

# STRUKTÚRA ÉS ONTOGENEZIS A CILIOPHORÁK EVOLÚCIÓJÁBAN

KORMOS JÓZSEF

JATE Állattani Tanszék, Szeged

A csillós véglények szervezete különösen két differenciálódásban gazdag. Egyik a faringeális készülék változatos szerkezete, másik a csillóapparátusok sokoldalúsága. A sejtgarat nagyobb részben a bazális testek morfo-genetikai tevékenysége által, kisebb részben attól függetlenül szerveződik. Erre ugyan már utaltam (65), de az akkori eredményeket nem részleteztem, a típusok teljesebb összehasonlító értékeléséhez pedig további vizsgálatra volt szükség. A megfigyelések kiegészítése közben az irodalmi adatok is gyarapodtak. Bár a jövő vizsgálatok további szerkezeti változatokat felmutathatnak, lényegesen újat már nem várhatunk. Az eddig ismert példák segítségével az evolúciós változásokat nemcsak a gimnosztomások, hanem a többi csillósok kategóriájában is reálisabban mérlegelhetjük.

A változatosság a kinetoszomális struktúrák és csoportosulások kialakításában még látványosabb. Erre vonatkozólag már nagyobb az ismeretanyag (28, 40, 49), de az evolúciós kérdésekkel kapcsolatban sok kiegészítésre van szükség, mert legtöbb esetben Gymnostomákra kell a kategóriákat vonatkoztatni.

Nyomatékosan szerepel a filogenetikai problémákban a Ciliatavéglények adhéziós és nyélképző organelluma. Az eltérő típusok vizsgálata már azért is aktuális, mert a berendezések némelyikét gyakran citosztoma-maradványként értékelték. A legösszetettebb evolúciós problémák éppen e sejtszervek feltételezett eredetéhez és a citofárinx változásaihoz kapcsolódnak.

Korábbi vizsgálatok eredményeként úgy látszott, hogy sem a Suctoriáknál, sem általában a Ciliátáknál nem várható más fejlődési típus felbukkanása, mint amit megismertünk. Most mégis arról kell beszámolni, hogy némely oligotrichida olyan módon hozza létre az embriókezdeményt, mely különbözik a többi típustól és amelynél teljesebben „de novo” formálódás aligha lehetséges.

A faringeális, infraciliáris és szkopoláris struktúrára, továbbá az ontogenezisre vonatkozó mind teljesebb ismeretek szolgálnak alapul az evolúciós értékelésre és egyúttal arra, hogy a kategóriák filogenetikai és rendszertani helyzetét újra mérlegeljük.



## I. Citofaringeális struktúrák a gymnostomata véglényekben

Néhány példán már utaltam arra, hogy a véglények sejtgaratjának belső csőve, a faringeális cső, szerkezeti rokonságot mutat a tentakuláris csővel (65). A faringeális cső azonban csak egyik és nem is a legfeltűnőbb alkotója a Gymnostomata-csillósok gyakran erőteljes garatberendezésének. A fénymikroszkópos vizsgálatok a belső csövet nem jelzik, mert a garatvarsa rostjai (a varsalécek vagy nemadezmák) eltakarják. Ezért kérdéses, hogy a belső cső általánosan elterjedt-e a Gymnostomatidákban, megtalálható-e más véglénycsoportokban és módosulhat-e annyira, hogy alapvonásai is megváltoznak? A válasz érdekében részletesebben kell foglalkozni az időközben megismert típusokkal.

### 1. Faringeális típusok

A faringeális struktúra-típusok jellemzésében a következő szerkezeti elemek szerepelnek:

Faringeális kinetoszómák.

Faringeális külső, felső cső (kinetolamelláris cső).

Faringeális külső, alsó cső. Ez a tulajdonképpeni varsakészülék, melyet a varsalécek alkotnak.

Faringeális belső cső. Ez a szorosabb értelemben vett faringeális cső. a Suctoriák szívócsövének (tentakuláris cső) a megfelelője.

A citosztóma alkata.

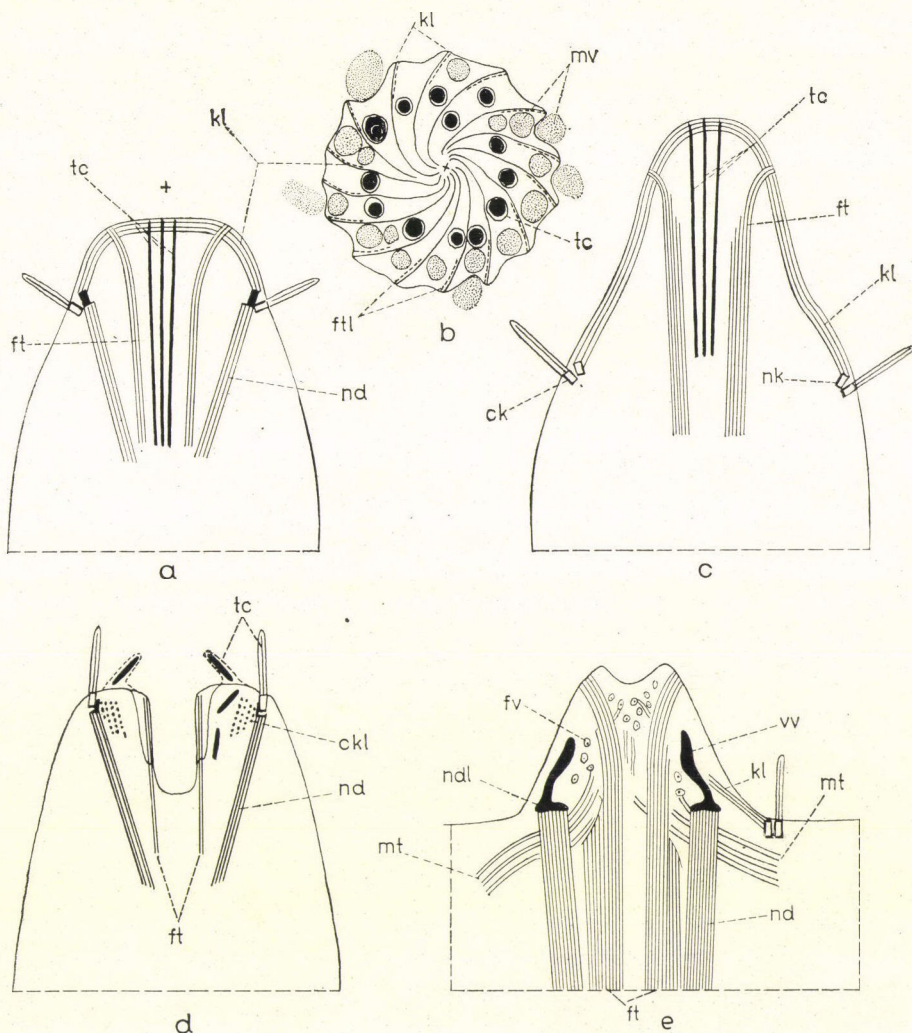
Mindezeknek a szerkezeteknek az értékelése alapján a saját vizsgálatok eredményeként hat különböző típust tudok bemutatni; ezek — képviselőik neve után — a következők: *Enchelyodon*, *Lacrymaria*, *Didinium*, *Coleps*, *Balanophrya*, *Chilodonella*.

