettbildungszone hin mit der oben beschriebenen ringförmigen Basallamina mit Hemidesmosomen zusammen

(Abb. 19 B). Die Funktion der Füllzellen des zweiten Typs besteht wahrscheinlich in der Abscheidung der Basallamina sowohl zur Bildungszone hin als auch um die zentralen 9 Füllzellen herum; letztere geht offenbar proximal in die Basallamina des Bulbus über.

Außen wird die Stilettbildungszone von zwei Arten Hüllzellen umgeben. Eine einzelne sehr lange, organellreiche Zelle umgibt mit großenteils dünnem Cytoplasmaum röhrenförmig die Stilettbildungszone von der Basis der Bildungszone bis einschließlich zur Spitze (Abb. 19 A, C, 20). Nur unmittelbar distal der Kernregion der Bildungszone ist diese Hüllzelle an ihrer Basis verdickt; hier befindet sich auch der große Kern. Distalwärts im dünnen Cytoplasmaum um die Stilettbildungszone herum liegen zahlreiche Mikrotubuli direkt an der Membran zum Stilett hin; daneben treten auch freiliegende Mikrotubuli und lokal, besonders proximal, freie Ribosomen auf. Möglicherweise ist diese Hüllzelle am Aufbau des Stilets beteiligt. Distal der Kernregion dieser Zelle wird die Stilettbildungszone mit der dünnen Hüllzellschicht bis einschließlich zur Spitze von weiteren Hüllzellen eines zweiten Typs umgeben, die den gesamten Raum bis hin zur Wand des Atriums genitale ausfüllen (Abb. 18, 19 C, 20). In ihrer Feinstruktur ähneln diese Zellen sehr dem ersten Typ, enthalten jedoch deutlich weniger Organellen. Wahrscheinlich scheiden die Hüllzellen des zweiten Typs zusammen mit der Kernregion der oben beschriebenen einzelnen Hüllzelle zur Peripherie hin an die Muskulatur des Atriums genitale die Basallamina ab, die proximal stellenweise asymmetrisch verdickt ist. Besonders fällt dies bei einem Exemplar von *P. rostratum* in der Nähe der Basis des Stilets auf, das in fortgeschrittenem Bildungsstadium untersucht wurde. Sowohl an der Wandung des Atriums genitale als auch basal um den Strang der 9 Füllzellen herum weist die Basallamina die gleiche Struktur auf wie die subepidermale Basallamina.

Ob die Hüllzellen nach der Fertigstellung des Stilets degenerieren, ist nicht bekannt, da nur Stilettbildungsstadien, aber keine voll geschlechtsreifen Individuen von den genannten *Promesostoma*-Arten elektronenmikroskopisch untersucht wurden. Auch die Strukturen im Bereich der Stilettbasis bleiben daher vorerst ungeklärt.

Ebenso wie *P. caligulatum*, *P. rostratum* und *P. marmoratum* differenziert nach lichtmikroskopischen Beobachtungen auch *P. gracilis* das Penisstilett sukzessiv aus.

Besprechung. Die „Typhloplanoiden“ *Promesostoma caligulatum*, *P. rostratum* und *P. marmoratum* gehören zu jenen Arten der Gattung *Promesostoma*, die sich in ihren Penisstiletten außerordentlich ähneln. Artspezifische Merkmale bestehen in der unterschiedlichen Länge der Hartstrukturen sowie einer spezifischen Ausformung ihres distalen Endes. Trotz der unterschiedlichen Form lassen sich jedoch die Stilettspitzen der drei Arten auf ein einheitliches Grundmuster zurückführen: das Stilettrohr gabelt sich proximal der Spitze, wobei jeweils das geradeaus führende Nebenrohr geschlossen ist und das leicht proximalwärts gerichtete Hauptrohr die Ausleitungöffnung trägt.

Auch stark gegabelte Stilette wie die von *P. bipartitum* und *P. paracochlearis* (Ax 1952b, 1956; Ehlers 1974) passen in dieses Grundmuster: bei stark verkürztem Stilett ist hier die Gabelung weit proximalwärts verlagert und das Hauptrohr distalwärts gerichtet. Andererseits wird bei Arten wie *P. serpentistylum* und *P. gracilis* (Ax 1951, 1952b) nur das Hauptrohr aus differenziert. Da die drei hier elektronen-

mikroskopisch untersuchten *Promesostoma*-Arten in der Bildung ihrer Stilette weitgehend übereinstimmen und *P. gracilis* ebenfalls die lange Hartstruktur sukzessiv ausdifferenziert, kann davon ausgegangen werden, daß zumindest die langen, unverzweigten oder nur an der Spitze gegabelten Stilette innerhalb der Gattung *Promesostoma* einheitlich nach dem hier beschriebenen Sukzessiv-Modus gebildet werden. Wahrscheinlich folgen aber auch die übrigen *Promesostoma*-Arten diesem Differenzierungsmuster.

Auf den ersten Blick ergeben sich, besonders bei lichtmikroskopischer Untersuchung, Parallelen zu den ebenfalls sukzessiv ablaufenden Stilettbildungen von *Philocelis celtata* (Acoela), den Macrostomida der Taxa *Macrostromum* (siehe auch Doe 1982) und *Paromalostomum*, *Carenscoilia bidentata* (Proseriata) (Ehlers und Ehlers 1980) und zu *Ciliopharyngiella intermedia*. Jedoch zeigen sich beim Vergleich auf ultrastruktureller Ebene deutliche Unterschiede: im Gegensatz zu den Hartstrukturen dieser Arten fehlen in den Stilettbildungszellen von *Promesostoma caligulatum*, *P. rostratum* und *P. marmoratum* fibrilläre oder tubuläre Gerüste, an die elektronendichthes Material angelagert werden kann, und die Ausdifferenzierung der Hartstruktur erfolgt hier durch direktes Aufbringen elektronendichter, amorpher Substanz an die Außenmembran der Stilettbildungszelle. Die Mikrotubuli im Cytoplasma der Bildungszelle haben offensichtlich nur eine Transportfunktion. Dadurch ergeben sich Übereinstimmungen mit den simultanen Bildungen der Hartstrukturen in den prostatoiden Organen des Proseriats *Polystyliophora filum* (Brüggemann 1984) und des Stilets des „Typhloplanoiden“ *Adenorhynchus balticus*. Der einzige gravierende Unterschied zwischen der Spitze der Hartstruktur von *P. filum* und dem Stilett von *A. balticus* einerseits und den Stiletten der untersuchten *Promesostoma*-Arten andererseits besteht also im zeitlichen und räumlichen Ablauf der Ausdifferenzierung.

6. Stilett von *Marirhynchus longasaeta* (Kalyptorhynchia)

Das männliche Kopulationsorgan von *Marirhynchus longasaeta* besteht aus einem muskulösen Bulbus mit einem distal anschließenden Penisstilett, das lichtmikroskopisch einer Speerspitze ähnelt (Abb. 21, 22 A); caudalwärts gerichtet, liegt es in einem schlauchförmigen Fortsatz des gemeinsamen Atriums genitale, der von Schilke (1970) als männliches Genitalatrium bezeichnet wird. Die EM-Untersuchung ergibt, daß das Stilett die Form eines Rohres hat, dessen proximale Hälfte sich zu einer medianen Einschnürung hin trichterförmig verjüngt und dessen distale Hälfte schräg abgeschnitten ist. Der Innendurchmesser des Stilets beträgt an der Basis 13 µm, verringert sich zum Bereich der Einschnürung hin auf 4,5 µm und nimmt am proximalen Ende der distalen Hälfte schnell wieder auf 8,5 µm zu.

Das Penisstilett von *M. longasaeta* wird intrazellulär und simultan von einer einzelnen Zelle ausdifferenziert. Diese Stilettbildungszelle hat die Form einer dünnen Platte, die zu einem Rohr zusammengerollt und distal schräg abgeschnitten ist; die Naht befindet sich auf der Seite gegenüber der Stilettspitze und damit an der Stelle der geringsten Länge der Hartstruktur (Abb. 22 B, C, 23 A, C). An dieser Nahtstelle werden die beiden Kanten der Platte durch in Längsrichtung verlaufende und ineinandergreifende Falten verbunden. Daneben weist die Außenseite der Stilettbildungszelle in ihrer proximalen Hälfte einige flache Längsrillen auf (Abb. 23 C). Im Bereich der zukünftigen Stilett-

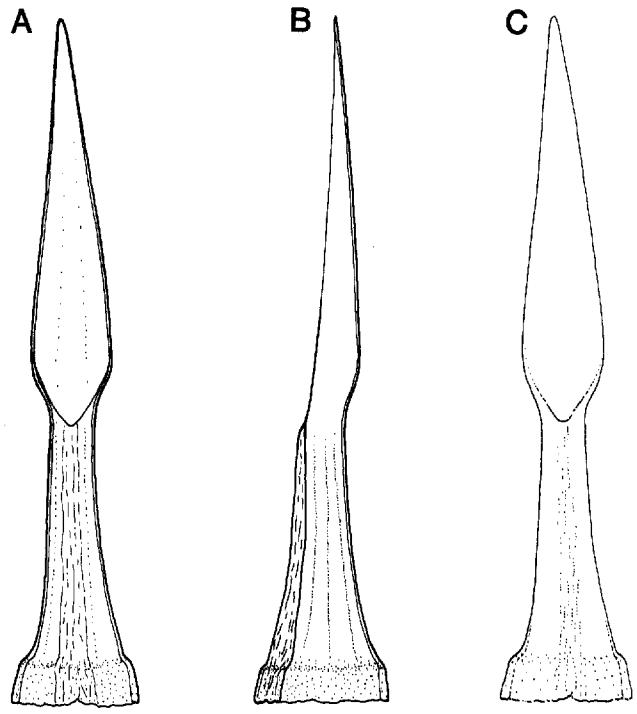


Abb. 21 A-C. *Marirhynchus longasaeta* A Voll ausdifferenziertes Stilett, Aufsicht B Voll ausdifferenziertes Stilett, Seitenansicht C Bildungsstadium eines Stilets. Abb. A-C nach Quetschpräparaten, ergänzt nach EM-Beobachtungen (Maßstab: 10 µm)

basis umschließt die Zelle zahlreiche dünne, schlauchförmige und verzweigte Fortsätze einer außen angrenzenden Hüllzelle (Abb. 22 G, H). Proximal dieser Zone ist die Bildungszelle ziemlich glatt abgeschnitten, bis auf einen breiten, rinnenförmigen Fortsatz, der in den Bulbus hineinragt und an seinem Ende verdickt ist. In diesem Bereich, der direkt innen an der Bulbuswand liegt, befindet sich auch der große chromatinreiche Kern der Stilettbildungszelle. Außerdem enthält der Fortsatz ebenso wie der Bereich der zukünftigen Stilettbasis zahlreiche Mitochondrien, viele umfangreiche Dictyosomenkomplexe, kleine Vesikel mit wenig elektronendichtem Sekret, Vakuolen unterschiedlicher Größe, rauhes und glattes ER sowie freie Ribosomen und vereinzelt freiliegende Mikrotubuli. Distal der Zone der zukünftigen Stilettbasis ändert sich das Bild; das Cytoplasma der Stilettbildungszelle enthält in diesen nunmehr dünnen Bereichen überwiegend große Mengen parallel und in Längsrichtung angeordneter Mikrotubuli, zwischen denen eine Anzahl freier Ribosomen sowie einzelne Mitochondrien und Vakuolen liegen (Abb. 22 B, D). Aufgrund der hohen Konzentration an Mitochondrien, Dictyosomen, Ribosomen und rauhem wie glattem ER im basalen Teil der Bildungszelle und der Kernregion ist anzunehmen, daß in diesen Bereichen der weitaus größte Teil der Produktion der Stilettsubstanzen stattfindet, während die Mikrotubuli in den distalwärts gelegenen dünneren Teilen der Zelle auf gerichtete Transporte des Materials bis in die Spitze hindeuten. Verbindungen zwischen der Stilettbildungszelle und benachbarten Zellen existieren im Bereich der zukünftigen Stilettbasis durch jeweils innen und außen verlaufende ringför-

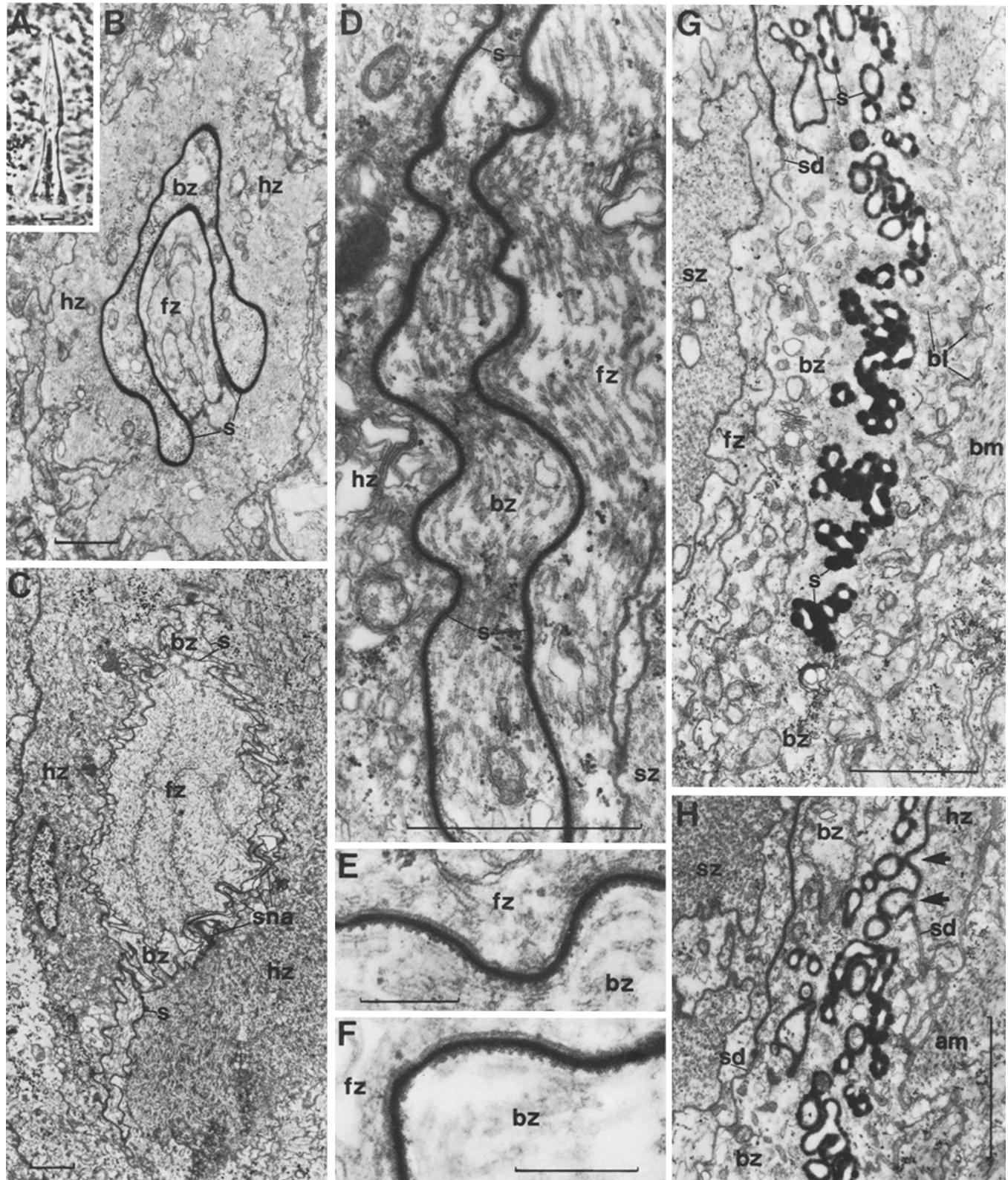


Abb. 22 A–H. *Marirhynchus longasaeta* A Lichtmikroskopische Aufnahme eines voll ausdifferenzierten Stilets. ca. $380 \times$ B–H Stilettbildung
B Stilettspitze, schräg geschnitten. $11\,200 \times$ C Schrägschnitt durch den mittleren Teil des Stilets. $7400 \times$ D Stilettwandung im mittleren Bereich, fast sagittal geschnitten. $41\,700 \times$ E–F Schrägschnitt durch die Stilettwandung im mittleren Bereich, Ausschnitt E $86\,200 \times$ F $109\,500 \times$ G Basis der Stilettbildungszelle, fast sagittal geschnitten. $22\,800 \times$ H Stilettbasis mit Einstülpungen (Pfeile) der angrenzenden Hüllzelle. $25\,000 \times$. (Maßstab: Abb. A: $10 \mu\text{m}$; Abb. B–D, G–H: $1 \mu\text{m}$; Abb. E–F: $0,2 \mu\text{m}$)

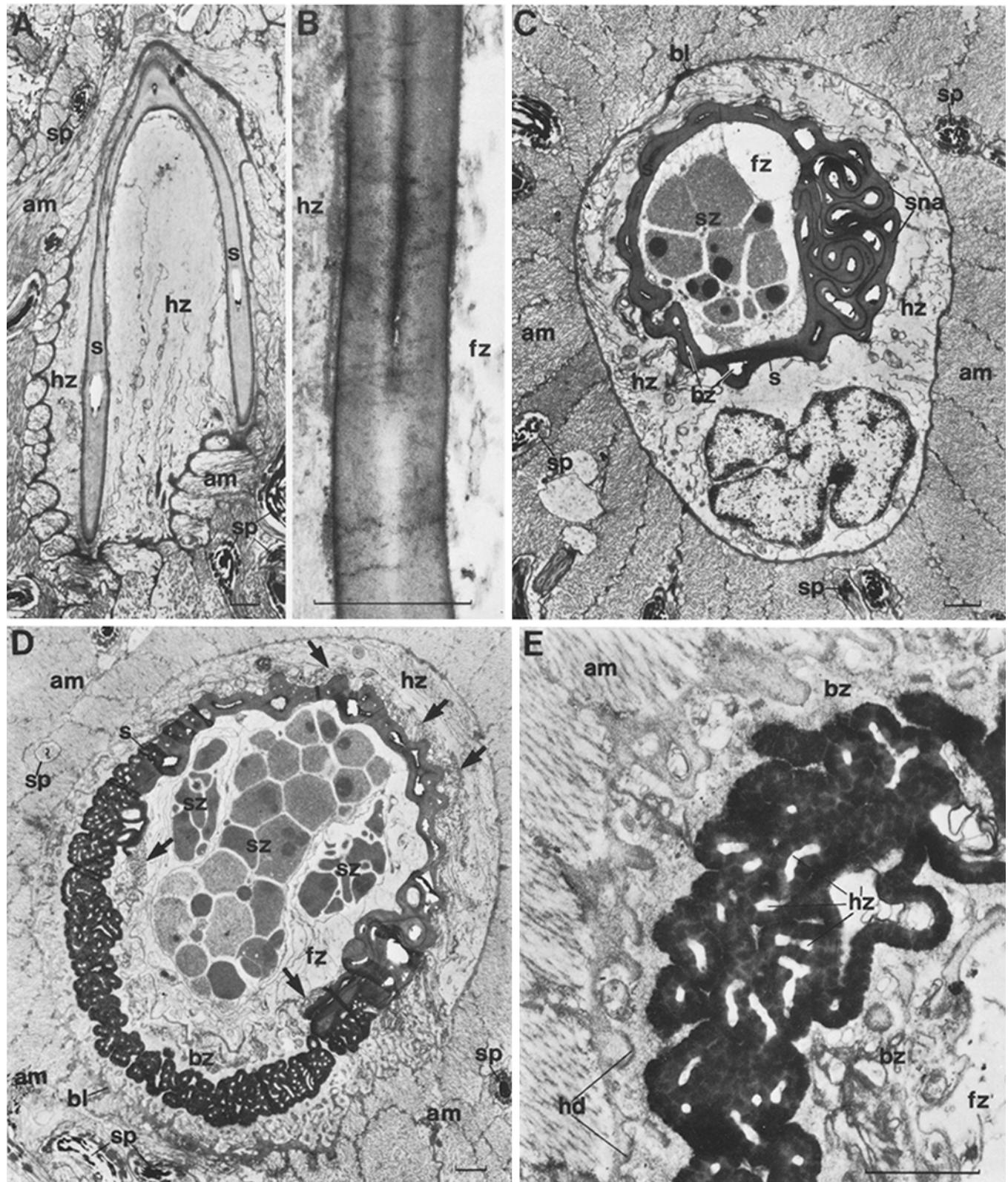


Abb. 23A–E. *Marirhynchus longasaeta*. Voll ausdifferenziertes Stilet. **A** Schrägschnitt durch die Stilettspitze. 5100× **B** Stilettswandung im proximalen Bereich der Stilettspitze. 55800× **C** Querschnitt durch die basale Hälfte des Stilets. 6400× **D** Stilettsbasis, schräg geschnitten. Die Pfeile weisen auf mikrovilliartige Membraneinfaltungen der Bildungszelle hin 5600× **E** Ausschnitt aus der Stilettsbasis, quer geschnitten. 20200× (Maßstab: Abb. A, C–E: 1 µm; Abb. B: 0,5 µm)

mige Septatdesmosomen sowie beiderseits zusätzlich durch eine Basallamina, die im Verlauf der Stilettbildungsphase angelegt wird und sich an der Außenseite tief in Einfaltungen der Bildungszelle hineinzieht (Abb. 22G, H).

Die Hartstruktur entsteht größtenteils durch Auskleidung der Bildungszelle sowohl nach außen als auch nach innen zum Lumen hin mit homogenem, zunächst stark und später mäßig elektronendichtem Material (Abb. 22B, D). Dabei nehmen die Wandstärken überall sehr gleichmäßig zu; die Oberflächen sind stets eben. Ursache dieser gleichmäßigen Anlagerung der Stilettsubstanzen sind wahrscheinlich zahlreiche Mikrotubuli auf der inneren Oberfläche der entstehenden Wandung, die mit gleichem Abstand parallel angeordnet und mit etwa 10–11 nm Durchmesser erheblich kleiner sind als die im Cytoplasma freiliegenden, normalen Tubuli, deren Durchmesser durchschnittlich 16 nm beträgt (Abb. 22D, E, F). Da auch der Innendurchmesser der kleinen Tubuli auf den entstehenden Stilettwandungen vergleichsweise gering und nur auf idealen Querschnitten überhaupt erkennbar ist, erscheinen sie im EM meist massiv und von ähnlicher Struktur wie das Stilettmaterial. Offenbar werden jedoch diese Mikrotubuli nicht in die Wandung integriert, sondern liegen stets der inneren Oberfläche der Stilettwand auf.

Anders wird die Hartstruktur im Bereich der Stilettbasis ausdifferenziert. Außen- und Innenmembran der Stilettbildungszelle bleiben hier frei; statt dessen werden elektronendichte amorphe Elemente mit unterschiedlichem Durchmesser und Abstand voneinander an jenen Membranen gebildet, die die schlauchförmigen Fortsätze der benachbarten Hüllzelle umgeben; die Fortsätze bilden im Innern der Bildungszelle ein ringförmiges Geflecht (Abb. 22G, H). Durch weitere Anlagerungen elektronendichten Materials nehmen die zunächst meist halbkugelförmigen Strukturen an Höhe und Durchmesser zu, bis sie lateral aneinanderstoßen; die Nahtstellen werden mit wenig elektronendichter Substanz verkittet. Im Gegensatz zu den übrigen Bereichen des Stilets wird in der Basis im Verlauf der Differenzierungsphase zunächst mäßig, später stark elektronendiches Material an die entstehende Hartstruktur angelagert. Kleine Mikrotubuli direkt auf der Hartstruktur fehlen hier; auch die Zahl frei im Cytoplasma liegender Tubuli ist gering. Die Oberflächen der entstehenden Stilettbasis bleiben vergleichsweise uneben (Abb. 23E). Für die Ausdifferenzierung des männlichen Kopulationsorgans mit dem Penisstilett benötigt *M. longasaeta* bei 20°C weniger als 12 Stunden.

Das fertige Stilett besteht aus einem teilweise doppelwandigen Rohr (Abb. 23A, B, C, D). Wo die Innen- und Außenmembran der Stilettbildungszelle weniger als 340 nm auseinander liegen, sind die 170–190 nm dicken Wände über große Flächen miteinander verschmolzen. Nur lokal, vor allem in den Rippen und im Bereich der Längsnahrt der Bildungszelle, sind organellfreie Cytoplasmaraume zurückgeblieben, die mit der Zellbasis in Verbindung stehen. An den Grenzen zu solchen Cytoplasmabereichen weisen die Stilettwände teilweise eine dünne elektronendichte Schicht auf (Abb. 23B, C). Die Gesamtstärke der Wandung des Stilettrohres zwischen Innen- und Außenmembran beträgt bei den Rippen bis 640 nm und auf den dazwischen liegenden Flächen 300–380 nm; die Längsnahrt mit ihren zahlreichen Verzahnungen misst von ihrer innersten bis zur äußersten Membran maximal 2,9 µm. An der Stilettbasis stoßen die vielfach verschlungenen rohrförmigen Hartelemente infolge zunehmender Wandstärken im Verlauf der Bildungs-

phase an zahlreichen Stellen aneinander. Die Elemente sind miteinander durch wenig elektronendichte Substanz verkittet, so daß ein poröser Ring entsteht, der distal an vielen Stellen direkt in die glatten Stilettwände übergeht oder mit ihnen verbunden ist (Abb. 23D, E). Der Übergang von den doppelwandigen Teilen des Stilets zur Basis erfolgt fließend an jenen Stellen, wo peripher die Fortsätze der Hüllzelle eintreten; die Hartstruktur ist hier großenteils auf die gleiche Weise wie in der Stilettbasis ausgebildet. Der poröse ringförmige Bereich der Stilettbildungszelle hat eine Stärke von 1–1,4 µm und wird innen wie außen von einem 50–220 nm breiten Gürtel einer wenig elektronendichten, faserigen intrazellulären Substanz umgeben, die in ihrer Struktur der Basallamina ähnelt (Abb. 23E). Wo die Außenmembran der Stilettbildungszelle eingefaltet ist oder auch auf andere Weise die umgebende Basallamina bis an die intrazelluläre faserige Substanz heranreicht, werden zahlreiche Hemidesmosomen ausgebildet (Abb. 23E). Die während der Bildungsphase vorhandenen ringförmigen Septatdesmosomen werden nach Fertigstellung der Hartstruktur zurückgebildet; an ihrer Stelle entstehen innen und außen Säume mikrovilliartiger Membraneinfaltungen (Abb. 23D). Insgesamt zeigt die freiliegende Membran in den Bereichen der Stilettbasis und der Kernregion starke Einfaltungen, in die sich nur an wenigen Stellen innerhalb des Bulbus die Basallamina hineinzieht. Der Kern der Bildungszelle ist zwar noch vorhanden, hat aber an Größe abgenommen. Zahl und Umfang der Organellen sind drastisch reduziert. Nur noch einige Mitochondrien, freie Ribosomen und Vakuolen liegen im Cytoplasma, das streckenweise – vor allem in den Zwischenräumen der Hartstruktur – völlig organellfrei erscheint (Abb. 23C, D)

Innen wird die rohrförmige Stilettbildungszelle vollständig durch eine Anzahl Füll- und Sekretzellen ausgefüllt. Zum einen sind mehr als 6 lange, schlauchförmige Füllzellen vorhanden, deren große Kerne im Bulbus verteilt liegen und von denen nur 4 bis an das distale Ende des Stilets reichen (Abb. 22B, C, D, G, H). Während der Stilettbildungsphase enthalten diese Zellen zahlreiche Organellen, deren Konzentration proximalwärts deutlich zunimmt, ferner mäßig viele, meist in Längsrichtung angeordnete Mikrotubuli. Wahrscheinlich sind die Füllzellen basal an der Abscheidung der Basallamina im Bulbus und distal eventuell an der Produktion von Sekret oder Stilettsubstanz beteiligt. Im voll ausdifferenzierten Kopulationsorgan zeigen diese Zellen starke Degenerationserscheinungen, und ihre Außenmembranen sind faltig (Abb. 23C, D, E).

Zwischen den Füllzellen oder von ihnen umschlossen liegen während der Bildungsphase etwa 6 schlanke Fortsätze von organellreichen Sekretzellen, deren Kerne basal, teilweise proximal des Bulbus liegen und die distal extrem dicht angeordnete parallele Mikrotubuli aufweisen (Abb. 22G, H). Diese Zellen dienen der Produktion sowohl grobscholligen, meist mäßig elektronendichten als auch eines wenig elektronendichten Sekretes, das in der Regel in erheblich kleineren Vesikeln gespeichert wird. Im voll ausdifferenzierten Kopulationsorgan sind besonders die distalen Zellfortsätze mit überwiegend grobscholligem, starker elektronendichtem Sekret weitgehend ausgefüllt; zugleich werden die degenerierenden Füllzellen teilweise verdrängt (Abb. 23C, D).

Außen wird die Stilettbildungszelle distal des Bulbus von Hüllzellen umgeben (Abb. 22B, C, D). Eine organellreiche Zelle hüllt direkt die Bildungszelle von der Basis der

Hartstruktur bis einschließlich zur Spitze ein und bildet hier drei lappige Fortsätze, die zwischen die distalen Enden der Füllzellen ragen. An ihrer Basis bildet diese Hüllzelle die zahlreichen schlauchförmigen Fortsätze, die sich etwas proximal in die Bildungszelle hineinziehen und um die herum sich die Stilettbasis ausdifferenziert (Abb. 22G, H). Unmittelbar proximal dieser Zone, der die Fortsätze entspringen, ist die Hüllzelle mit der Stilettbildungszelle durch ein breites, ringförmiges Septatodesmosom verbunden. Distal stößt die Bildungszelle nicht direkt an die Wandung des männlichen Genitalatriums; hier liegen außen einige weitere Hüllzellen, die jedoch erheblich weniger Organellen enthalten, wodurch sie im EM heller erscheinen. Wahrscheinlich scheiden diese Hüllzellen die Basallamina zur Muskulatur des männlichen Genitalatriums hin ab; die direkt der Stilettbildungszelle anliegende Hüllzelle ist möglicherweise zu Beginn der Differenzierungsphase an der Produktion von Stilettsubstanz beteiligt. Nach dem Ende der Differenzierungsphase treten in den Hüllzellen Degenerationserscheinungen auf (Abb. 23A, C, D). Große Bereiche des Cytoplasmas werden dann distal von einer lockeren, faserigen, wenig elektronendichten Substanz ausgefüllt, deren Fasern in Längsrichtung verlaufen. Ihre Funktion ist unbekannt.

Das Stilett, umgeben von Hüllzellen, liegt in dem muskulösen männlichen Genitalatrium, das an seiner Innenseite von einer 40–100 nm dicken Basallamina ausgekleidet ist, die sich in der Basallamina des Bulbus fortsetzt (Abb. 23A, C, D, E). Distal sind drei Muskelschichten mit unterschiedlichem, teilweise kreuzweisem Faserverlauf ausgebildet. Proximalwärts wird die Atriummuskulatur dünner; zunächst endet die innere und kurz vor der Stilettbasis die mittlere Muskelschicht. Die außen liegende Muskulatur geht lückenlos in die Bulbusmuskulatur über. Die Ausdifferenzierung der Atrium- und Bulbusmuskulatur erfolgt während der Stilettbildungssphase.

An einigen Stellen, besonders in Höhe der Stilettbasis, treten zwischen den Muskelsträngen dünne Nerven auf. Obwohl keine Synapsen gefunden wurden, kann angenommen werden, daß hier die Atriummuskulatur innerviert wird.

Bei geschlechtsreifen Individuen wurden auch außerhalb der Samenblase, die sich proximal an den Bulbus anschließt, zahlreiche Spermien gefunden. Sie liegen meist zwischen, aber auch innerhalb verschiedener Zellen, sowohl in der Muskulatur als auch im Innern wie in der Umgebung des Kopulationsorgans (Abb. 23A, C, D). Ob es sich hierbei um Eigen- oder Fremdsperma handelt, ist unbekannt.

Nach eigenen lichtmikroskopischen Beobachtungen wird auch bei *Proschizorhynchus helgolandicus* (Schizorhynchia) das Penisstilett simultan ausdifferenziert.

Besprechung. Das Penisstilett von *Marirhynchus longasaeta* stellt einen Fortsatz des männlichen Kopulationsorgans dar und dient, wie schon Schilke (1970) angedeutet hat, zusätzlich der Übertragung zweier Sekrete. Die Sekretabgabe erfolgt möglicherweise durch Aufreißen der Sekretzellen an ihrem distalen Ende. Offen bleibt, auf welche Weise die Spermien aus dem Kopulationsorgan befördert werden, weil ein Ductus ejaculatorius nicht ausgeprägt ist. Da im basalen Bereich des Bulbus mehrfach Spermien in Interzellularräumen gefunden wurden, ist anzunehmen, daß bei der Kopulation die nur schwach durch wenige Desmosomen verbundenen Sekret- und Füllzellen auseinanderweichen und den Weg für das Sperma freigeben; jedoch ist auch nicht auszuschließen, daß die Füllzellen, die ohnehin Dege-

nerationserscheinungen zeigen, bei der Kopulation zerstört werden und damit das gesamte Lumen des Bulbus wie des Stilets für die Spermaübertragung zur Verfügung steht.