#### a) *Enchelyodon* típus

A faringeális kinetoszómák kettősek és közelítőleg radiális helyzetűek; kettőjük közül a külső csillós, a belső csillótlan (1a, 2. ábra és 1. kép). Elsősorban az utóbbinak van garatképző morfogenetikai szerepe. Apikális irányban tubuláris rostlemez bocsát, mely megfelel a tranzverzális rostlemeznek, de annál több rostot tartalmaz. E lemezek körkörösén elhelyezkedve, de egymáshoz nem szorosan záródva, a kinetolamelláris felső csövet alkotják. A csillótlan kinetoszómák alapjához kapcsolódó sötét, homogén talplemeztől a sejt belseje felé szorosan záródó, tubuláris elemekből alkotott ún. nemadezmák, varsalécek nyúlnak. Ezek együttese alkotja a lefelé szűkülő varsakészüléket. A vizsgált fajban a lécek egységesek, nem kettős osztatúak.

A citosztóma egyszerű sejthártyával zárt, többnyire kissé domború felületű. A sejthártyát az alatta futó kinetolamellák erősítik, melyek fönt,



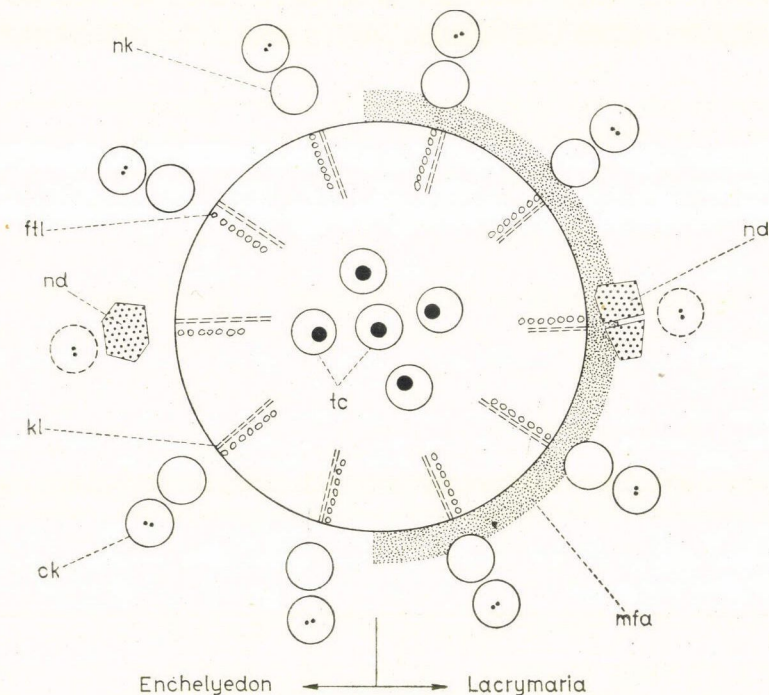


1. ábra. Citofaringeális szerkezeti típusok hosszmetzeti képe. a: *Enchelyodon* sp.; b: *Enchelyodon* apikális része a csúcson spirálisan összefutó kinetolamellákkal (+ metszet alapján); c: *Didinium balbiani*; d: *Balanophrya* (*Holophrya*) sp.; e: *Chilodonella uncinata*.

Kl: Kinetolamellák (a csillóatlan kinetoszómaokról erednek); ckl: virkuláris kinetolamella; fil: faringeális cső; ft: faringeális cső; vv: varsavilla (egyik ága látható); ndl: nemadezma véglemeze; zc: toxiciszta. (A toxiciszta „d”-ben — *Balanophrya* — a valóságban nem egyszintben van a csillókkal, hanem közöttük. Ezért jelzi a pepillát szaggatott vonal.) fv: faringeális cső egy-egy tubuláris lemeze; fv: faringeális vezikulum; mt: makrotribulus; + : a kinetolamellák találkozási helye a csúcson [ nd: a bazális testből eredő nemadezma

az apikális felület közepén találkozni úgy, ahogyan az 1b rajz mutatja. Ide irányulnak a hosszú toxiciszták, melyek a zsákmány elejtését és megragadását biztosítják. A csillósortok között egészen a citosztómaig mukoid vezikulumok sorakoznak. A felül zárt citosztómának a peremét körben a belső vagy farin-





2. ábra. Enchelyodon (baloldalt) és a Lacrymaria (jobbaldalt) diagramja; ck: csillós kinetoszóma; nk: csupasz kinetoszóma; mfa: mikrofibrilláris gyűrű

geális cső lemezeinek eredési helye jelzi. Annyi rostlemeze van, amennyi a kinetoszóma-párok illetve a kinetolamellák száma.