Ebenso wie das Stilett von *M. longasaeta*, einem Vertreter der Eukalyptorhynchia, wird auch die Hartstruktur von *Proschizorhynchus helgolandicus*, einer Art der Schizorhynchia, simultan ausgebildet; daher ist es möglich, daß innerhalb der Kalyptorhynchia alle Penisstilette nach gleichem oder ähnlichem Differenzierungsmuster angelegt werden. Karling (1956) postuliert, daß sich die rohrförmigen Stilette bei den Kalyptorhynchia von rinnenförmigen Hartstrukturen ableiten lassen; für diese Hypothese spricht die Längsnahrt im Stilett von *M. longasaeta*. Fraglich erscheint aber Karlings Schluß, daß sich in ihrer Entstehung die rinnenförmigen Gebilde letztlich auf Cirrushaken zurückführen lassen (Karling 1956). Für die Rüsselbewaffnung der Kalyptorhynchia haben Rieger und Doe (1975) und Doe (1976) bereits unterschiedliche Strukturen beschrieben, die offenbar von als Epidermisderivaten zu bezeichnenden Syncytien ausdifferenziert werden; daher ist nicht auszuschließen, daß die bei vielen Kalyptorhynchia auftretenden Cirrushaken eine andere Struktur und Differenzierungsweise haben als das Stilett von *M. longasaeta*, obwohl nach Karling (1956, 1980) die Hartstrukturen an den männlichen Kopulationsorganen unabhängig von ihrer Form von ektodermalen Zellen oder Syncytien gebildet werden. Solche Unterschiede bei den Hartstrukturen der männlichen Genitalorgane wurden bereits für die Proseriata nachgewiesen (Ehlers und Ehlers 1980; Martens 1985; Martens und Schockaert 1981). Aufschluß darüber, ob und wie weit bei den Kalyptorhynchia die Cirrushaken und -nadeln einerseits und die unterschiedlichen Stilette andererseits miteinander zu vergleichen sind, müßte eine Untersuchung über die Ausdifferenzierung solcher Strukturen geben.

Das Stilett von *M. longasaeta* zeigt in der Struktur seiner Wandung auffallende Ähnlichkeiten zu den von Doe (1976) untersuchten Rüsselhaken von *Gnathorhynchus* sp., der ebenso wie *M. longasaeta* zu den Eukalyptorhynchia gestellt wird. Anstelle des durch Einstülpungen einer Hüllzelle gebildeten Geflechts werden jedoch bei *Gnathorhynchus* sp. an der Rüsselhakenbasis Mikrovilli gebildet; auch scheint das hier angelagerte Material strukturell von jenem an der Stilettbasis bei *M. longasaeta* abzuweichen.

Gute Vergleichsmöglichkeiten bestehen zu den distalen Teilen der Hartstrukturen in den prostatoiden Organen von *Polystyliophora filum* (Proseriata) und dem gesamten Stilett von *Adenorhynchus balticus* („Typhloplanoida“). In beiden Fällen wird die Stilettsubstanz nicht an ein fibrilläres oder tubuläres Gerüst, sondern direkt an die Außen- bzw. Innenmembran der Stilettbildungszelle angelagert. Besonders die Spitzen der Hartstrukturen bei *P. filum* ähneln in ihrem doppelwandigen Aufbau sehr dem Stilett von *M. longasaeta*; auch ist in beiden Fällen die Wandstärke sehr gleichmäßig. Ein Vergleich der Bildungsstadien zeigt aber, daß sowohl bei *P. filum* als auch bei *A. balticus* den entstehenden Wandungen keine parallel angeordneten Mikrotubuli aufliegen wie bei *M. longasaeta*. Auch weisen die basalen Hälften der Hartstrukturen von *P. filum* und die Stilettbasis von *A. balticus* eine andere Struktur auf als die Basis des Stilets von *M. longasaeta*. Hier zeigen sich bei der Anlageung der Stilettsubstanz Übereinstimmungen mit der Stilettbildung bei den „Typhloplanoida“ des Taxons *Promesostoma*, die allerdings sukzessiv verläuft.

Zu den bisher untersuchten Stiletnadeln und Stiletten

von Vertretern der Acoela (siehe auch Mainitz 1977), Macrostomida (siehe auch Doe 1982), Proseriata – außer *P. filum* – (Ehlers und Ehlers 1980; Martens 1985) und von *Ciliopharyngiella intermedia* ergeben sich keine Vergleichsmöglichkeiten, da diese Hartstrukturen im Gegensatz zum Stilett von *M. longasaeta* sukzessiv und mit fibrillären oder tubulären Gerüsten gebildet werden oder – wie bei dem Acoel *Philocelis cellata* – nur aus Mikrosibrillen bestehen.

7. Stilette von *Provortex psammophilus* und *P. tubiferus* („Dalyellioidea“)

Das auffälligste Unterscheidungsmerkmal zwischen *Provortex psammophilus* und *P. tubiferus* liefert die Form ihrer männlichen Kopulationsorgane, die jeweils aus einem caudalwärts gerichteten muskulösen Bulbus mit einem anschließenden Penisstilett bestehen. *P. tubiferus* weist einen schlanken Bulbus und eine lange, rohrförmige Hartstruktur auf; *P. psammophilus* dagegen hat einen dicken, fast kugelförmigen Bulbus und ein kürzeres, gedrungenes Stilett mit komplizierten Strukturen in der distalen Hälfte. Bei beiden Arten ragen die Kopulationsorgane in einen Fortsatz des Atriums genitale, der von Luther (1948) als männlicher Genitalkanal bezeichnet wird.

Das Stilett von *P. psammophilus* besteht aus einem gedrungenen, basal trichterförmig erweiterten und glatt „abgeschnittenen“ Rohr, dessen Querschnitt in der proximalen Hälfte abgerundet ist (Abb. 24B, C, 25A, F, 26A). Distalwärts nimmt das Rohr eine dreikantige Form an, wobei sich Rippen herausbilden, die sich zur Spitze hin vergrößern (Abb. 24B, 25D, E). An einer Seite entsteht durch Spaltung einer Rippe eine zentrifugal gerichtete, schlitzförmige und etwa in Längsrichtung verlaufende Öffnung (Abb. 25C, D). Ein Teil dieser gespaltenen Rippe wird ebenso wie die angrenzende Rohrwand verdickt; die Außenkante der Rippe knickt um mehr als 90° um und bildet einen dicken Kragen, der sich spiralförmig distalwärts fortsetzt und dabei teilweise mit dem Stilettrohr verschmilzt (Abb. 24B, C, 25C, D). Die anderen Rippen flachen zur Spitze hin wieder ab. Die zunächst schmale seitliche Öffnung des Stiletts erweitert sich distal, indem unmittelbar an der Kragenkante eine Seite des Rohres endet und sich die gegenüber liegende Seite, auf der nunmehr der Kragen weiter distalwärts verläuft, zunehmend abflacht (Abb. 24B, C, 25B, C). Zur Spitze hin bilden Rohrwand und Kragen einen V-förmigen Querschnitt mit gleichmäßig abnehmender Schenkelänge und laufen abgerundet aus. Der Innendurchmesser des Stilettrohrs beträgt an seinem basalen Ende 9,5 µm und verjüngt sich distalwärts auf etwa 6,9 µm im mittleren Bereich. Die Öffnung des Stiletts ist in ihrem schlitzförmigen Teil 100–160 nm weit und vergrößert sich zur Spitze hin auf 6,5 µm. Die Wandstärke der Hartstruktur ist sehr unterschiedlich und variiert von 65 nm an einigen dünnen Stellen der Rohrwand bis zu 1,5 µm im Verwachsungsbereich des Kragens.

P. tubiferus hat ein längeres, rohrförmiges Stilett, das basal trichterförmig aufgeweitet ist, großenteils gerade oder allenfalls leicht geschwungen verläuft und erst an seiner Spitze um etwa 60–80° abknickt (Abb. 24A, 27). Während das Rohr basal einen fast kreisförmigen Querschnitt aufweist, entstehen im mittleren Teil auf der Innenseite abgerundete, in Längsrichtung verlaufende Verdickungsleisten, die sich distalwärts abflachen (Abb. 27C, D, E). Proximal des Knicks weist das Rohr auf seiner Außenseite eine

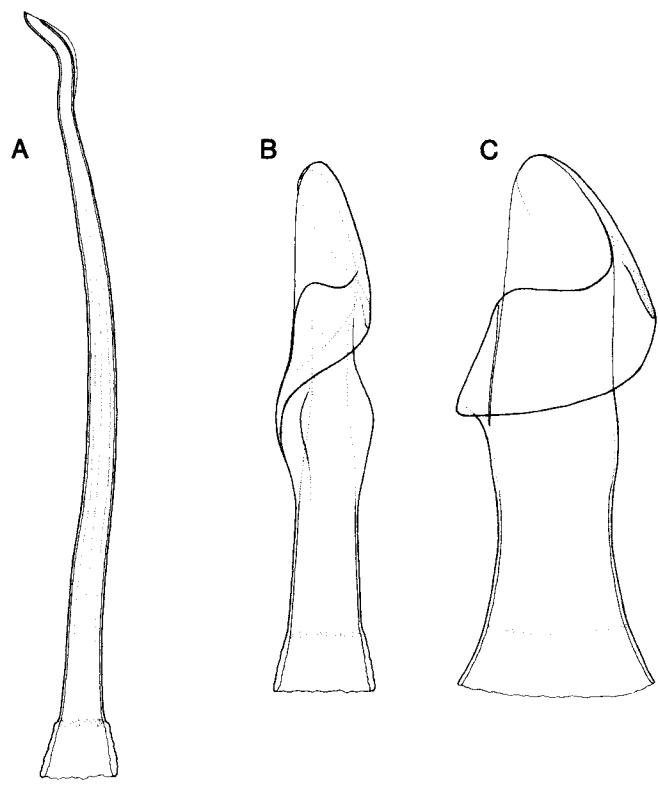


Abb. 24A–C. *Provortex*. A: Voll ausdifferenziertes Stilett von *P. tubiferus*. B–C: Voll ausdifferenziertes Stilett von *P. psammophilus*. Abb. A–C nach Quetschpräparaten, Abb. A–B ergänzt nach EM-Beobachtungen (Maßstab: 10 µm)

schmale Rippe auf, die großenteils parallel zur Wandung liegt. An seiner Spitze ist das Stilettrohr quer oder etwas schräg abgeschnitten. Der Innendurchmesser der Hartstruktur beträgt an ihrer Basis 8 µm und verringert sich im mittleren Teil von etwa 6,2 µm auf 1,6 µm; die distale Öffnung ist etwa 0,9 µm weit. Die Stilettwand ist im basalen Trichter 260–940 nm und distalwärts im Bereich der innen liegenden Rippen 370–900 nm dick und beträgt an der Stilettspitze nur noch 85–200 nm.

Die Ausdifferenzierung erfolgt sowohl bei *P. psammophilus* als auch bei *P. tubiferus* simultan und intrazellulär. Eine simultane Stilettbildung konnte lichtmikroskopisch auch für *P. balticus* nachgewiesen werden. Andererseits sind *P. psammophilus* und *P. balticus* auch in der Lage, ein in Differenzierung befindliches Kopulationsorgan mitsamt dem entstehenden Stilett zurückzubilden. Für diesen Vorgang benötigt ein Tier bei 4–5°C u.U. weniger als 1½ Stunden. Die zuvor an der Differenzierung des Kopulationsorgans einschließlich der Hartstruktur beteiligten Zellen sind anschließend auch im EM nicht mehr zu identifizieren; an ihrer Stelle liegt eine Anzahl undifferenzierter Zellen mit großem Kern.

Die Bildung der Hartstruktur wurde an einem Individuum von *P. psammophilus* untersucht. Zunächst wird eine rohrförmige Stilettbildungszelle ausdifferenziert, die in Form, Größe und Lage dem späteren Penisstilett entspricht. Die Basis dieser Bildungszelle ist bei *P. psammophilus* wulstförmig verdickt; hier liegt auch der große, relativ chromatinarme Kern, der die Form eines abgeflachten Rohres hat

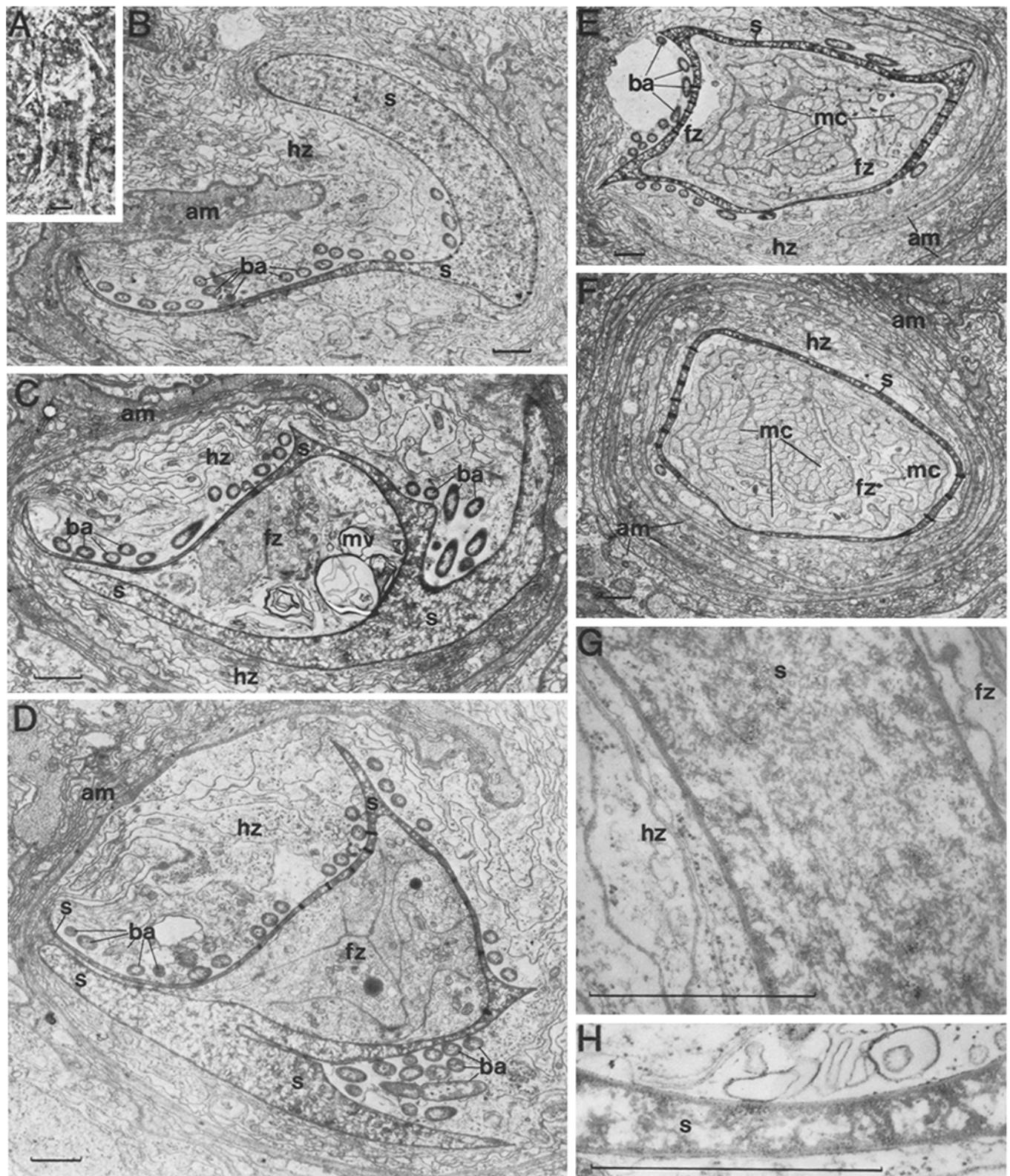


Abb. 25 A–H. *Provortex psammophilus* A Lichtmikroskopische Aufnahme eines voll ausdifferenzierten Stiletts. ca. 390×. B–H Stilettbildung
B Querschnitt durch die Stilettspitze. 6600× **C** Querschnitt durch das Stilett unmittelbar proximal der breiten Öffnung. 8300× **D** Querschnitt durch das Stilett nahe dem proximalen Ende der schmalen lateralen Öffnung. 8800× **E** Stilett proximal des Kragens, quer geschnitten. 5200× **F** Querschnitt durch die basale Hälfte des Stiletts. 5200× **G** Ausschnitt aus der Stilettwandung im Bereich des Kragens. 40 000× **H** Ausschnitt aus einem dünnwandigen Bereich in der Stilettspitze. 51 400× (Maßstab: Abb. A: 10 µm; Abb. B–H: 1 µm)

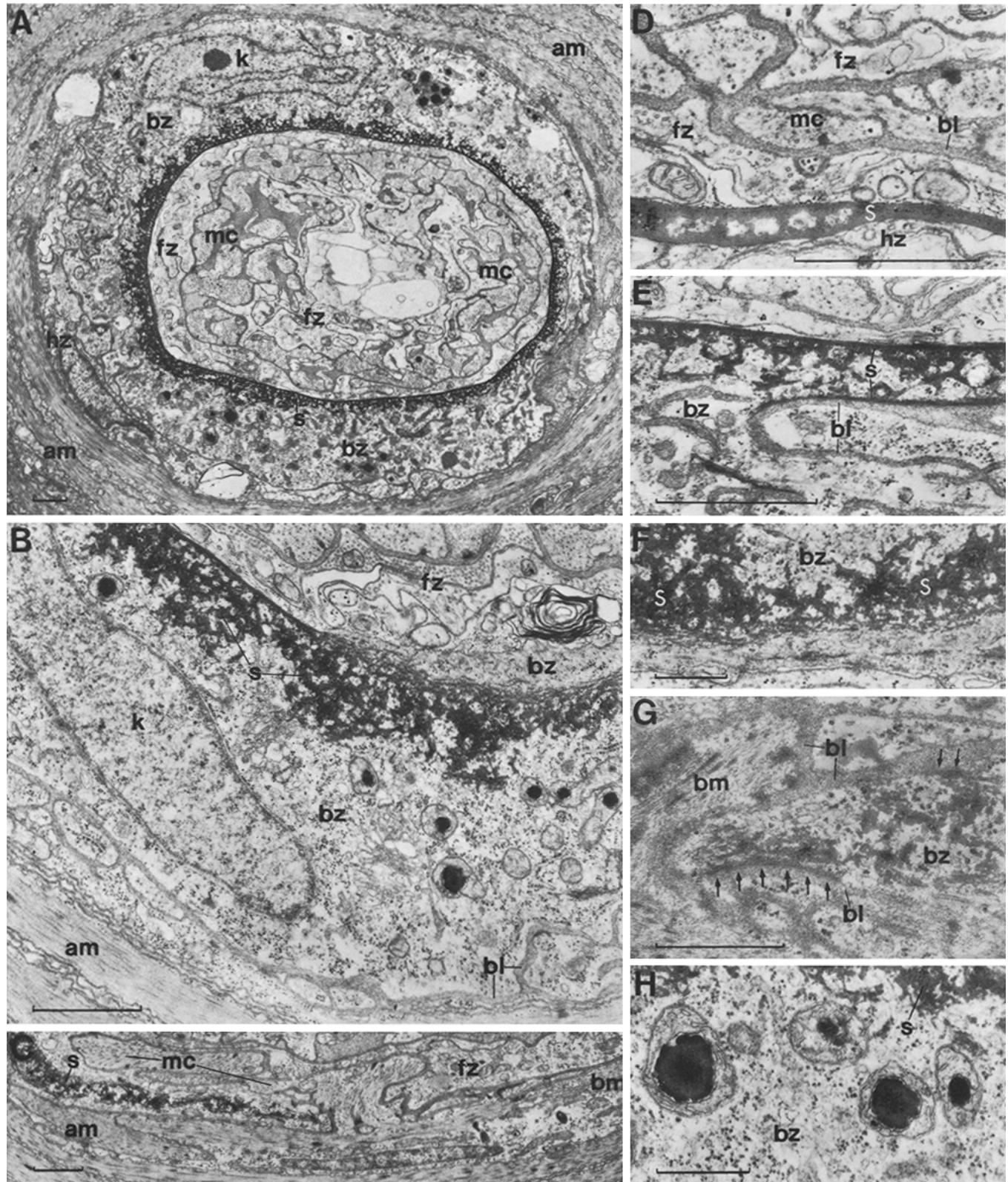


Abb. 26 A–H. *Provorx psammophilus*. Stilettbildung **A** Basis der Stilettbildungszelle mit der Kernregion. $5900 \times$ **B** Stilettbasis mit angrenzender Kernregion, Ausschnitt. $19000 \times$ **C** Basis einer Muskelzylinderzelle mit Kernregion. $8500 \times$ **D** Ausschnitt aus der Stilettwandung in der proximalen Hälfte des Stilets. $32900 \times$ **E** Stilettwandung an der distalen Grenze der Kernregion der Stilettbildungszelle. $28500 \times$ **F** Stilettwandung im Bereich der Stilettbasis, Ausschnitt. $25200 \times$ **G** Ausschnitt aus der Basis der Stilettbildungszelle mit Verankerungsstrukturen der Hartstruktur (Pfeile). $44900 \times$ **H** Abgewandelte Mitochondrien. $32800 \times$ (Maßstab: Abb. A–E: 1 μm; Abb. F–H: 0,5 μm)

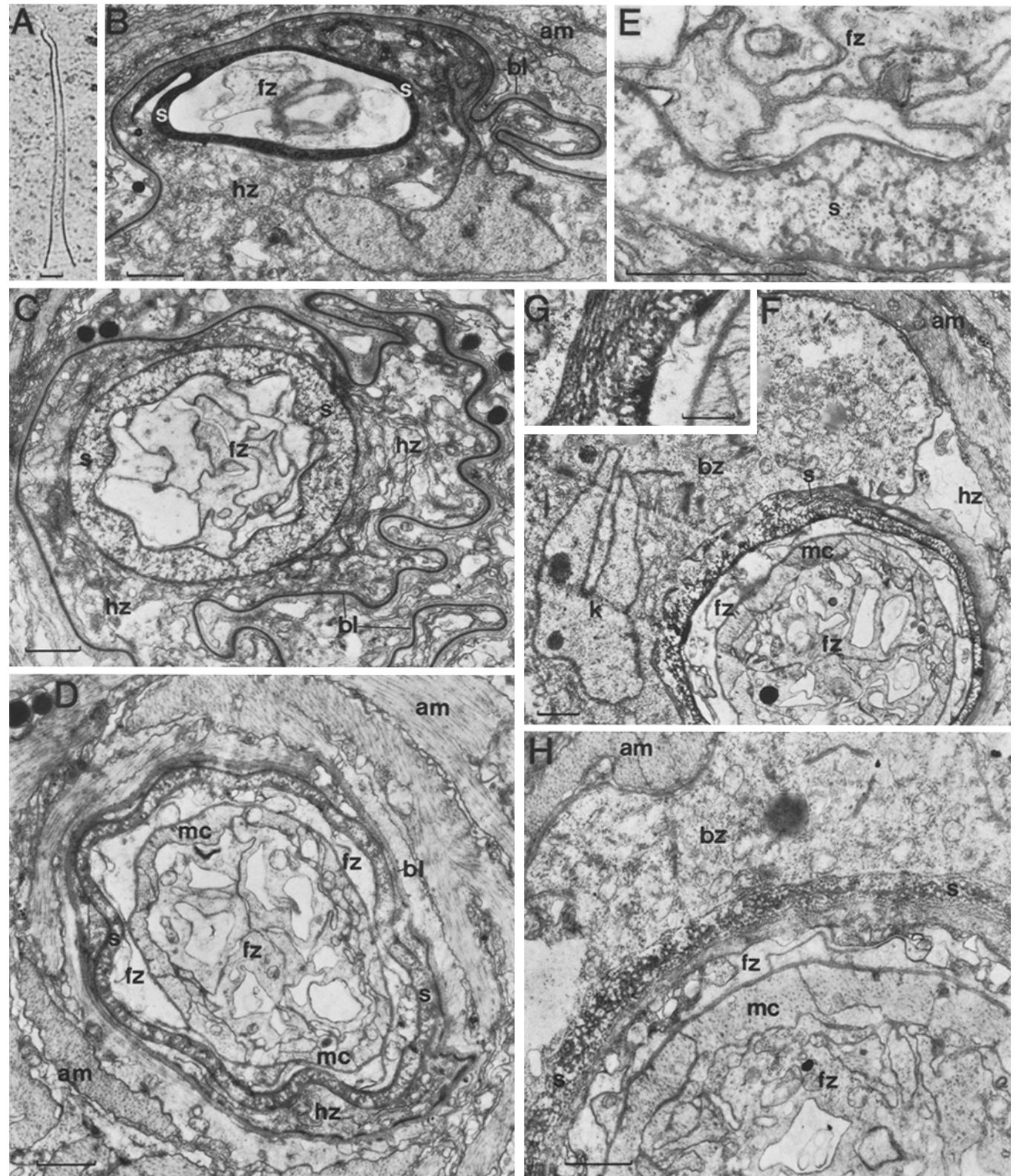


Abb. 27A-H. *Provortex tubiferus*. Voll ausdifferenziertes Stilett. **A** Lichtmikroskopische Aufnahme. ca 380× **B** Schrägschnitt durch die Stilettspitze, 10000× **C** Querschnitt durch den mittleren Bereich des Stiletts, 9500× **D** Querschnitt durch die basale Hälfte des Stiletts, 10300× **E** Wandung im distalen Bereich des Stiletts, Ausschnitt, 31900× **F** Querschnitt durch die Kernregion der Stilettbildungszelle, 7400× **G** Stilettwandung im Bereich der Kernregion, Ausschnitt, 18000× **H** Querschnitt durch die Basis der Stilettbildungszelle, Ausschnitt, 11900× (Maßstab: Abb. A: 10 µm; Abb. B-H: 1 µm)

und einen runden Nucleolus enthält (Abb. 26 A, B). Außerdem befinden sich in diesem basalen Bereich der Stilettbildungszelle zahlreiche Mitochondrien, sehr viele freie Ribosomen, umfangreiche Dictyosomenkomplexe, rauhes und glattes ER, Vesikel mit wenig elektronendichtem Sekret, vereinzelte Lipidtröpfchen und freiliegende Mikrotubuli. Neben normalen Mitochondrien treten auch noch eine größere Anzahl abgewandelter Mitochondrien auf, die in ihrem Innern, offenbar in aufgeblähten Sacculi, elektronendichtes Sekret enthalten (Abb. 26 B, H); die Funktion dieser abgewandelten Mitochondrien ist unbekannt. Nach der hohen Konzentration der Organellen zu schließen, findet der größte Teil des Stoffwechsels und der Stilettmaterialsynthese in der verdickten Kernregion statt; der Transport des Materials erfolgt wahrscheinlich durch die Mikrotubuli, die besonders nahe der entstehenden Hartstruktur konzentriert und teils längs, teils ringsförmig angeordnet sind (Abb. 26 E, F). Wie weit die Mikrotubuli, aber auch andere Organellen zu Beginn der Hartstrukturbildung im Cytoplasma der Bildungszelle distalwärts reichen, ist unbekannt, da das untersuchte Kopulationsorgan in fortgeschrittenem Differenzierungsstadium fixiert worden ist. Jedoch wurden stellenweise in dünnen Cytoplasmabereichen des mittleren Stilettabschnitts vereinzelte Mikrotubuli und auch Ribosomen gefunden. Die Basis der Stilettbildungszelle wird außen von einer unterschiedlich dicken einschichtigen Basallamina umhüllt, die sich an vielen Stellen in Einfaltungen der Außenmembran hineinzieht. Proximalwärts setzt sich die Basallamina an der Innenseite des Bulbus fort und kleidet auch über ein kurzes Stück basal die Innenseite der Bildungszelle aus (Abb. 26 A, B, C, D, E, G).

Die Ausdifferenzierung der Hartstruktur beginnt mit der Anlagerung wenig elektronendichten, amorphen Materials direkt an die Innen- und Außenmembran der Stilettbildungszelle; nur die Membranen der Kernregion bleiben unverkleidet (Abb. 25, 26 A, B). Die Stärke dieser Schicht, die zur Membran hin sehr glatt, zum Cytoplasma hin offenbar rauh ist, variiert von 6 nm bis etwa 35 nm. Anschließend werden die verbleibenden Räume zwischen diesen wenig elektronendichten Schichten ausgefüllt, indem in allen Teilen der entstehenden Hartstruktur gleichzeitig stärker elektronendichtetes Material in kleinen Partikeln im Cytoplasma und an den homogenen Schichten selbst abgelagert und verschmolzen wird; dabei entstehen vereinzelt faserförmige Strukturen (Abb. 25 G, H). Offenbar wird für alle Stilettabschnitte unabhängig von ihrer Wandstärke die gleiche Menge an Substanz produziert und abgelagert, so daß dünne Wandbereiche großenteils ausgefüllt werden, während dicke Wandteile – besonders der Kragen – eine poröse Struktur mit zahllosen cytoplasmatischen Zwischenräumen behalten (Abb. 25 G, H, 26 D, E). Diese lakunenartigen Cytoplasmabereiche, die noch vereinzelt Mikrotubuli und freie Ribosomen enthalten, stehen wahrscheinlich über teilweise dünne Cytoplasmakanäle, die auch in dünnwandigen Bereichen lange offen bleiben, mit der Kernregion in Verbindung. Die Basis des Stilets liegt frei im wulstförmigen proximalen Bereich der Stilettbildungszelle; hier wird die Hartstruktur einfach durch Ablagerung und Kondensationmäßig elektronendichten Materials gebildet (Abb. 26 A, B, E, F). Da hier die Membranen der Bildungszelle deutlich abgesetzt von der Hartstruktur liegen und infolgedessen die glatte Schicht fehlt, die zum Lumen des Stilets hin weiter basal reicht als an der Außenseite, wirkt die Stilettwand schwammig und an vielen Stellen regelrecht ausgefranst.

Nach innen zum Lumen der Stilettbildungszelle hin wird an die Wandung eine lockere Schicht etwas weniger elektronendichten und deutlich feineren Materials angelagert, wobei die Substanz an vielen Stellen faserförmig kondensiert und die Fasern meist ringförmig um das Lumen der Bildungszelle herum verlaufen (Abb. 26 B, F). Nur selten und daher wahrscheinlich zufällig liegt Stilettmaterial direkt an den Mikrotubuli. Einschließlich der dünnen Ausläufer der Hartstruktur erreicht die Stilettwand auf diese Weise stellenweise eine Stärke von 1,2 µm. Eine gleichartige Struktur wie an der Innenseite der Stilettbasis entsteht lokal auch an ihrer Außenseite sowie proximal vielerorts bis zur Membran unmittelbar an der Basis der Bildungszelle. An diesen Stellen wird auch elektronendichtetes Material flächenhaft auf die Membran aufgetragen, die dort etwas stärker als gewöhnlich erscheint; hier wird offenbar die Basis der Hartstruktur über die umgebende Basallamina mit der Muskulatur des Kopulationsorgans verbunden (Abb. 26 G).

Das Kopulationsorgan des untersuchten Individuums von *P. tubiferus* ist gerade voll ausdifferenziert. Das Material im Innern des Stilets ist großenteils deutlich dichter gepackt als im Bildungsstadium von *P. psammophilus*, und die Stilettbildungszelle von *P. tubiferus*, deren Basis ebenfalls wie auch bei *P. psammophilus* wulstförmig verdickt ist, enthält weniger Zellorganellen; die abgewandelten Mitochondrien fehlen ganz oder haben ihr Sekret abgebaut. Die Membran der Stilettbildungszelle bleibt auch im Bereich der Hartstruktur vollständig erhalten (Abb. 27).

Bei beiden *Provortex*-Arten wird die Stilettbildungszelle mit dem Stilett innen durch 8 Zellen oder Zellfortsätze auskleidet, die bis in den Bulbus hineinreichen (Abb. 25C, D, E, F, 26 A, B, C, D, 27). Diese Füllzellen, von denen sich einige distal noch einmal aufspalten, sind untereinander durch Septatdesmosomen verbunden und bilden so eine Hülle, die, bis auf einige Desmosomen zur Basis der Stilettbildungszelle, lose im Innern des Stilettrohres liegt. Distal reichen diese Zellen bei *P. psammophilus* bis zur weiten Öffnung an der Stilettspitze, bei *P. tubiferus* dagegen nur etwa bis zur Mitte der Hartstruktur; bei beiden Arten schließen sie mit einem Mikrovilliensaum ab (Abb. 25 C).

Im Zentrum des Stilets liegen 4 weitere, jedoch organellärmere Füllzellen, die proximal in den Bulbus hineinragen und in der Mitte streckenweise auseinanderweichen (Abb. 26 A, D 27D, F, H). Beide Füllzelltypen zeigen im ausdifferenzierten Kopulationsorgan von *P. tubiferus* deutliche Degenerationserscheinungen.

Peripherie und zentrale Füllzellen werden durch Muskulatur voneinander getrennt, die teils mit der Bulbusmuskulatur in Verbindung steht, teils aus dem Innern des Bulbus entspringt und einen hohlen Zylinder bildet. Dieser Muskelzylinder ist im Entwicklungsstadium von *P. psammophilus* relativ unregelmäßig, dagegen im voll ausdifferenzierten Kopulationsorgan von *P. tubiferus* gleichmäßig und außen glatt (Abb. 25 E, F, 26, 27). Zur Peripherie und teilweise auch nach innen und zwischen den einzelnen Muskelsträngen wird eine Basallamina angelegt, die wahrscheinlich von den Füllzellen abgeschieden wird. Distal werden Muskelzyliner und zentrale Füllzellen von den peripheren Füllzellen mit dem Mikrovilliensaum überdeckt (Abb. 25 D, 27 C).