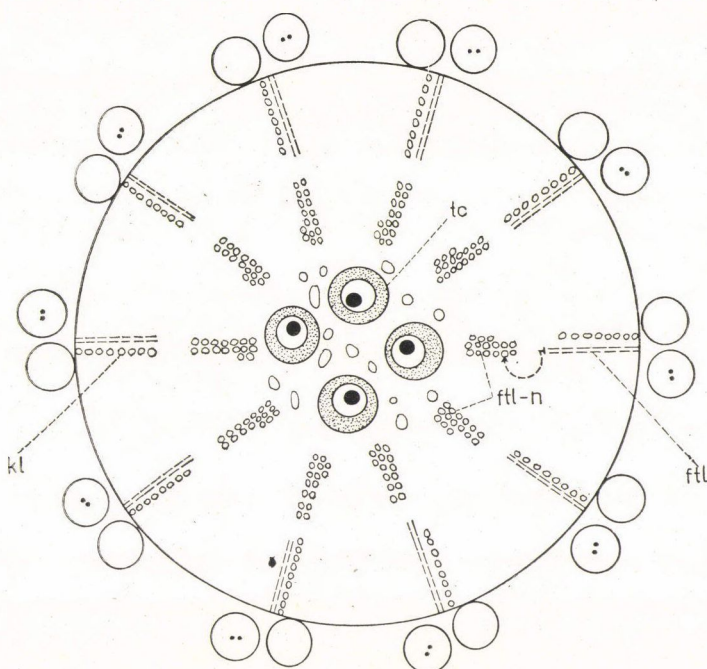
Az Enchelyodon készülékéhez hasonló az Enchelysé is. A Spathidiumé is csak a citosztóma hosszú, hasítókszerű alakjában különbözik, de hasonlít a faringeális apparátus szerkezetében.

#### b) Lacrymaria típus

E típus apparátusának rostszerkezete lényegében megegyezik az Enchelyodonéval, de egyéb járulékos alkatelemekben mégis jellemző a különbség.

A megegyező elemek közül a belső cső gyengébben fejlett, de azért biztosan megtalálható. A nemadezmák itt kettősek, hosszukban két kötegre válnak. Bár a köteg véglemeze a csillótlan kinetoszóma alatt fekszik, a kettéválás mégis arra vall, hogy a csillós bazális testnek is van hatása a kialakulásra. Egyik — a keskenyebb — nemadezmarész a csillós bazális test hatása alatt formálódik. Érdeemes megemlíteni, hogy a kontraktilis nyakú *Lacrymaria olor*-ban a felső cső a megszokott, tubuláris lemezekből épül, egy másik, nem kontraktilis fajban viszont tömött, széles rostokból.





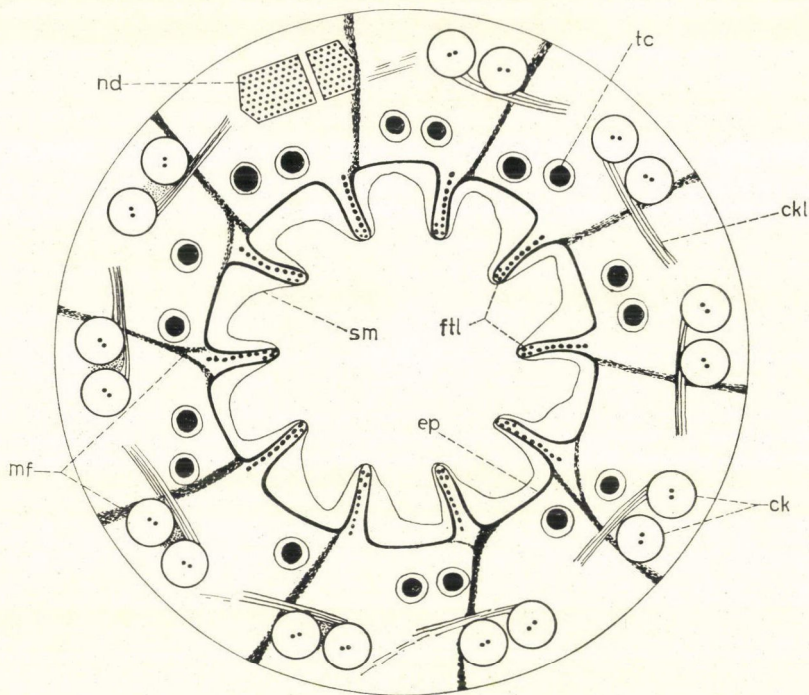
3. ábra. *Didinium balbiani* faringeális diagramja. A faringeális cső lemezei a rajzon kétszer szerepelnek, annak jelzéséül, hogy a lamellák (*ftl*) eredési helyüktől a citoplazmába mélyülve többretegű nemadezmává szélesednek (*ftl-n*)

Az Enchelyodontól két meghatározott tulajdonságban különbözik a Lacrymaria garattájéka. Egyik nagy mikrofibrilláris körgyűrű (2. ábra és 2. kép). Ez a csillóatlan kinetoszómához simul, azok belső felületén, megszakítatlan körvonalban. Szélessége kb. olyan mint a kinetoszómáé, de annál magasabbra terjeszkedik.

Másik sajátossága a Lacrymariának a perifaringeális pektinellák csoportja. Ezeket szerkezetük miatt később még külön kell említeni, de néhány megjegyzést itt is érdemelnek, mert a faringeális kinetoszómák tulajdonképpen a pektinellák felső tagjai. A pektinellák spirálisan haladnak az apikális irányban, de a fő tengelyre csaknem merőlegesen hajolva. A legfelső 2—2 csillós bazális testhez a belső, oldalon 2—2 csillóatlan kinetoszóma csatlakozik; a kb. 15 pektinellához 15×2 körben sorakozva egymás mellett. Mindegyik alól kétosztatú nemadezma nyúlik. A pektinellák bazális testeit összekötő szerkezet egyúttal a faringeális sejtfelület megerősítésében is hasznos.

### c) *Didinium* típus

Ezt a *Didinium balbiani* példáján vizsgáltam. A *D. rostrata*-ra vonatkozó ismertetés (123) egyes részeiben nem megfelelő. Így a kinetolamelláris gyűrű eredetét másként értelmezi, mint ahogyan a *D. balbiani*-ban találtam. Ti. e



4. ábra. Coleps faringeális diagramja. *ckl*: körkörös kinetolamellák; *mf*: mikrofibrilláris köteg; *sm*: faringeális sejtmembrána; *ep*: epiplazma

tubuláris lemezek az *Enchelyodon* és *Lacrymaria* lemezeihez hasonlóan, a pektinellák csillótlan bazális testeinek tranzverzális rostjaiként erednek és nyúlnak fel az ormány végéig.