Im Differenzierungsstadium von *P. psammophilus* werden die zentralen Füllzellen in Höhe der Stilettbasis durch einige vakuolreiche Zellen oder Zellfortsätze, deren Ursprung im Bulbus liegt, abgelöst und peripher verdrängt (Abb. 26 A). Im voll entwickelten Kopulationsorgan von

P. tubiferus wurden diese Zellen nicht gefunden; wahrscheinlich reichen hier die 4 zentralen Füllzellen tiefer basal in den Bulbus als bei *P. psammophilus*.

Bei beiden untersuchten *Provortex*-Arten wird die Bildungszelle mit dem Stilett von mehreren Hüllzellen umgeben, die während der Differenzierungsphase mäßig viele Organellen enthalten und die Zwischenräume zwischen der Stilettbildungszelle und der Atriummuskulatur ausfüllen und distal auch etwas ins Lumen des Stiletts hineinragen (Abb. 25, 26, 27). Diese Zellen sind stark gelappt und gefaltet sowie miteinander verzahnt, aber nur an wenigen Stellen untereinander und basal auch mit der Stilettbildungszelle durch Septatdesmosomen verbunden. Wahrscheinlich scheiden die Hüllzellen die Basallamina zur Atriummuskulatur hin ab, die proximal in die Basallamina an der Innenseite des Bulbus übergeht. Nach Erreichen der Geschlechtsreife werden, wie das ausdifferenzierte Kopulationsorgan von *P. tubiferus* zeigt, die Organellen weitgehend zurückgebildet (Abb. 27B, C, F); zugleich weichen die Hüllzellen in der Nähe des Stiletts vielerorts auseinander, so daß zahlreiche größere Interzellularräume entstehen.

Der Bulbus wird bei beiden *Provortex*-Arten von einer Schicht Spiralmuskulatur gebildet, die distal direkt an die verdickte Basis der Stilettbildungszelle grenzt, mit der sie über eine dünne Basallamina verbunden ist (Abb. 26C, G). Die Myofilamente liegen zum Zentrum des Organs hin, während sich, besonders ausgeprägt bei *P. tubiferus*, peripher eine filamentfreie Cytoplasmazone anschließt. Bulbus und Atriumfortsatz werden von einer kompliziert aufgebauten Muskelhülle umgeben, die im Bereich des Atriumfortsatzes stärker ausgebildet ist und bei *P. psammophilus* aus mindestens 6, bei *P. tubiferus* sogar bis zu 10 Schichten mit teilweise sehr unterschiedlichem Faserverlauf besteht. Offenbar handelt es sich hier um eine einzelne oder wenige stark abgeflachte Muskelzellen, die zu einem Rohr mit mehrschichtiger Wand aufgerollt sind. Mit der Stilettbildungszelle hat die Atriummuskulatur nur indirekt Verbindung über Zellfortsätze und Kernregionen des bereits beschriebenen Muskelzylinders im Lumen des Stiletts. Unmittelbar distal des basalen Trichters des Penisstiletts liegt bei den untersuchten *Provortex*-Arten ein Ringmuskel, der nur lokal über eine zum Zentrum hin angelegte Basallamina Kontakt zur Stilettbildungszelle hat und wahrscheinlich ebenfalls zur Atriummuskulatur gehört. Zwischen den Muskelschichten sowie an der Grenze zur Stilettbasis liegen vereinzelt Nerven, die wahrscheinlich der Innervation der Bulbus- und Atriummuskulatur dienen.

Distalwärts ist der Fortsatz des Atriums genitale teilweise stark erweitert; hier zeigen sich stärkere Unterschiede zwischen *P. psammophilus* und *P. tubiferus* in Anzahl, Lage und Form einzelner Muskeln. *P. psammophilus* weist eine zweischichtige Muskelfalte auf, die in den Atriumfortsatz ragt und die Stilettspitze zu 3/4 umhüllt; diese Muskulatur ist ebenso wie die übrige Atriummuskulatur zu den Hüllzellen hin von einer Basallamina bedeckt (Abb. 25B, C, D, E). Insgesamt wird die Muskulatur des Atriumfortsatzes distal dünner und unregelmäßiger. Im Gegensatz dazu ist die Atriummuskulatur bei *P. tubiferus* nicht so stark entwickelt und vielfach, vor allem distal und auf der Ventralseite, in einzelne Stränge aufgeteilt. Große Teile der Muskelzellen enthalten, besonders zum Lumen des Atriums hin, nur wenige oder keine Filamente. Die Basallamina, die auch bei *P. tubiferus* die Muskulatur des Atriumfortsatzes einschließlich der Falten nach innen zum Lumen hin bedeckt, ist

proximal bis fast zum basalen Trichter des Stiletts hin – im Gegensatz zu *P. psammophilus* – etwas dicker und, ähnlich wie die subepidermale Basallamina, zweischichtig aufgebaut (Abb. 25C, D, 27B, C, D). Zur Muskulatur hin liegt eine 65–80 nm dicke, wenig elektronendichte Schicht, an die sich zum Lumen des Atriums hin eine 10–13 nm starke Lage einer elektronendichten amorphen Substanz anschließt.

Besprechung. Sowohl bei lichtmikroskopischer Untersuchung (Ax 1951) als auch im feinstrukturellen Bereich zeigen die Kopulationsorgane von *Provortex psammophilus* und *P. tubiferus* zahlreiche Übereinstimmungen. Von der Gestalt der Hartgebilde sowie der Zahl und Form einiger Füll- und Muskelzellen abgesehen, ergeben sich keine gravierenden Unterschiede. Die abweichende Struktur der Basallamina im Atriumfortsatz von *P. psammophilus* ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß das Kopulationsorgan noch nicht voll ausgebildet ist und sich auch die Basallamina noch im Differenzierungsstadium befindet.

Bei *P. psammophilus* wie auch bei *P. tubiferus* dient das Stilett als Verlängerung des männlichen Kopulationsorgans. Zur Spermaübertragung weichen wahrscheinlich kurz vor oder während der Kopulation die zentralen Füllzellen auseinander, um so den Ductus ejaculatorius zu bilden, ein Vorgang, wie er auch für die „Typhloplanoida“ *Promesostoma marmoratum*, *P. rostratum* und *P. caligulatum* und für *Marirhynchus longasaeta* (Kalytorhynchia) angenommen wird, da auch diese Arten keinen ständigen Spermaausführgang haben. Eine weitere Gemeinsamkeit aller untersuchten Arten der Taxa *Promesostoma*, *Marirhynchus* und *Provortex* ist das Fehlen von Cilien oder ciliären Strukturen im Lumen des Stiletts.

Da bei *P. balticus*, *P. psammophilus* und *P. tubiferus* die Hartstrukturen trotz ihrer unterschiedlichen Größe und Form gleichermaßen simultan gebildet werden und die letzteren beiden Arten nach den vorliegenden Ergebnissen weitgehende Übereinstimmungen in ihrer Ultrastruktur aufweisen, kann angenommen werden, daß die Stilette aller *Provortex*-Arten simultan und auf die für *P. psammophilus* beschriebene Weise ausdifferenziert werden. Dabei zeigen sich einige Parallelen zu den ebenfalls simultan gebildeten Stiletten von *Polystyliophora filum*, *Adenorhynchus balticus* und *Marirhynchus longasaeta* und den sukzessiv gebildeten Hartstrukturen von *Promesostoma marmoratum*, *P. rostratum* und *P. caligulatum*. Bei den genannten Arten entsteht das Stilett durch Anlagerung von Hartsubstanz auf die Membran einer zumindest teilweise vorgeformten Stilettbildungszelle, ohne daß zuvor ein Gerüst aus Mikrotubuli oder Mikrofibrillen angelegt wird. Die bei diesen Arten in den Bildungszellen auftretenden Mikrotubuli haben ganz offensichtlich eine Transport- und Verteilerfunktion, liegen frei im Cytoplasma und werden nach Beendigung des Differenzierungsvorganges größtenteils oder ganz abgebaut.

Jedoch weisen die Stilette der *Provortex*-Arten nach der Anfangsphase in der Art der Wandverstärkung eine deutliche Eigenheit auf, indem die Wandungen von vornherein in ihren endgültigen Abmessungen simultan angelegt und nach und nach durch Verdichtung des Materials verfestigt werden und nicht, wie bei den anderen beschriebenen Arten mit Simultan-Bildung und bei *Promesostoma*, durch kontinuierliches Dickenwachstum erst im Laufe der Differenzierungsphase ihre endgültige Stärke erreichen. Auch die Stilettbasis fällt durch eine Besonderheit auf. Wohl sind ge-

wisse Unterschiede in Struktur und Ausdifferenzierung zwischen den mittleren und distalen Bereichen eines Stilets einerseits und seiner Basis andererseits auch von anderen Arten sowohl mit simultaner als auch mit sukzessiver Stilettbildung her bekannt. Insbesondere ist oft die Stilettbasis vergleichsweise rauh strukturiert und liegt in einem verdickten Cytoplasmasaum. Jedoch ist bei den untersuchten *Provortex*-Arten die Stilettbasis stellenweise direkt über Fortsätze aus Hartmaterial mit der Membran der Stilettbildungszelle verbunden und so über die angrenzende Basallamina am Bulbus verankert. Ein vergleichbarer Zustand findet sich bisher nur noch bei den prostatoiden Hartstrukturen von *Polystyliophora filum*; hier liegt die Wandung der Basis und des Protraktoransatzes direkt an der Membran (Brüggemann 1984). Damit werden die Anlage einer bisweilen faserigen Matrixsubstanz um die Stilettbasis herum und die Ausbildung von Hemidesmosomen zur außen umlaufenden Basallamina überflüssig; dementsprechend fehlen *Provortex psammophilus* und *P. tubiferus* solche Strukturen, wie sie bei Arten der Taxa *Paromalostomum*, *Macrostomum* (Doe 1982), *Microstomum* (Doe 1982), *Carenscoilia* (Ehlers und Ehlers 1980), *Ciliopharyngiella*, *Adenorhynchus* und *Marirhynchus* gefunden wurden.

Eine weitere Besonderheit bei *Provortex* ist das Auftreten von abgewandelten Mitochondrien während der Stilettbildungsphase; Organellen dieser Art wurden bisher bei keiner anderen in Differenzierung befindlichen Hartstruktur eines Plathelminthen gefunden.

Von der besonderen Stilettbildungsweise der *Promesostoma*-Arten abgesehen, ergeben sich außer der allen gemeinsamen intrazellulären Ausdifferenzierung der Hartstrukturen keine weiteren Übereinstimmungen mit den bisher untersuchten sukzessiv gebildeten Stiletttnadeln und Stiletten bei Vertretern der Acoela, Macrostomida und Proseriata und bei *Ciliopharyngiella*.

D. Diskussion

Allgemeine Aussagen zu Struktur, Funktion und Differenzierung genitaler Hartstrukturen

Die bisher bei freilebenden Plathelminthen untersuchten intrazellulär gebildeten Hartstrukturen im Bereich der männlichen Genitalorgane (vgl. Ehlers und Ehlers 1980; Doe 1982) dienen der Spermaübertragung sowie bei vielen Arten zusätzlich oder ausschließlich der Abgabe von Sekreten im Verlauf der Kopulation (vgl. Karling 1956). Die prostatoiden Organe von *Polystyliophora filum* können als vervielfältigte und dabei etwas modifizierte Kopulationsorgane angesehen werden, die ausschließlich der Sekretproduktion und -abgabe dienen; sie sind morphologisch mit Kopulationsorganen vergleichbar (Ax 1958; Brüggemann 1984). Trotz ihrer sehr unterschiedlichen Form haben die Stilette und Stiletttnadeln offenbar eine identische Funktion: sie dienen der inneren Versteifung oder äußeren Verfestigung des männlichen Kopulationsorgans. Darüber hinaus wird offensichtlich bei vielen Arten der Ductus ejaculatorius durch die Hartstrukturen verlängert und dadurch die direkte Spermaübertragung erleichtert.

Ebenfalls intrazellulär wird das Bursamundstück von *Philocelis cellata* ausdifferenziert (Brüggemann 1985b). Ob sich jedoch Bildungsmodus und Funktion auch auf die Bursamundstücke und Bursalanhänge weiterer Gruppen außeren-

halb der Acoela übertragen lassen, muß noch untersucht werden.

Auch in bezug auf die chemischen Bestandteile der intrazellulären genitalen Hartstrukturen bleiben Fragen offen. Zwar könnten die in Stiletten und Stiletttnadeln gefundenen Mikrofibrillen und die im Bursamundstück von *Philocelis cellata* sowie an der Basis einiger Stilette gebildeten faserigen Substanzen aus Collagenen bestehen (vgl. Brüggemann 1985b; Ehlers und Ehlers 1980), jedoch wurden diese Skleroproteine bisher nur als Interzellulärsubstanz nachgewiesen (Garrone 1978). Bei den amorphen elektronendichten Substanzen, die an die tubulären bzw. fibrillären Gerüste oder direkt an die Membranen der Hartstrukturbildungszellen angelagert werden, handelt es sich wahrscheinlich um Proteine; darauf deuten die hohen Konzentrationen von freien Ribosomen und rauhem ER in diesen Zellen hin.

Die bei vielen Arten freilebender Plathelminthen vorhandenen Cirrushaken und -nadeln, die von Martens und Schockaert (1981) erstmals elektronenmikroskopisch untersucht wurden, stellen – wie die hakenförmigen Strukturen an einigen Stiletten (z.B. *Adenorhynchus balticus*) – möglicherweise einen Verankerungsmechanismus des männlichen Kopulationsorgans im Atrium des Partners dar. Obwohl die Differenzierung der Hartelemente an den Cirrusgebilden der Proseriata noch unbekannt ist, kann angenommen werden, daß es sich zumindest bei den Haken und Nadeln der Monocelididae – ausgenommen *Archimonocelis* – um Derivate der Basallamina handelt (Martens 1984, 1985; Martens und Schockaert 1981).

Vergleich mit Hartstrukturen parasitischer Plathelminthen

Die Neodermata (Trematoda, Monogenea und Cestoda) haben überwiegend männliche Kopulationsorgane vom Cirrus-Typ, ausgenommen einige Teiltaxa der Monogenea; hier findet sich bei einer Anzahl Arten ein Kopulationsorgan mit einem Penis, der unterschiedlich strukturierte Hartelemente aufweisen kann, die lichtmikroskopisch mit den Stiletten oder Stiletttnadeln freilebender Plathelminthen vergleichbar sind. TEM-Untersuchungen zur Ultrastruktur und Differenzierung der penialen Hartgebilde bei den Monogenea fehlen bisher; es liegt nur eine rasterelektronenmikroskopische Studie von Maillard et al. (1982) vor, nach der das Stilett von *Diplectanum aequans* ein langgestrecktes, offenbar rohrförmiges Gebilde darstellt.

Recht gut untersucht sind dagegen zahlreiche Hartstrukturen an Haft- oder Klammereinrichtungen sowie im Epithel von Larvalstadien und adulten Tieren der Digenea, Monogenea und Cestoda. Die in der Neodermis von Cercarien und adulten Digenea liegenden Stacheln („body spines“) werden intraepithelial gebildet und haben eine kristalline, gitterförmige Struktur (Burton 1964; Cohen et al. 1982; Hockley 1973; Køie 1971; Threadgold 1975); solche Stacheln treten auch im Epithel des Cirrus auf. Dagegen werden die Klammerhaken von *Gastrocotyle trachuri* und anderen Monogenea in speziellen Zellen ausdifferenziert, die möglicherweise aus Stammzellen entstehen und unter der Neodermis liegen (Shaw 1979 a, b). Zwar beginnt die Hakenbildung, wie für die Macrostomida des Taxons *Paromalostomum* beschrieben, mit der Differenzierung tubulärer Strukturen und der Anlagerung elektronendichten Materials und verläuft leicht sukzessiv, jedoch wird die Hartsubstanz später granulär und zeigt Einlagerungen elektronendichter Fibrillen (Shaw 1979 a, b). Bei *Diplectanum*

aequans (Monogenea) treten zusätzlich in der Neodermis an zwei Haftorganen kleine hohle Hakenschuppen auf, die intraepithelial gebildet werden und aus mäßig elektronendichtem Material mit stark elektronendichten fibrillären Einlagerungen bestehen (Shaw 1981); über die Differenzierung sind keine Einzelheiten bekannt.

Ähnlich wie die Klammerhaken von *Gastrocotyle trachuri* werden auch die Larvalhaken bei den Cestoda intrazellulär und sukzessiv von speziellen Zellen gebildet, die als Oncoblasten bezeichnet werden (Collin 1968; Moczon 1971; Ogren 1958; Swiderski 1972, 1973, 1976). Die Ausdifferenzierung entspricht jedoch – wie schon bei den Monogenea – keinem von freilebenden Plathelminthen her bekannten Modus. Auch Bildung und Struktur der Rostellarhaken bei den Eucestoda sind nicht mit den Verhältnissen bei den intrazellulären Hartstrukturen der freilebenden Plathelminthen vergleichbar (Bilquees und Freeman 1969; Hulinska und Fedoseenko 1977; Mount 1970).

Zur Evolution der genitalen Hartstrukturen

Die Entwicklung des männlichen Kopulationsorgans der Plathelminthes wird von Karling (1956, 1963) auf eine Einstülpung der Epidermis mit dem darunter liegenden Hautmuskelschlauch zurückgeführt; ausgehend von den Verhältnissen bei den Kalyptorhynchia werden die genitalen Hartstrukturen als Derivate des Atriumepithels und damit als Bildungen des Ektoderms interpretiert. Dörjes (1968) und Westblad (1949) diskutieren, daß bei den Acoela das männliche Kopulationsorgan samt dem Atrium ebenfalls aus einer Epitheleinstülpung am Hinterende der Tiere entstanden ist.

In allen von mir bearbeiteten Arten handelt es sich bei den die Hartstrukturen des männlichen Genitaltraktes ausdifferenzierenden Zellen offensichtlich um Epidermisderivate. Die Stilett- und Nadelbildungszellen stellen wahrscheinlich wie die Hüllzellen Bestandteile des Atriumepithels dar, das sich proximal im Innern des Kopulationsorgans in Form unterschiedlicher Füll-, Sekret- und Ductuszellen fortsetzt und distal in die Epidermis übergeht. Daneben sprechen noch weitere Indizien für den epidermalen Charakter der Hartstrukturbildungszellen. Proximal gehen Atrium- und Bulbusmuskulatur meist nahtlos ineinander über, während distal die Atriummuskulatur mit dem Hautmuskelschlauch zusammenhängt. Abgesehen von *Philocelis cellata* und wahrscheinlich den Acoela insgesamt wird eine Basallamina oder, bei den Macrostomida, eine vergleichbare interzelluläre Struktur ausdifferenziert; sie verbindet die Bulbusmuskulatur und bei *Polystyliophora*, *Marirhynchus* und *Provortex* auch durchgehend die Atriummuskulatur mit den daraufliegenden Epithel- bzw. Füll- und Sekretzellen. Diese Basallamina ähnelt außerdem bei *Ciliopharyngiella*, *Polystyliophora*, *Adenorhynchus*, *Promesostoma*, *Marirhynchus* und *Provortex* in Struktur und Schichtung zumindest großenteils der subepidermalen Basallamina. Auch sind die Übergänge zwischen der Atrium- und der subepidermalen Basallamina bei *Polystyliophora* und offenbar auch bei *Marirhynchus* und *Provortex* fließend. Darüber hinaus ist bei *Paromalostomum*, *Ciliopharyngiella* und *Polystyliophora* bereits zu Beginn der Stilettbildungsphase das Atrium angelegt, das schon durch den späteren Porus in der Epidermis nach außen mündet und dessen Epithel zumindest anfangs Cilien trägt, die später teilweise oder ganz zurückgebildet werden. Lediglich bei *Philocelis cellata* konnte im

Atrium und an der Außenseite des Penis nicht eindeutig ein Epithel nachgewiesen werden.

Ebenso wie die Hartelemente in den männlichen Kopulationsorganen sind wahrscheinlich die Bursalstrukturen der Acoela epidermalen Ursprungs (Dörjes 1968).

Da in zahlreichen Teiltaxa der Plathelminthes sowohl peniale Kopulationsorgane als auch Cirrusbildungen auftreten, stellt sich die Frage, welche der beiden Organformen ursprünglich bzw. welche abgeleitet ist. Die Gnathostomulida, die nach Ax (1984, 1985) die Schwestergruppe der Plathelminthes bilden, haben z.T. Penialorgane, die extrazelluläre Hartelemente aufweisen und als innerhalb des Taxons sekundär entstanden angesehen werden müssen (Mainitz 1977). Den Catenulida fehlen sowohl peniale Kopulationsorgane als auch Cirrusbildungen; beide Organformen treten erst innerhalb der Euplathelminthes (Ax 1984; Ehlers 1985a, b) auf. Wird ein Kopulationsorgan vom Cirrus-Typ als Autapomorphie der Euplathelminthes interpretiert, müßten im Verlauf der Evolution innerhalb der einzelnen Gruppen der freilebenden Euplathelminthes und bei den Monogenea jeweils sekundär peniale Kopulationsorgane entstanden sein; zugleich müßte eine Reduktion des Cirrus bei den Acoelomorpha, Macrostomida, Lecithoepitheliata, Prolecithophora und „Dalyellioidea“ angenommen werden. Wird umgekehrt ein männliches Kopulationsorgan in Form eines Penis als Autapomorphie der Euplathelminthes hypothetisiert, so müssen die Cirrusbildungen, wenn sie bei bestimmten Polycladida, Seriata, „Typhloplanoida“ und Monogenea sowie bei den Trematoda und Cestoda auftreten, jeweils sekundär entstanden sein; grundsätzliche Unterschiede in der Struktur des Cirrus und seiner Haken bei den Monocelididae (Proseriata) einerseits und den Digenea andererseits (Martens 1984; Martens und Schockaert 1981; Threadgold 1975; vgl. Cohen et al. 1982) sprechen für eine mehrfach konvergente Evolution von Cirrusbildungen. Darauf kann angenommen werden, daß die penalen Kopulationsorgane für das Taxon Euplathelminthes, eventuell sogar für das Monophylum Plathelminthes, ein autapomorphes Merkmal darstellen und die Cirrusbildungen sekundär und mehrfach unabhängig in einzelnen Teiltaxa innerhalb der Trematopemata (Ax 1984; Ehlers 1985a, b) entstanden sind. Vereinzelt treten auch Kombinationen aus Penisstilett und Cirrusgebilde auf, u.a. bei *Archilina endostyla*, *Duplonimona*-Arten und *Cheiplana stylifera* (Ax 1959; Ax und Ax 1977; Karling 1949).

Neben Kopulationsorganen mit einem Penisstilett kommen auch bei einer Anzahl Arten in den verschiedenen Taxa Penisgebilde ohne Hartstrukturen vor. Bei den Macrostomida, Polycladida und Neoophora kann aufgrund spezifischer Übereinstimmungen hinsichtlich der Struktur und Differenzierung der Hartgebilde auch über die jeweiligen Taxa hinaus angenommen werden, daß die gemeinsame Stammart dieser Taxa bereits einen „bewaffneten“ Penis gehabt hat. Demnach liegt in diesen Taxa mit dem Auftreten eines „unbewaffneten“ Penis stets ein sekundär entstandenes Merkmal vor. Das bedeutet in einem solchen Fall nicht unbedingt, daß die genetische Information für die Ausdifferenzierung intrazellulärer Hartstrukturen verloren gegangen sein muß; vielmehr ist aufgrund der unregelmäßigen Verteilungsmuster von „bewaffneten“ und „unbewaffneten“ Penialorganen auch in gut begründeten Monophyla anzunehmen, daß das Merkmal „intrazelluläre genitale Hartstruktur“ genotypisch vorhanden, aber nicht in allen Arten phänotypisch ausgeprägt ist.

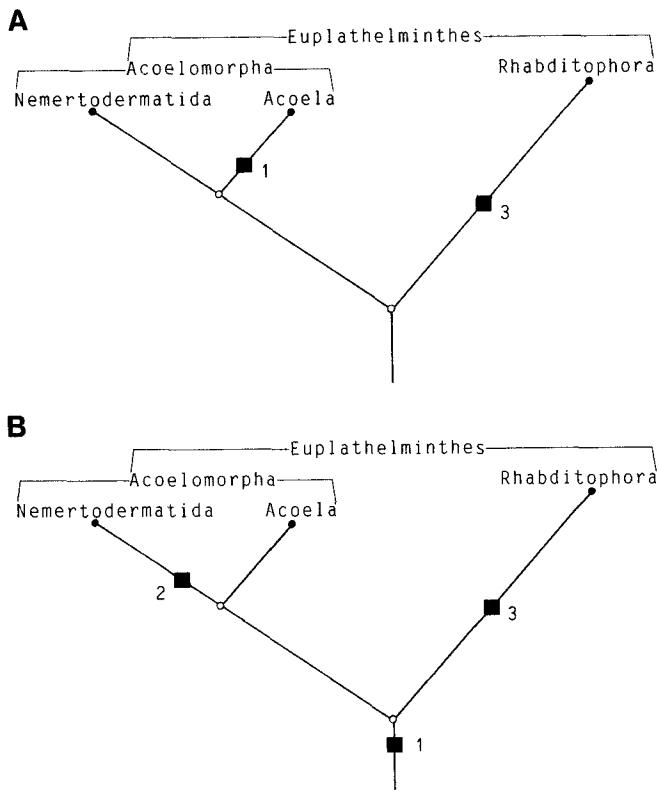


Abb. 28 A, B. Diagramme zum phylogenetischen System der Plathelminthes unter Berücksichtigung der penialen Hartstrukturen. Als Grundlage dient das System von Ehlers (1985a, b) und Ax (1984). Die schwarzen Blöcke stehen hinsichtlich der penialen Hartstrukturen für Merkmale, die als Autapomorphien in den Stammlinien der jeweiligen monophyletischen Teiltaxa entstanden sein könnten. **A** Peniale Hartstrukturen als Autapomorphien der Acoela und der Rhabditophora, Stammart der Euplathelminthes ohne peniale Hartstrukturen (1. Möglichkeit). 1 Sukzessiver Bildungsmodus, Anlage von Mikrofibrillen. 2 Sukzessiver Bildungsmodus, Mikrofibrillengerüst, Anlagerung elektronendichten Materials, Basis der Hartstruktur von faseriger intrazellulärer Matrixsubstanz umgeben. **B** Peniale Hartstrukturen als Autapomorphie der Euplathelminthes (2. Möglichkeit). 1 Sukzessiver Bildungsmodus, Anlage von Mikrofibrillen. 2 Fehlen jeglicher Hartstrukturen. 3 Anlagerung elektronendichten Materials an die Mikrofibrillen, Basis der Hartstruktur von faseriger intrazellulärer Matrixsubstanz umgeben.

Die einfachsten penialen Hartstrukturen finden sich bei dem Acoel *Philocelis cellata*. Die bei dieser Art und möglicherweise bei allen Acoela mit Stiletttnadeln ausdifferenzierten Mikrofibrillenbündel könnten aus modifizierten Cilienvorzellen abgeleitet sein. Frei in einer Zelle liegende Mikrofibrillen, die sehr wahrscheinlich rudimentäre Cilienvorzellen darstellen, hat Tyler (1976) vereinzelt in Ankerzellen von Haftorganen bei Macrostomida der Gattung *Bradynectes* gefunden. Auch bei den von Dörjes (1968), Westblad (1949) und anderen Autoren als „kutikulare Reizorgane“ bezeichneten Strukturen könnte es sich um intrazelluläre Mikrofibrillenbündel handeln. Andererseits besteht das Zentrum des Bursamundstückes von *P. cellata* – wie wahrscheinlich in allen übrigen Bursamundstücken der Acoela – aus einer intrazellulär gebildeten und abgelagerten basallaminaähnlichen Substanz (Brüggemann 1985b). Offenbar sind die Acoela in der Lage, im Bereich der Genitalorgane sowohl fibrilläre als auch faserige intrazelluläre Hartsubstanzen zu

produzieren, die jedoch nicht gemeinsam in einer Zelle auftreten und nach männlichen und weiblichen Genitaltrakten getrennt sind.

Für die Evolution der penialen Hartstrukturen bei den Acoela gibt es momentan drei Denkmöglichkeiten. Einerseits könnte es sich um eine Autapomorphie der Acoela oder aber einzelner Teiltaxa der Acoela handeln; in diesen beiden Fällen müssen die Hartstrukturen der Rhabditophora (Ax 1984; Ehlers 1985a, b) konvergent entstanden sein (Abb. 28 A). Werden andererseits die penialen Hartgebilde bereits für die gemeinsame Stammart der Euplathelminthes postuliert, so bilden Struktur und Differenzierungsweise (Mikrofibrillen, sukzessiver Bildungsmodus) plesiomorphe Merkmale für die Acoela; das Fehlen penialer Hartstrukturen bei den Nemertodermatida würde dann eine Autapomorphie dieses Taxons darstellen (Abb. 28 B). Aufgrund der Übereinstimmungen in Struktur und Bildungsmodus bei den Acoela und mehreren Teiltaxa der Rhabditophora ist es wahrscheinlicher, daß die bei den Acoela auftretenden Verhältnisse eine Autapomorphie der Euplathelminthes darstellen (Abb. 28 B).

Ein Vergleich der Hartstrukturen und ihrer Differenzierungsweise bei Macrostomida (siehe auch Doe 1982), *Carencoilia bidentata* (Proseriata) (Ehlers und Ehlers 1980) und *Ciliopharyngiella intermedia* läßt den Schluß zu, daß die penialen Hartstrukturen der gemeinsamen Stammart der Rhabditophora (Ax 1984; Ehlers 1985a, b) sukzessiv ausdifferenziert wurden, wobei zunächst ein Mikrofibrillengerüst angelegt und anschließend elektronendiches Material angelagert wurde. Auch waren das Stilett oder die Stiletttnadeln innerhalb der Bildungszellen an ihrer Basis wahrscheinlich von einer basallaminaähnlichen Substanz umhüllt. Der sukzessive Bildungsmodus und die Ausdifferenzierung von Mikrofibrillen dürften eine Plesiomorphie der Rhabditophora darstellen, die von der Stammart der Euplathelminthes übernommen worden ist; dagegen sind die Anlagerung elektronendichten Materials und die Einbettung der Hartstrukturbasis in eine faserige intrazelluläre Matrixsubstanz als Autapomorphien des Taxons Rhabditophora anzusehen (Abb. 28 B).

Struktur und Bildungsmodus der Rhabditophora-Stammart sind, vermutlich nur wenig verändert, sowohl bei Macrostomida des Taxons *Haplopharynx* (Doe, pers. Mitteilung) als auch bei *Carencoilia bidentata* (Proseriata) (Ehlers und Ehlers 1980) und anderen stilett- oder nadeltragenden Proseriata vorhanden (vgl. Martens 1984, 1985) und als plesiomorphes Merkmal beider Taxa zu werten. Daraus folgt, daß auch die jeweiligen Stammarten der Macrostomida, Trepaxonemata (Ax 1984; Ehlers 1985a, b), Neophora und Seriata (vgl. Sopott-Ehlers 1985) diese Plesiomorphien besessen haben müssen (Abb. 29).