E típusban a csillótlan faringeális kinetoszómák alatt nem fejlődtek nemadezmák, valódi varsakészülék nincsen (1c ábra és 2. kép). Ennek ellenére az ormányban mégis találunk nemadezmákat (3. ábra). Ezek azonban a faringeális (belső) cső alkatelemei. Ti. a *Didinium*-ban a belső cső egyedül látja el a varsakészülék szerepét és a nemadezmák hiánya azáltal pótlódik, hogy a belső cső lemezei rendkívül megerősödnek, többrétegűvé, nemadezmajellegűvé válnak! A cső eredési helye (a citosztóma pereme) az *Enchelyodon*-éhoz hasonló. Minden kinetolamella mellett egy-egy faringeális lemez található. Fent még egysorosak, de kissé lejjebb kettesével összekapcsolódnak. Mélyebbre haladva 3–4 rétegűvé válnak. A toxiciszták az *Enchelyodon* és *Lacrymaria* megfelelő elemeihez hasonlóak, és ugyancsak a zárt citosztóma peremén tapadnak. A kinetolamellák mindhárom eddigi típusban az *Enchelyodon*-éhoz hasonlóan futnak össze az apikális felületen.



#### d) Coleps típus

A Coleps garatstruktúráját legjobban olyan metszet mutatja, mely az első faringeális csillósor magasságában vágja keresztül a sejtet (4. ábra). A tág nyílás mély garatzsákban folytatódik. Ennek kerekded fala eléggé szabályosan tagolt, mert csaknem a belső végéig széles pellikulaerdők (szeptumok.) annyi rekeszre osztják, amennyi a faringeális kinetoszóma-párok száma. A rekeszeket elválasztó szeptumok mindegyikében tubuláris lemez húzódik a sejt belsejébe, túl a garatrekeszek alján is. E mikrotubuláris lemezek a nyitott citosztóma peremén erednek és — bár nem záródnak közel egymáshoz —, nem lehetnek mások, mint a faringeális (belső) cső lemezei. A széles (kb. 15 tubulusból álló) rostlemez belső vége mellett még egy keskeny (2—3 tubulusból álló) lemez csatlakozik. Ez csak a garat falát kíséri, a széles lemez azonban mélyen benyúlik a citoplazmába is.

A faringeális kinetoszómák a Coleps-ben is párosak, de itt mindkettő csillós. Elhelyezkedésük is különbözik az előző három típusétól, mert a citosztóma körívén tangenciálisan sorakoznak. Nem található felfelé irányuló kintolamella, ehelyett néhány lazán összetartó tubularis rost oldalt halad, a szomszéd kinetoszóma pár felé, néha azok mögé. A varsaszerkezetet alkotó nemadezmák mindkét bazális test alatt kifejlődtek (4. ábra és 4a kép) és a faringeális lemezeknél mélyebben nyúlnak a testbe.

Nagyon jellemző szerkezeti elem a radiális rostnyaláb. Minden kinetoszóma pár mellett elhalad egy radiálisan úgy, hogy belső vége a garatzsák rekeszéig ér, a külső sejtpeplikuláig.

Mikrofibrilláris szövédéke a bazális testhez, illetve a nemadezmák véglemezéhez is hozzáér. Küllőszerű elhelyezkedésük alapján lehetséges, hogy szerepük van a garatüreg tágulásában.

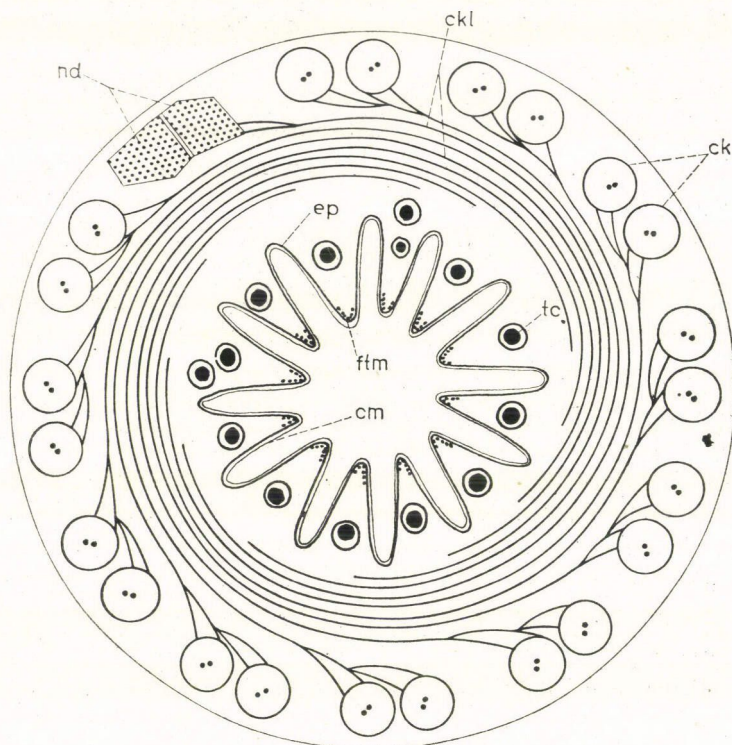
A toxiciszták rövidebbek, mint az első három típusban, citosztóma peremén nyílnak. A mukociszták a garatüregbe és a testfelületre irányulnak, kihegyesedő véggel.

#### c) Balanophrya típus

Leginkább a Coleps garatjához hasonló (1d és 5. ábra). Rokon vonások: 1. A citosztóma itt is garatzsákba nyílik, melynek falát hosszanti redők 10—13 tasakra (rekeszre) osztják. 2. A faringeális kinetoszómapárok csillósak és tangenciális helyzetűek. (Egymáshoz azonban ferde szögben hajolnak). Alapjukról egy-egy nemadezma nyúlik. A nemadezmák és a garatzsák között helyezkednek a toxiciszták. (Ezek azonban rövid nyúlványokon [„fogak”] a citosztóma fölé emelkednek, mint valódi támadó fegyverek.)