Demgegenüber weisen bestimmte Taxa des Monophylums Macrostomida, das nach Ax (1984) und Ehlers (1985a, b) die Schwestergruppe der Trepaxonemata bildet, eine Besonderheit auf: bei den untersuchten Arten der Taxa *Macrostomum* (Doe 1982) und *Paromalostomum* sind statt des Fibrillengerüstes Mikrotubuli vorhanden, und auch in dem Stilett von *Microstomum* sp. (Doe 1982) wurden keine Mikrofibrillen nachgewiesen. Die Existenz dieser Mikrotubuli bildet vielleicht eine Autapomorphie eines Taxons Macrostomida excl. Haplopharyngidae, d.h. in der Stammlinie dieses Taxons wäre das Merkmal „Mikrofibrillengerüst“ durch das Merkmal „Mikrotubuli“ ersetzt worden (Abb. 29). Ob es sich bei den mehrkernigen Stilettbildung-

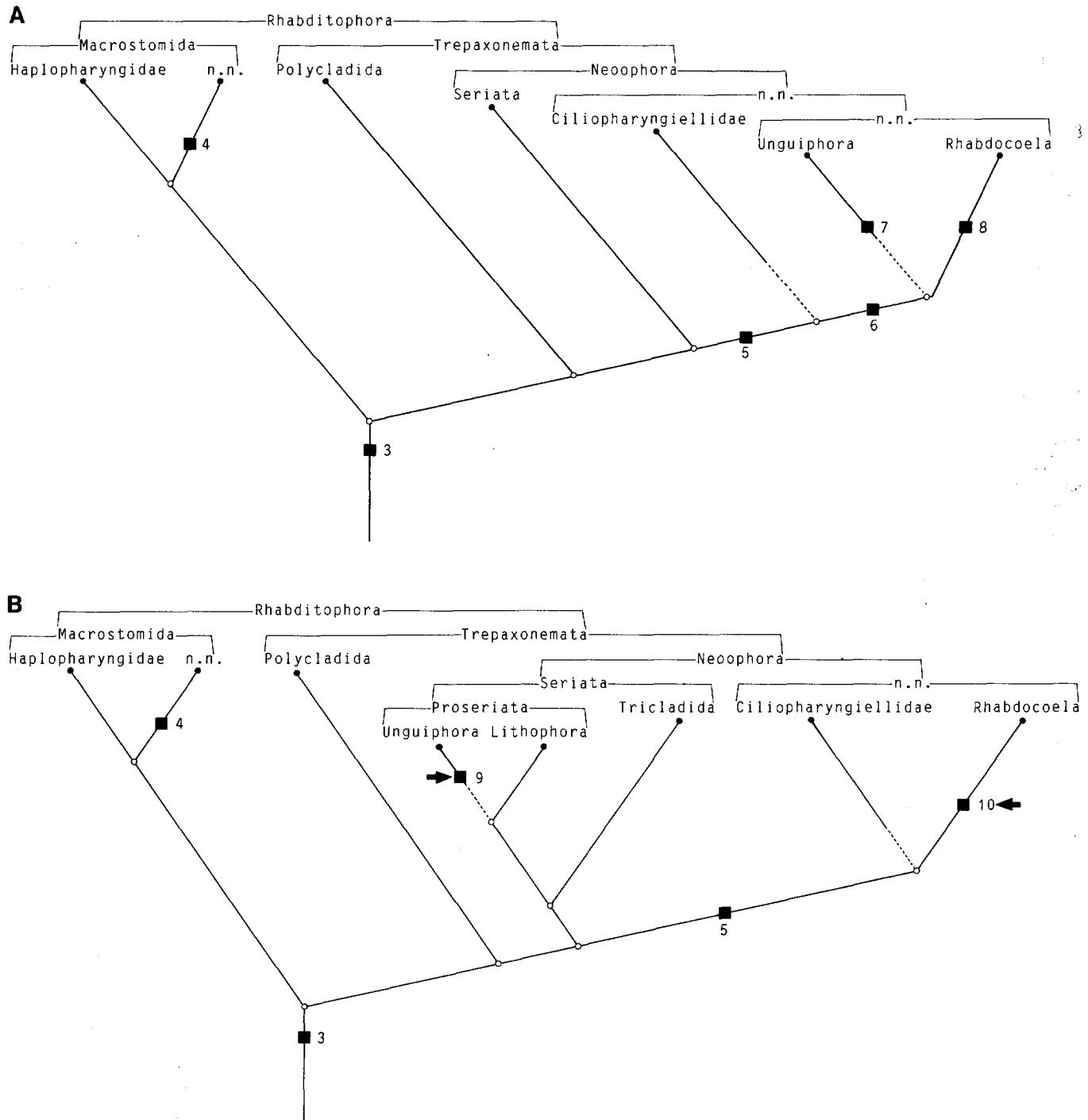


Abb. 29 A, B. Diagramme zum phylogenetischen System der Rhabditophora auf der Basis von Abb. 28 B unter Berücksichtigung der penialen Hartstrukturen. Als Grundlage dient wiederum das phylogenetische System der Plathelminthes von Ehlers (1985a, b) und Ax (1984). Die schwarzen Blöcke stehen hinsichtlich der penialen Hartstrukturen für Merkmale, die wahrscheinlich als Autapomorphien in den Stammlinien der jeweiligen monophyletischen Teiltaxa entstanden sind. A Einmalige Entstehung der Simultan-Stilettbildung innerhalb der Plathelminthes in der Stammlinie eines Taxons Unguiphora + Rhabdocoela. 3 Anlagerung elektronendichten Materials an Mikrofibrillen, Basis der Hartstruktur von faseriger intrazellulärer Matrixsubstanz umgeben. 4 Ersatz des Mikrofibrillengerüstes durch Mikrotubuli. 5 Ausdifferenzierung einer inneren und äußeren intrazellulären Glättungsschicht. 6 Hemi-Simultanbildungsmodus: simultane Bildung des Stilets, proximale Hälfte noch mit „Rohform“; Bildung des distalen Stilettabschnitts durch modifizierte Glättungsschicht bei Reduktion der „Rohform“. 7 Reduktion der intrazellulären Matrixsubstanz an der Stilettbasis. 8 Holo-Simultanbildungsmodus: Aufbau der Stilettwandungen nur noch als modifizierte Glättungsschicht; „Rohform“ fehlt vollständig. B Konvergente Entstehung der Simultan-Stilettbildung innerhalb der Plathelminthes in den Stammlinien der Unguiphora und der Rhabdocoela (Pfeile). 3 Anlagerung elektronendichten Materials an Mikrofibrillen, Basis der Hartstruktur von faseriger intrazellulärer Matrixsubstanz umgeben. 4 Ersatz des Mikrofibrillengerüstes durch Mikrotubuli. 5 Ausdifferenzierung einer inneren und äußeren intrazellulären Glättungsschicht. 9 Hemi-Simultanbildungsmodus: simultane Bildung des Stilets, Ausdifferenzierung einer inneren und äußeren intrazellulären Glättungsschicht, proximale Stilethälfte noch mit „Rohform“; Bildung des distalen Stilettabschnitts durch modifizierte Glättungsschicht bei Reduktion der „Rohform“; Reduktion der intrazellulären Matrixsubstanz an der Stilettbasis. 10 Holo-Simultanbildungsmodus: simultane Bildung des Stilets, Aufbau der Stilettwandungen nur noch als modifizierte Glättungsschicht; „Rohform“ fehlt vollständig

zellen der Macrostomida um Syncytien oder Plasmodien handelt, müssen Untersuchungen an sehr frühen Entwicklungsstadien zeigen, die mit der Anlage der Kopulationsorgane soeben beginnen.

Auch innerhalb der Proseriata treten Abweichungen von der Stilettstruktur der Rhabditophora-Stammart auf, die offenbar Autapomorphien für die Monocelididae – ausgenommen *Achimonocelis* – darstellen (Martens 1985).

Die Stilette der Rhabdocoela entstehen offenbar primär simultan, indem elektronendichtes Material direkt an die Innen- und Außenmembranen der Hartstrukturbildungszellen angelagert wird; eine „Rohform“, die mit einem Macrostomiden- oder Proseriatenstilett vergleichbar ist und ein fibrilläres oder tubuläres Gerüst enthält, wird nicht ausdifferenziert. Deutliche Ansätze zu diesem Modus, der als Holo-Simultanbildung bezeichnet werden soll, finden sich bereits bei *Polystyliphora filum* und *Ciliopharyngiella intermedia*. *P. filum*, von Ax (1958) den Proseriata zugeordnet, bildet die Stilette in den prostatoiden Organen ebenfalls simultan, wobei die Spitzen von ihrer Struktur her sehr den Stiletten der „Typhloplanoiden“ *Marirhynchus longasaeta* und *Adenorhynchus balticus* ähneln; die basalen Teile der Hartelemente mit ihrer „Rohform“, die ein tubuläres Gerüst enthält (Brüggemann 1984), erinnern dagegen an die Stilette von *Macrostomum* (Doe 1982), *Paromalostomum* und *Carenscoilia bidentata* (Ehlers und Ehlers, 1980). Noch stärker ausgeprägt ist die „Rohform“ im Stilett von *Ciliopharyngiella intermedia*: der Aufbau der Hartstruktur erfolgt wie bei *Carenscoilia bidentata* (Proseriata) sukzessiv mit einem fibrillären Gerüst, an das eine elektronendichte Substanz angelagert wird (Ehlers und Ehlers 1980); jedoch wird bei *Ciliopharyngiella intermedia* die so entstandene „Rohform“ innen wie außen mit einer intrazellulären Glättungsschicht versehen. Die Spitzen der prostatoiden Hartstrukturen von *P. filum* und die Stilette der Rhabdocoela können als Weiterentwicklungen dieser Glättungsschicht angesehen werden. Demnach ist die modifizierte sukzessive Stilettbildungsweise von *Ciliopharyngiella intermedia* ursprünglicher als der Hemi-Simultanbildungsmodus von *P. filum*, der seinerseits wiederum ursprünglicher ist als die Holo-Simultanbildung der gemeinsamen Stammart der Rhabdocoela. Letzterer Stilettbildungsmodus repräsentiert eine Autapomorphie des Taxons Rhabdocoela (Abb. 29).

Innerhalb der „Typhloplanoida“ und „Dalyelloidea“ ist im Verlauf der Evolution die Holo-Simultanbildung in unterschiedlicher Weise modifiziert worden. Einen relativ ursprünglichen Typus stellt offenbar die Stilettbildung von *Marirhynchus longasaeta* (Kalyptorhynchia) dar: die Hartstruktur wird ähnlich wie die Stilettspitzen von *P. filum* aufgebaut, jedoch hat die Bildungszelle bei *M. longasaeta* die Form einer rohrförmig aufgerollten und an der Nahtstelle verzahnten Platte, und während der Differenzierungsphase liegen der Oberfläche der entstehenden Wandungen spezielle Tubuli auf. Außerdem wird die Stilettbasis bei *M. longasaeta* durch Anlage vieler einzelner verfestigter Elemente gebildet, die durch Anlagerung elektronendichten Materials an Umfang und Höhe zunehmen und untereinander verkittet werden, so daß massive Wandungen mit unebener Oberfläche, aber annähernd gleichbleibender Stärke entstehen. *Adenorhynchus balticus* zeigt ein unterschiedlich schnelles Dickenwachstum bei der Ausdifferenzierung der Stilettwandungen in Abhängigkeit von der jeweiligen lokalen Wandstärke, und an der Innenseite der

Bildungszelle wird nur um den distalen Teil des Ductus ejaculatorius herum eine Stilettwand ausgebildet. Bei den „Dalyelloidea“ des Taxons *Provortex* hat sich im Verlauf der Evolution der Aufbau der Wandungen geändert. Nach Anlagerung einer ziemlich gleichmäßig dünnen Schicht wenig elektronendichten Materials an die Innen- und Außenmembran der Bildungszelle werden die verbliebenen Zwischenräume unabhängig von ihrer Weite gleichzeitig verfüllt, wodurch eine sehr unterschiedlich strukturierte Stilettwandung entsteht. Auch treten während der Differenzierungsphase in der Bildungszelle abgewandelte Mitochondrien auf, und an der Stilettbasis fehlt eine faserige intrazelluläre Matrixsubstanz.

Die sukzessive Stilettbildungsweise stellt vermutlich eine Autapomorphie des Taxons *Promesostoma* dar; diese Bildungsweise steht offenbar in Zusammenhang mit den z.T. extremen Längen der Hartstrukturen und läßt sich aus der Holo-Simultanbildung ableiten. Die Stilettwandungen werden bei den *Promesostoma*-Arten in gleicher Weise wie die Basis der Hartstruktur von *Marirhynchus longasaeta* aufgebaut, und die Innenmembran der Bildungszelle bleibt frei von Hartsubstanz.

Die jetzt vorliegenden Ergebnisse erlauben noch keine weiterreichenden Rückschlüsse über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Rhabdocoela. Weitere Arten müssen hinsichtlich der Struktur und des Bildungsmodus ihrer penialen Hartgebilde untersucht werden, um Hinweise insbesondere zur Neugruppierung der „Typhloplanoida“ und der „Dalyelloidea“ in Monophyla zu erhalten.

Besondere Schwierigkeiten bereitet eine Diskussion der Stellung von *Ciliopharyngiella* und *Polystyliphora* im phylogenetischen System der Plathelminthes. Hinsichtlich des Penisstilets und seiner Differenzierung zeigt *C. intermedia* gegenüber den Rhabdocoela mehrere plesiomorphe Merkmale: die sukzessive Bildung der Hartstruktur, der Aufbau eines fibrillären Gerüstes und die Anlagerung elektronendichten Materials sowie die Einbettung der Stilettbasis in eine basallaminaähnliche intrazelluläre Matrixsubstanz; diese Merkmale sind bereits bei der Stammart der Rhabditophora vorhanden gewesen und von bestimmten Macrostomida (Haplopharyngidae) und Proseriata (*Carenscoilia* und *Achimonocelis*, vgl. Martens 1985) nahezu unverändert beibehalten worden. Eine intrazelluläre Glättungsschicht fehlt den Macrostomida und auch *Carenscoilia* und *Achimonocelis*, offenbar ein plesiomorpher Zustand; dieses Merkmal ist innerhalb der Rhabditophora erst später evoluiert worden und findet sich in mehr oder weniger modifizierter Form bei *Polystyliphora* und den Rhabdocoela. Die Hemi-Simultanbildung von *Polystyliphora filum* läßt sich derzeit so bewerten: Hier ist in der basalen Hälfte eine „Rohform“ vorhanden, ein ursprünglicher, von der Stammart der Rhabditophora übernommener Zustand. Die Glättungsschicht in diesem Bereich des Stilets entspricht den Verhältnissen bei *Ciliopharyngiella intermedia* (s.o.). Die simultane Bildung der Stilette von *P. filum* sowie Struktur und Differenzierung ihrer Spitzen lassen sich als Synapomorphien mit den Rhabdocoela bewerten, jedoch kann eine konvergente Entstehung dieser Merkmale in den Stammlinien der Unguiphora einerseits und der Rhabdocoela andererseits nicht ausgeschlossen werden (Abb. 29). Die Rückbildung der faserigen intrazellulären Matrixsubstanz, die auch bei den Rhabdocoela vorhanden ist, repräsentiert eine mögliche Autapomorphie von *Polystyliphora*, u.U. auch eine Synapomorphie der Polystyliphoridae und

Nematoplanidae, falls dieses Merkmal auch bei dem letztgenannten Taxon auftreten sollte.

In der vorliegenden Literatur wird *Polystyliphora* zu den Proseriata gestellt; zusammen mit den Nematoplanidae werden die Polystyliphoridae von Sopott-Ehlers (1984, 1985) als Unguiphora der Schwestergruppe Lithophora innerhalb der Proseriata gegenübergestellt. Nach Schockaert (1985) bilden die Polystyliphoridae wie auch die Nematoplanidae sogar nur sehr rangniedere Teiltaxa der Proseriata. Die Schwestergruppe der Polystyliphoridae + Nematoplanidae bildet im letzteren Fall ein Teiltaxon der statocystentragenden Proseriata, der Lithophora, die Schockaert als paraphyletische Gruppe interpretiert. Die Polystyliphoridae und die Nematoplanidae weisen Synapomorphien auf in Form von mehr als zwei Germarien, eines sehr ähnlichen hakenförmigen Penisstilets und einer besonderen abgewandelten Struktur innerhalb der Collarrezeptoren (Ax 1958, 1966; Ax und Ax 1974; Sopott-Ehlers 1984, 1985). Wie die übrigen Proseriata besitzen beide Taxa an ihren lokomotorischen Epidermiszilien Horizontalwurzeln, die kranialwärts konvergieren; dieses Merkmal bewertet Schockaert (1985) als eine Autapomorphie des Taxons Proseriata. Als Konsequenz dieses Sachverhaltes ergibt sich:

(1) Wird die Simultanbildung der Stilette als ein nur einmal innerhalb der Plathelminthes entstandenes Merkmal bewertet und bildet dieses Merkmal eine Synapomorphie zwischen *Polystyliphora* (bzw. den Unguiphora) und den Rhabdocoela (Abb. 29 A), so müßten die follikulären Gonaden von *Polystyliphora* (bzw. den Unguiphora) und auch die konvergierenden Kranialwurzeln konvergent zu den Verhältnissen bei den (restlichen) Proseriata, den Proseriata Lithophora, bzw. – bei den follikulären Gonaden – den gesamten Seriata entstanden sein. Im Bau des Pharynx (vertikal stehender Pharynx plicatus) wären die Unguiphora ursprünglicher als die Rhabdocoela (Pharynx bulbosus).
(2) Verbleibt *Polystyliphora* im Taxon Poseriata, so müssen folgende Merkmale im Bereich des Stilets konvergent zu den Rhabdocoela entstanden sein: Simultanbildung des Stilets (wenn auch nur als Hemi-Simultanbildung) und Ausdifferenzierung einer Glättungsschicht (Abb. 29 B).

Ciliopharyngiella intermedia wurde von Ax (1952a) aufgrund der Ausbildung der Vitellarien in Follikeln mit serialer Anordnung mit Vorbehalt den Proseriata zugeordnet; Ehlers (1972) bezieht in seine Betrachtungen auch die Struktur des Pharynx bulbosus ein und stellt *C. intermedia* zu den „Typhloplanoida“. Der modifizierte Sukzessivbildungsmodus des Stilets von *C. intermedia* erscheint ursprünglicher als die Simultanbildungen bei *Polystyliphora* und den Rhabdocoela; ist ein solcher Simultanbildungsmodus nur einmal innerhalb der Plathelminthes entstanden, wäre den Ciliopharyngiellidae eine Stellung als Schwestergruppe eines Taxons, bestehend aus den Unguiphora und den Rhabdocoela, zuzuweisen (Abb. 29 A). Die Anordnung der Vitellarien von *Ciliopharyngiella* in serialen Follikeln müßte dann konvergent zu den Proseriata entstanden sein, während sich der Abschluß des Pharynx gegen das Parenchym durch ein Septum konvergent zum Pharynx bulbosus entwickelt haben müßte. Wird eine konvergente Entstehung des Simultanbildungsmodus bei den Unguiphora und den Rhabdocoela postuliert, müßten die Ciliopharyngiellidae eine Stellung als Schwestergruppe der Rhabdocoela einnehmen (Abb. 29 B); der Pharynx bulbosus und die intrazelluläre Glättungsschicht beim Aufbau des Stilets bilden in diesem Fall Synapomorphien zwischen den Ciliopharyngiellidae und den Rhabdocoela, wobei das letztere Merkmal konvergent zu den Verhältnissen bei den Unguiphora entstanden sein müßte.