Különbségek: 1. A faringeális (belső) cső itt csökevényes, a szeptumokon csak néhány tubuláris rost (pl. 3.) alkotja a lemezt (ftm). Talán a garat erőteljes falazata teszi fölöslegessé a belső csövet. 2. A Coleps-szel ellentétben a Balano-





5. ábra. *Balanophrya* faringeális diagramja. (Jelzések, mint az előzőknél)

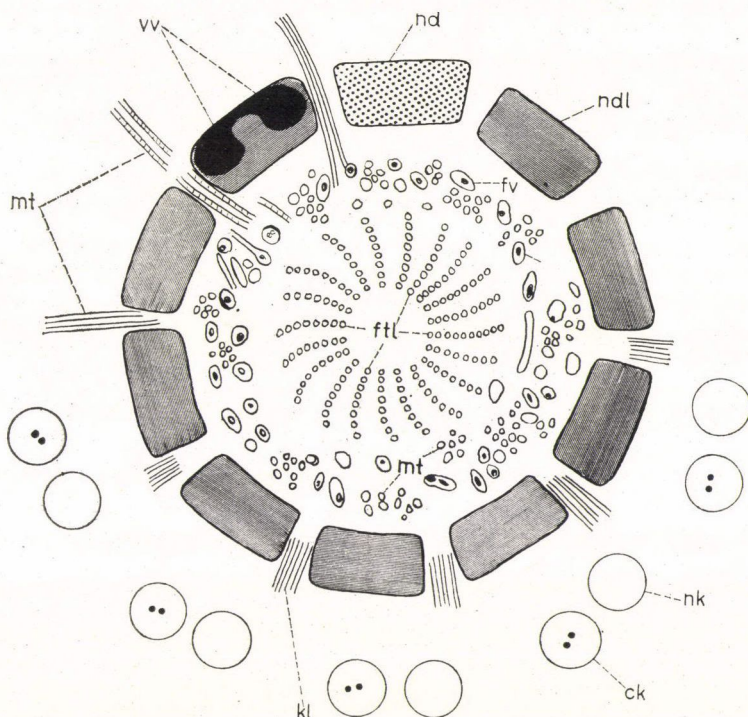
phryában igen erőteljes rostlemezek nyúlnak oldalra és a kinetoszómaikon belül 5—6 pár előtt is elhaladnak. Valamennyi kinetolamella együtt igen erőteljes, zárt garatgyűrűt alkot. A kinetolamelláknak az eredete problematikus. Kérdéses, hogy homológok-e a többi típus felfelé nyúló lemezeivel. Lehetséges, hogy ezek nem a transzverzális lemezek, hanem a posteiliáris lemezek megfelelői. A garatgyűrű rostlemezei a szükségesnek megfelelően könnyen összehúzódhatnak és kitágulhatnak.

Valószínű, hogy a prosztómás véglények jelentős része a *Balanophrya*-hoz hasonló szerkezetű. Ilyennek találtam egy *Holophrya* fajt (4b kép), és az irodalom adatai alapján ebbe a típusba sorolható a *Holophrya vesiculosa* (99), a *Prorodon* (98).

#### f) A *Chilodonella* típus

A *Chilodonella uncinata* és a *Phascolodon vorticella* garatjára vonatkozó vizsgálataimból csak néhány adatot említettem korábban (65). A két genus faringeális elemei nagyon hasonlóak. Különbség nem a lényeges belyegben van: a citosztóma a *Chilodonella*-ban rövid ormány végén, a *Phascolodon*-ban





6. ábra. *Chilodonella uncinata* faringeális diagramja

kissé a testfelületbe besüllyedten található. Az előbbinek a faringeális csőve (+ metszeten) kör alakú, az utóbbié elliptikus. A *Ch. uncinata*-ban a faringeális cső az ormány végéig emelkedik, de a varsavillák csak a test felületéig érnek. A citosztóma zárt. A zárt szájrés peremén a faringeális cső lemezei úgy illeszkednek mint más típusokban (1e és 6. ábra).

E típus megkülönböztető bélyegei a következők (1e és 6. ábra, 5. és 6a kép):

1. Kifejlett organizmusban a kinetoszóma nincs közvetlen kapcsolatban a nemadezmákkal, mert ezek mikrofibrilláris, tömött szerkezetű kettős ágú varsavillából (vv) erednek. (Lehetséges, hogy fejlődés idején volt ilyen összeköttetés. A varsavilla morfogenetikailag megfelel a kinetoszómák és nemadezmák közötti sötét lemeznek.)

2. A faringeális (belső) cső (ftl) és a nemadezmák csak kb. garattölcsér közepéig haladnak elkülönülten, ott közbeiktatott tubuláris rostok segítségével összekapcsolódnak, egyetlen vastagfalú csővé válnak. A garattölcsér ívbén meghajlik; a domború oldal rostjai hosszabbak, mint a homorú oldalé.

3. Felső cső nincsen. A postciliaris rostok csak rövid lemezt alkotnak (kl).

4. Toxiciszták nincsenek. A fárinxban és körülötte apró vezikulumokat találunk és hosszú, hullámos lefutású makrotubulusokat (mt). Ezek laza csoport-



tokban a nemadezmák között a környező citoplazmákba is kinyúlnak. A faringeális vezikulumokból eredhetnek; összekapcsolódásuk gyakran megfigyelhető. Valószínű, hogy táplálkozás idején az emésztéssel kapcsolatban felhasználódnak.

Saját munkámmal egyidejűleg (65) a *Chilodonella* struktúrájával mások is részletesen foglalkoztak és publikálták is az eredményeket (101, 112). Részletes, elemző leírásra és összehasonlításra ebben az összefoglalóban nincs alkalom. A most jellemzett hat strukturális típus a Prostomata és Hypostomata csoportok tagja. Pleurostomás véglényt is vizsgáltam (*Acineria*, *Hemiphrys*) Ezek megfigyelése még kiegészítésre szorul, de az bizonyos, hogy faringeális szerkezetük az Enchelyoson-típusból származtatható. Erre vall a nemadezmák közvetlen kinetoszómás kapcsolata és a kinetolamellák apikális irányú felemelkedése. A *Lionotus*-ban — a *Lacrymariá*hoz hasonlóan — mikrofibrilláris garatgyűrű található.

A részletesen megvizsgált példák, egybevetve az irodalmi adatokkal, három vonatkozásban értékelhetők. 1. A faringeális szerkezet alapján jól jellemzett, divergáló típusokat tudunk megállapítani. 2. A típusok ismerete útbaigazítást ad a faringeális apparátus elemeinek evolúciós kérdéseiben. 3. Segítenek a *Gymnostomatida* csoport más kategóriákhoz fűződő rokonságának tisztázásában.

## 2. Faringeális típusok csoportosítása

Az eddig ismert típusok megkülönböztető vonásaik alapján a következőképpen csoportosíthatók:

- I. Citofárinx szabad rostrendszerű varsakészülékkel.  
Ide tartoznak az eddig ismert proosztomás és pleuroosztomás csillósok.
  1. Citofárinx kinetolamellás csővel
    - a) valódi varsával (*Enchelyodon*, *Enchelys*, *Lacrymaria*).
    - b) valódi varsa nélkül (*Didinium*).
  2. Citofárinx kinetolamellás gyűrűvel  
(*Balanophrya*, *Holophrya*, *Prorodon*, *Coleps*).
- II. Citofárinx kapcsolt rostrendszerű varsakészülékkel.
  1. Egyszerű kapcsolat (*Chilodonella*, *Phascolodon*).
  2. Körgyűrűvel (annulus) erősített kapcsolat (*Nassula*).

Ez a csoportosítás tovább tagolható a már itt említett kategóriák alapján is, még inkább a többi genusok figyelembevételével. A részletezést a járólékos szerkezeti elemek indokolják. Így pl. a *Lacrymariát* az *Enchelyodontól* a mikrofibrilláris körgyűrű és a faringeális pektinella, a *Coleps*et a *Balanophryától* nemcsak a lamelláris körgyűrű kezdetlegessége, hanem a küllőszerűen elhelyezkedő rostnyalábok is jól elhatárolják.



A második csoportban a Chilodonellát (és Phascolodont) a Nassulatól számos szerkezeti vonás elkülöníti, amint azt Tucker részletes leírásából megítélhetjük (119, 120). A Nassula talán a legdifferenciáltabb sejtgarattal rendelkezik. A Chilodonellától a következőkben különbözik: *a)* varsavillák nincsenek, a nemadezmák vékony, három rétegű véglemeze közvetlenül a sejtfelülethez kapcsolódik. *b)* A faringeális cső pontos megfelelője hiányzik, de valószínű, hogy az ún. „subcytostomal” lamellák homológok a faringeális cső lamelláival. Ezek itt nem zárulnak csővé, mintegy inaktívnak látszanak. Helyzetük és megjelenésük alapján a „rod lamellák” is emlékeztetnek a faringeális csőre, de ezek csak a varsa alsó felében találhatók. *c)* Az ún. „cytostomal” lamellák a kinetolamellákhoz hasonlítanak, de kinetoszómával nincsenek kapcsolatban. *d)* A Nassula varsaja még szorosabban zárt, mint Chilodonelláé és körpánt, az ún. „dense annulus” övezi.

Az irodalomban említett gimnosztomások közül a Prorodon és Holophrya (98, 99) a Balanophrya típusnak megfelel. A Pseudomicrothorax (29), Dileptus és különösen a Brooklynella (72) fővonásában Chilodonella-típusú. A Leptopharynxban és a Prorodonban indirekte mikrofibrilláris rostokkal kapcsolódik a bazális test a nemadezmákhoz. A belső csőre vonatkozó adatok hiányosak.

### 3. *Faringeális alkotóelemek evolúciós változásai*

#### *a) Az alaptípus kérdése*

Az eddig ismertek közül az Enchelyodon garatfelépítése a legegyszerűbb. Két olyan vonása van, mely a többinél hiányzik vagy más, komplikáltabb szerkezethez társul. Egyik vonása a faringeális alkatelemek teljessége, a másik pedig a kinetoszómák evidens szerepe a garatkészülék organizálásában. A teljesség azt jelenti, hogy a három fő alkatrész együtt van (kinetolamellás felső és alsó cső, faringeális belső cső). A kinetoszómák morfogenetikaiszerepe evidens, mert közvetlen kapcsolatban maradtak a létrehozott elemekkel: kinetolamellákkal és nemadezmákkal.

Tulajdonképpen ezek a vonások még a Balanophrya szervezetére is hasonlítanak. Egy dologban nehéz ítélni; abban ti., hogy a Balanophrya kinetolamelláinak a helyzete elsődleges-e, vagy másodlagos. Ha másodlagos, akkor nem alaptípus. Ha azonban elsődleges, akkor a gimnosztomás csillósok második alaptípusa. Különösen akkor, hogyha véglegesen igazolódik, hogy a garatgyűrű rostlemezei nem a tranzverzális, hanem a postciliáris rostból származnak.

#### *b) Önálló organellum-e a faringeális (belső) cső?*

Az autonómiát az a tapasztalat teszi kérdésessé, hogy a prosztomásokban a belső cső lemezeinek a száma megegyezik a kinetolamellák számával és egymás közvetlen közelében lokalizálódnak, pontosabban: a faringeális lamellák a felfelé haladó kinetolamellák mellett erednek (Enchelyodon, Lacrymaria,



Didinium). A Coleps és Balanophrya példájában már csak szám szerinti megegyezés van, de nem lokalizálódnak egymás mellett a lemezek. Fejlődés idején azonban itt is lehettek egymásra determináló hatással. Bármilyen természetű a kölcsönhatás, mely a megegyezésre vezet, bonyolultabb típusokban már nem érvényesül. A Chilodonellában és a Phascolodonban sem lokalizációban, sem számszerűségben nincsen megegyezés, jóllehet a citosztóma tájékán még elkülönülten halad a kétféle rostlemez. A Didiniumban a faringeális lemezek nemadezmává erősödve még annak a funkcióját is képesek pótolni. Talán itt a legerősebb a kölcsönhatás. A Nassulában ellenkező irányú a változás: a belső cső redukálódott, ugyanígy a Balanophryában is.