Danksagungen. Herrn Prof. Dr. P. Ax danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit und die großzügige Förderung. Frau Dr. B. Ehlers und Herrn Dr. U. Ehlers sei für die freundliche Unterstützung und eingehende Diskussionen gedankt.

Die Arbeit wurde von der Akademie der Wissenschaften und der Literatur Mainz durch Bereitstellung von Sachmitteln gefördert.

Abkürzungen

ae	Atriumepithelzelle
ag	Atrium genitale
am	Atriummuskulatur
ba	Bakterium
bl	Basallamina oder vergleichbare Interzellulärsubstanz
bm	Bulbusmuskulatur
bz	Stilettbildungszelle
cw	Cilienwurzel
de	Ductus ejaculatorius
dr	Drüsenvorhang
dz	Ductuszelle
fz	Füllzelle
hd	Hemidesmosom
hz	Hüllzelle
k	Kern einer Stilett- bzw. Nadelbildungszelle
m	entstehende Muskulatur
ma	Macula adhaerens
mc	Muskelzylinder
mf	Mikrofibrillen
mv	Mikrovilli
n	Nerv
nz	Nadelbildungszelle
pm	äußere Penismuskulatur
rm	Ringmuskulatur
s	Stilett
sd	Septatdesmosom
sg	Sekretgang
sgz	Sekretgangzelle
skg	Spermakornsekretgang
skr	Spermakornsekretrohr
sm	stilettumhüllende Muskulatur
sn	Stiletttnadel
sna	Stilettnaht
sp	Spermium
sz	Sekretzelle
vg	Vesicula granulorum
vgm	Muskulatur der Vesicula granulorum
za	Zonula adhaerens

Literatur

- Ax P (1951) Die Turbellarien des Eulitorals der Kieler Bucht. Zool Jb Syst 80:277–378
Ax P (1952a) *Ciliopharyngiella intermedia* nov. gen. nov. spec., Repräsentant einer neuen Turbellarien-Familie aus dem marinen Mesopsammon. Zool Jb Syst 81:286–312
Ax P (1952b) Turbellarien der Gattung *Promesostoma* von den deutschen Küsten. Kieler Meeresf 8:218–226
Ax P (1956) Turbellarien der Gattung *Promesostoma* von der französischen Atlantikküste. Kieler Meeresf 12:110–113
Ax P (1958) Vervielfachung des männlichen Kopulationsapparates bei Turbellarien. Verh Dtsch Zool Ges Graz 1957:227–249
Ax P (1959) Zur Systematik, Ökologie und Tiergeographie der Turbellarienfauna in den ponto-kaspischen Brackwassermee- ren. Zool Jb Syst 87:43–184

- Ax P (1966) Das chordoide Gewebe als histologisches Lebensmerkmal der Sandlückenfauna des Meeres. *Naturwiss Rundsch* 19:282–289
- Ax P (1984) Das phylogenetische System. Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogene. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart – New York
- Ax P (1985) The position of the Gnathostomulida and Plathelminthes in the phylogenetic system of the Bilateria. In: Conway-Morris S, George JD, Gibson R, Platt HM (eds) *The origins and relationships of lower invertebrates*. Oxford University Press, Oxford, pp 168–180
- Ax P, Ax R (1974) Interstitial Fauna von Galapagos. VII. Nematoplaniidae, Polystyliphoridae, Coelogynoporidae (Turbellaria, Proseriata). *Mikrofauna Meeresboden* 29:1–28
- Ax P, Ax R (1977) Interstitial Fauna von Galapagos. XIX. Monocelididae (Turbellaria, Proseriata). *Mikrofauna Meeresboden* 64:1–44
- Ax P, Heller R (1970) Neue Neorhabdocoela (Turbellaria) vom Sandstrand der Nordsee-Insel Sylt. *Mikrofauna Meeresboden* 2:1–46
- Bedini C, Papi F (1974) Fine structure of the turbellarian epidermis. In: Riser NW, Morse MP (eds) *Biology of the Turbellaria*. McGraw-Hill, New York, pp 108–147
- Bilques FM, Freeman RN (1969) Histogenesis of the rostellum of *Taenia crassiceps* (Zeder, 1800) (Cestoda), with special reference to hook development. *Canadian Journal of Zoology* 47:251–261
- Bresciani J, Køie M (1970) On the ultrastructure of the epidermis of the adult female of *Kronborgia amphipodica* Christensen & Kanneworff, 1964 (Turbellaria, Neorhabdocoela). *Ophelia* 8:209–230
- Brüggemann J (1984) Ultrastruktur und Differenzierung der prostatoiden Organe von *Polystyliophora filum* (Plathelminthes, Proseriata). *Zoomorphology* 104:86–95
- Brüggemann J (1985a) Ultrastructural investigations on the differentiation of genital hard structures in free-living plathelminths and their phylogenetic significance. *Developments in Hydrobiology*: im Druck
- Brüggemann J (1985b) Ultrastructure and formation of the bursa mouth piece of *Philocelis cellata* (Plathelminthes, Acoela). *Hydrobiologia*: im Druck
- Burton PR (1964) The ultrastructure of the integument of the frog lung-fluke *Haematoloechus medioplexus* (Trematoda: Plagiorchiidae). *J Morph* 115:305–318
- Cohen C, Reinhardt B, Castellani L, Norton P, Stirewalt M (1982) *Schistosoma* surface spines are „crystals“ of actin. *J Cell Biol* 95:987–988
- Collin WK (1968) Electron microscope studies of the muscle and hook systems of hatched oncospheres of *Hymenolepis citelli* McLeod 1933 (Cestoda: Cyclophyllidea). *J Parasit* 54:74–88
- Doe DA (1976) The proboscis hooks in Karkinorhynchidae and Gnathorhynchidae (Turbellaria, Kalyptorhynchia) as basement membrane or intracellular specializations. *Zool Scr* 5:105–115
- Doe DA (1977) Fine structure of „cuticular“ structures in Plathelminthes. *Amer Zool* 17:970
- Doe DA (1982) Ultrastructure of copulatory organs in Turbellaria. I. *Macrostomum* sp. and *Microstomum* sp. (Macrostomida). *Zoomorphology* 101:39–59
- Dorey AE (1965) The organization and replacement of the epidermis in acoelous Turbellarians. *Quart J Micr Sci* 106:147–172
- Dörjes J (1968) Die Acoela (Turbellaria) der Deutschen Nordseeküste und ein neues System der Ordnung. *Z Zool Syst Evolutforsch* 6:56–452
- Ehlers U (1972) Systematisch-phylogenetische Untersuchungen an der Familie Solenopharyngidae (Turbellaria, Neorhabdocoela). *Mikrofauna Meeresboden* 11:1–78
- Ehlers U (1974) Interstitial Typhloplanoida (Turbellaria) aus dem Litoral der Nordseeinsel Sylt. *Mikrofauna Meeresboden* 49:1–102
- Ehlers U (1985a) Das phylogenetische System der Plathelminthes. Akademie der Wissenschaften und der Literatur Mainz und G Fischer Verlag, Stuttgart
- Ehlers U (1985b) Phylogenetic relationships within the Plathelminthes. In: Conway-Morris S, George JD, Gibson R, Platt HM (eds) *The origins and relationships of lower invertebrates*. Oxford University Press, Oxford, pp 143–158
- Ehlers U, Dörjes J (1979) Interstitial Fauna von Galapagos. XXIII. Acoela (Turbellaria). *Mikrofauna Meeresboden* 72:1–74
- Ehlers B, Ehlers U (1980) Struktur und Differenzierung penialer Hartgebilde von *Carencoilia bidentata* Sopott (Turbellaria, Proseriata). *Zoomorphologie* 95:159–167
- Garrone R (1978) Phylogenesis of connective tissue: morphological aspects and biosynthesis of sponge intercellular matrix. *Frontiers of Matrix Biology* 5:1–250
- Henley C (1970) Changes in microtubules of cilia and flagella following negative staining with phosphotungstic acid. *Biol Bull* 139:265–276
- Hockley DJ (1973) Ultrastructure of the tegument of *Schistosoma*. *Advances in Parasitology* 11:233–305
- Hulinska D, Fedoseenko VM (1977) Studies on the fine structure of the rostellar hooks of *Multiceps endothoracicus* during ultimate phase of their formation. *Folia Parasitologica (Praha)* 24:347–351
- Karling TG (1949) Studien über Kalyptorhynchien (Turbellaria). II. Die Familien Karkinorhynchidae und Diascorhynchidae. *Acta Zool Fenn* 58:1–42
- Karling TG (1956) Morphologisch-histologische Untersuchungen an den männlichen Atrialorganen der Kalyptorhynchia (Turbellaria). *Ark Zool Ser 2*, 9:187–279
- Karling TG (1963) Some evolutionary trends in turbellarian morphology. In: Dougherty EC (ed) *The lower Metazoa*. University of California Press, Berkeley, Calif, pp 225–233
- Karling TG (1980) Revision of Koinocystididae (Turbellaria). *Zool Scr* 9:241–269
- Klima J (1961) Elektronenmikroskopische Studien über die Feinstruktur der Trichaden (Turbellaria). *Protoplasma* 54:101–162
- Klima J (1967) Zur Feinstruktur des acoelen Süßwasser-Turbellars *Oligochoerus limnophilus* (Ax und Dörjes). *Ber Nat-Med Ver Innsbruck* 55:107–124
- Knapp MF, Mill PJ (1971) The fine structure of ciliated sensory cells in the epidermis of the earthworm *Lumbricus terrestris*. *Tissue and Cell* 3:623–636
- Køie M (1971) On the histochemistry and ultrastructure of the tegument and associated structures of the cercaria of *Zoogonoides viviparus* in the first intermediate host. *Ophelia* 9:165–206
- Lanfranchi A (1978) Morphology and taxonomy of two new Otoplanids (Turbellaria, Proseriata) from the Ligurian Sea. *Zool Scr* 7:249–254
- Luther A (1943) Untersuchungen an rhabdocoelen Turbellarien. IV. Über einige Repräsentanten der Familie Proxenidae. *Acta Zool Fenn* 38:1–95
- Luther A (1948) Untersuchungen an rhabdocoelen Turbellarien. VII. Über einige marine Dalyellioidea. VIII. Beiträge zur Kenntnis der Typhloplanoida. *Acta Zool Fenn* 55:1–122
- Luther A (1962) Die Turbellarien Ostfennsandiens. III. Neorhabdocoela 1. Dalyellioidea, Typhloplanoida: Byrsophlebidae und Trigonostomidae. *Fauna Fennica* 12:1–71
- MacRae EK (1967) The fine structure of sensory receptor processes in the auricular epithelium of the planarian, *Dugesia tigrina*. *Z Zellforsch* 82:479–494
- Maillard C, Gonzalez J, Noisy D (1982) A scanning electron microscope study of the male copulatory sclerite of the monogenean *Diplectanum aequans*. *Parasitology* 84:63–64
- Mainitz M (1977) The fine structure of the stylet apparatus in Gnathostomulida Scleroperalia and its relationship to turbellarian stylets. *Acta Zool Fenn* 154:163–174
- Martens EE (1984) Ultrastructure of the spines in the copulatory organ of some Monocelididae (Turbellaria, Proseriata). *Zoomorphology* 104:261–265
- Martens EE (1985) Comparative ultrastructure of copulatory or-

- gans provided with a stylet in Proseriata (Turbellaria). *Hydrobiologia*: im Druck
- Martens E, Schockaert ER (1981) Observations on the ultrastructure of the copulatory organ of *Archilopsis unipunctata* (Fabricius, 1826) (Proseriata, Monocoelidae). *Hydrobiologia* 84:277-285
- Moczon T (1971) Histochemical study of the development of embryonic hooks in *Hymenolepis diminuta* (Cestoda). *Acta Parasitologica Polonica* 19(23):269-274
- Mount PM (1970) Histogenesis of the rostellar hooks of *Taenia crassiceps* (Zeder 1800) (Cestoda). *J Parasit* 56:947-961
- Nagano T (1962) An electron microscopic observation on the cross-striated fibrils occurring in the human spermatocyte. *Z Zellforsch mikrosk Anat* 58:214-218
- Ogren RE (1958) The hexacanth embryo of a dilepidid tapeworm. I. The development of the hooks and contractile parenchyma. *J Parasit* 44:477-483
- Pawlak R (1969) Zur Systematik und Ökologie (Lebenszyklen, Populationsdynamik) der Turbellarien-Gattung *Paromalostomum*. Helgoländer wiss Meeresunters 19:417-454
- Reuter M (1975) Ultrastructure of the epithelium and the sensory receptors in the body wall, the proboscis and the pharynx of *Gyratrix hermaphroditus* (Turbellaria, Rhabdocoela). *Zool Scr* 4:191-204
- Rieger RM (1971a) Die Turbellarienfamilie Dolichomacrostomidae nov. fam (Macrostomida). I. Teil. Vorbemerkungen und Karlingiinae nov. subfam. 1. *Zool Jb Syst* 98:236-314
- Rieger RM (1971b) Die Turbellarienfamilie Dolichomacrostomidae Rieger. II. Teil. Dolichomacrostominae 1. *Zool Jb Syst* 98:569-703
- Rieger RM, Doe DA (1975) The proboscis armature of Turbellaria-Kalyptorhynchia, a derivative of the basement lamina? *Zool Scr* 4:25-32
- Rieger RM, Mainitz M (1977) Comparative fine structure study of the body wall in Gnathostomulida and their phylogenetic position between Platyhelminthes and Aschelminthes. *Z zool Syst Evolut-forsch* 15:9-35
- Schilke K (1970) Kalyptorhynchia (Turbellaria) aus dem Eulitoral der deutschen Nordseeküste. Helgoländer wiss Meeresunters 21:143-265
- Schockaert ER (1985) Phylogenetic relationships within the Seriata: an alternative. *Hydrobiologia*: im Druck
- Shaw MK (1979a) The ultrastructure of the clamp sclerites in *Gastrocotyle trachuri* and other clamp-bearing monogeneans. *Z Parasitenkd* 59:43-51
- Shaw MK (1979b) The development of the clamp bearing attachment organs of the monogenean *Gastrocotyle trachuri*. *Z Parasitenkd* 59:277-294
- Shaw MK (1981) The ultrastructure of the pseudohaptoral squamodiscs of *Diplectanum aequans* (Monogenea). *Parasitology* 82:231-240
- Sleigh MA (1962) The biology of cilia and flagella. Pergamon, Oxford
- Soltynska MS, Mroczka B, Moraczewski J (1976) Ultrastructure of epidermis in Turbellaria from the family Catenulida (Archioophora). *J Submicrosc Cytol* 8:293-301
- Sopott-Ehlers B (1984) Epidermale Collar-Rezeptoren der Nematoplaniidae und Polystylinphoridae (Plathelminthes, Unguiphora). *Zoomorphology* 104:226-230
- Sopott-Ehlers B (1985) The phylogenetic relationships within the Seriata. In: Conway-Morris S, George JD, Gibson R, Platt HM (eds) The origins and relationships of lower invertebrates. Oxford University Press, Oxford, pp 159-167
- Swiderski Z (1972) La structure fine de l'oncosphère du Cestode *Catenotaenia pusilla* (Goeze 1782) (Cyclophyllidea, Catenotaeniidae). *La Cellule* 69:207-237
- Swiderski Z (1973) Electron microscopy and histochemistry of oncosphaeral hook formation by the cestode *Catenotaenia pusilla*. *Int J Parasitol* 3:27-33
- Swiderski Z (1976) Oncosphaeral hook morphogenesis in the davaeid cestode *Inermicapsifer madagascariensis* (Davaine, 1870) Baer, 1956. *Int J Parasitol* 6:495-504
- Threadgold LT (1975) *Fasciola hepatica*: the ultrastructure of the epithelium of the seminal vesicle, the ejaculatory duct and the cirrus. *Parasitology* 71:437-443
- Trelstad RL, Hayaski K, Gross J (1976) Collagen fibrillogenesis: intermediate aggregates and suprafibrillar order. *Proc Nat Acad Sci USA* 73:4027-4031
- Tyler S (1976) Comparative ultrastructure of adhesive systems in the Turbellaria. *Zoomorphologie* 84:1-76
- Westblad E (1949) Studien über skandinavische Turbellaria Acoela V. *Ark Zool* 41A(7):1-83
- Westheide W (1979) Ultrastruktur der Genitalorgane interstitieller Polychaeten. II. Männliche Kopulationsorgane mit intrazellulären Stilettsäben in einer *Microphthalmus*-Art. *Zool Scr* 8:111-118

Eingegangen im Februar 1985