Bár a kölcsönhatás a prosztomás véglényben nyilvánvaló, a módosult típusokban, amilyenek főleg a Hypostomatidák csoportjában találhatók, számszerű megegyezés már nincsen. Itt azonban a felső cső kinetolamellái is hiányoznak, sőt a bazális testek és a nemadezmák is legtöbbször elveszítik a kapcsolatukat egymással. E miatt nem is lehet kölcsönhatás. A nemadezmák száma más, mint ahány lemeze van a belső csőnek. Amint elvész a közeli kapcsolat, megszűnik a faringeális cső lemezeinek egyezése a kinetoszómákkal, illetőleg azok nemadezmális vagy kinetolamelláris nyúlványaival.

Ha távolabbra nézünk, olyan csoportokra, melyekben a belső cső egyedüli faringeális alkatrész, akkor még nyilvánvalóbb, hogy önálló organelluma a sejtnek. A Suctoriákban mint tentakuláris (vagy sucelláris) cső található, a Rhyuchodinákban pedig mint rinchodiális cső, a szívócsőnek, illetőleg az ormánynak alkatrészeként, már semmi vonatkozást nem mutatva a kinetoszómákhoz.

### c) Az evolúciós változás irányai

A faringeális apparátus mindhárom eredeti alkateleme megváltozhat az evolúciós iránynak megfelelően. A változás strukturális erősödést vagy redukálódást vagy szorosabb egységbe kapcsolódást (integrálódást) jelenthet.

1. Faringeális cső. Szerepelhet egyedüli alkatelemként; a többivel együtt, de azoktól elkülönülten; egybekapcsolódhat a nemadezmákkal; redukálódhat néhány rostlemezre és végül — más csoportokban — teljesen eltűnhet. Az Ephelotában (8, 9) elveszítheti csöves szerkezetét is.

2. Kinetolamellák. Alkothatnak a prosztomásokban felső csövet vagy körkörös garatgyűrűt. Néha redukálódnak (Coleps), de lehetnek kizárólagos rostelemei is a garatnak: a Ciliáták többségében.

3. Nemadezmák. Eredhetnek közvetlenül mindkét faringeális kinetoszómából vagy csak egyikből. Direkte kapcsolódnak a kinetoszómához vagy mikrofibrilláris vagy harántcsíkolt rostnyaláb közbeiktatásával (Prorodon, Frontonia). Kapcsolódhatnak közvetlenül a sejtfelülethez, vagy varsavillákhoz. Teljesen hiányozhatnak, még prosztomás típusban is (Didinium); ilyenkor a faringeális cső megerősödése kompenzálja hiányukat.



d) A centriólum szerepe a faringeális struktúrák organizálásában

Az egyszerű típusok és az evolúciós változások ismerete alapján a kérdés a következő: Ha az alaptípusban direkt kapcsolat van a kinetoszóma és a nemadezma között, akkor miért hiányzik, hogyan szűnt meg az a kapcsolat a módosult gimnosztómás véglényekben? Bár a *Chilodonella* faringeális apparátusának fejlődése még ismeretlen, valószínűnek látszik, hogy ontogenezis idején a bazális testek kapcsolatban voltak a varsavillákkal. Postciliáris rostjaik ugyanis a nemadezmák, ill. a varsavillák közötti részbe nyúlnak, ez másképpen aligha lehetséges mint úgy, hogy a bazális testek a nemadezmák közeléből eltávolodtak. A *Nassula* példája ennél többet mond (120, 119), mert ott már kétségtelen, hogy a nemadezmák fejlődésük kezdetén kapcsolatban voltak a bazális testekkel. Később váltak el és csoportosultak varsaszerkezetté. A Brooklynellában pedig a nemadezmák fölötti sötét lemezekbe beágyazottan csupasz kinetoszómákat találtak (72), ami arra vall, hogy szokatlan módon ugyan, de megőrizték direkt kapcsolatukat. A *Nassula* példájában még egy ontogenetikai probléma van. Ti. az úgynevezett „citosztomális lamellák” a felső cső kinetolamelláihoz hasonlítanak és lehetséges, hogy a fejlődés kezdetén ezek is bazális testekkel voltak összeköttetésben.

e) A nemadezmák véglemeze és a dezmoszómák

Az a probléma, amit a nemadezmák és a kinetoszóma viszonya felvetett, átvezet a dezmoszómák szerepének a kérdéséhez. Ha ugyanis a *Hypostomatidák* bármely alakjában a nemadezmák centriólum közreműködése nélkül is kialakulnak, akkor az a véglemez, melyből a nemadezma fejlődése kiindul, szerepe és helyzete szerint egyaránt a Metazóákban jól ismert dezmoszómákra (17) emlékeztet. Az bizonyos, hogy a centriólum ezt a feladatát elveszítheti. Pl. a *Didinium* legfelső, faringeális kinetoszómái sem növelnek rostköteget, talán éppen ezért nem, mert a faringeális tájéktól messze esnek. A citoplazmakörnyezet, a kinetoszómák helyzete befolyásolja a nemadezma fejlődését. Ezzel magyarázható pl., hogy az *Enchelyodon* típusban a belső, csillótlan kinetoszóma növel nemadezmát. A kinetoszóma pár itt közel radiális helyzetű. A *Balanophrya*-típusban tangenciális helyzetűek és mind a kettő fejleszt nemadezmát, ugyanígy a *Coleps*ben is. Figyelemre méltó, hogy éppen a *Didinium*ban nemadezmális rostköteg fejlődik, távol a bazális testektől, de közel a kinetolamellákhoz. Bár a nemadezmális rostesorok a sejthártyából erednek, elkülönült véglemezük nincsen. Ez valószínűleg nem lényeges különbség, mert a dezmoszómák sokfélék. A sejthártyához kapcsolódva különböző erősségű lemezként jelentkeznek, néha inkább csak rostjaik alapján azonosíthatók.

A *Nassula*ban a bazális testtől elváló nemadezmák véglemeze megőrzi szerkezetét és úgy kapcsolódik a sejthártyához (119). Ebben az állapotában akár dezmoszómának is nevezhetjük. Könnyű észre venni, mennyire hasonlít



egymáshoz a két lemez és ezért a nemadezmák véglemezét olyan dezmoszómanak tekinthetjük, mely bazális testek alapjához kapcsolódik. A kapcsolódás akárhányszor nem közvetlen, hanem rövidebb-hosszabb tömött vagy mikrofibrillális konnektívummal történik. A dezmoszóma homogén vagy mikrofibrilláris szövetű lemez, többnyire párhuzamosan rétegzett is. A véglemez, hasonlóképpen rétegzett, s szintén legkülső rétege a legtömörebb. Rövid átmeneti övön át formálódnak a nemadezma tubulusai. Az átmeneti rétegben ugyan felismerhető a méhsejtes szerkezet, de a tubulusok még nem szabályosak, ahogyan ezt a *Chilodonellán* megfigyeltem (nem publ.). Abban különbözik a létrejött rostszerkezet, hogy a nemadezmák zárt, szabályos szerkezetűek, míg a dezmoszómák rotjai többnyire laza, hullámos nyalábok. Ez a különbség azonban nem kizárólagos. A véglényekben is található mikrofibrilláris rostnyalábot növelő dezmoszóma, ami a Metazoa-sejtben nagyon gyakori. Ilyen pl. a *Coleps* küllőrostja, mely a külső sejtfelületen ered és a bazális testek mellett haladva ér a garat faláig. A véglemez és a dezmoszóma szerkezeti hasonlóságához kapcsolódik a morfogenetikai funkció rokonsága. Ez valószínűleg azon alapul, hogy mindkettő rokon génaktivitás helye. Az előbbinél a bazális test alapja, az utóbbinál a sejthártya kicsiny foltja lokalizálja ezt az aktivitást. Minderről azonban jelenleg még nincsen megbízható ismeretünk.

#### 4. *A sejtgarat működésének néhány kérdése*

A felsorolt példák jól demonstrálják, hogy mennyire különböző megjelentésű elemek szerepelhetnek ugyanannak a feladatnak a végrehajtásában. A legegyszerűbb faringeális készülék a szívócső. Működésének értelmezése segítséget nyújthat az összetettebb apparátusok megértéséhez is. A szívócső feladata azonban kettős: a táplálék megszerzése érdekében lineáris vagy ostorszerű kereső mozgást végez és csak ennek sikere után foghat a szívás — nyelés műveletéhez. A gimnosztomások garatja csak ez utóbbi feladatra szolgál. A szívócső mindkét feladatának ellátására ugyanazok az alkatrészek adottak: a pellikuláris külső, a mikrotubuláris belső cső, és a csőplazma, sajátos alkatelemeivel (tentakuláris granulomok, mikrofibrilláris elemek, esetleg mitokondriumok). A mozgás aktív szereplője — akárcsak az amőbákban — a citoplazma lehet, a külső és belső cső csak követik áramlását, kontrakcióját.

Még elemzésre vár, hogy milyen a csőplazma elemeinek pontos szerepe és hogy a kontrakció hatása miképpen vivődik át a külső és belső csőre. Amőbasejtekben a mikrofibrillumokat tekintik a kontrakció végrehajtóinak; ez a lehetőség itt is megvan, mert a belső cső gyökere körül többször találtam rosthálózatot (27. ábra). Kontraktilitásuk közvetlen bizonyítéka azonban hiányzik. Átmenetileg rögzítő szerepük is lehet, mert mukoid tartalmú vezikulumokból erednek, melyek a szkopolán át a sejten kívül inkább elasztikus,



helyhez rögzítő fonalat produkálnak. Az egymáshoz közeli csőgyökök körül közös szövődékké, hálózattá kapcsolódhatnak.

Mi az alkatrészek szerepe a táplálékfelvétel mechanizmusában? E kérdés magyarázatára már sok elmélet törekedett (57) és törekszik még ma is (6), anélkül, hogy bármelyik teljes értékű volna. A magyarázatban kiindulásul szolgálhat az a gondolat, hogy nyeléskor (szíváskor) sem lehet más szerepe az alkatrészeknek mint a mozgás alkalmával. Tehát a két cső mechanikailag, passzíve közreműködik (27. ábra a—b), de a szükséges kontrakciót a csőplazma végzi. A csövek a szükség szerint tágulnak és megszabják a beáramló táplálék útját. A belső cső plazmája ugyan visszahúzódik a táplálék előtt, de ez önmagában még nem biztosíthatja a tartós szívást. Kontrakciós aktivitásra szívás idején is csak a csőplazma lehet alkalmas. A belső cső lemezei a cső felső peremén tapadnak és annak tágulását követve egymás mellől a diafragma lemezeihez hasonlóan elmozdulnak. Amint a 27. ábra mutatja (27d) a cső tágulása a sejttesten kívül is jelentős, de különösen feltűnő a gyökérrésznél, tehát a sejt belsejében. Itt a táplálék többszörösére tágíthatja a belső cső átmérőjét, miközben a mikrotubuláris rostlemezek egymás mellett eltolódnak. Ha ebben a rostlemezeknek volna is némi aktív szerepük, az éppen olyan csekély lehet, mint amilyen jelentéktelen retrakció idején a csőlemezek aktív megmozdulása az egész szívócsőéhez képest. A belső cső ugyanis teljes hosszát megőrizve húzódik vissza a citoplazmába (27a ábra).

A gimnosztómás véglények sejtgaratja tágabb, mint a szívócső, kiegészítő elemeket igényel. Ezért alakul a pellikula erősítésére a kinetolamellás felső cső és a belső cső erősítésére a nemadezmás varsakészülék. Semmi bizonyíték nincsen arra, hogy a varsapálcák önálló mozgásra képesek. Mozgásukat azonban elősegítheti a hozzájuk kapcsolódó mikrofibrilláris elemek vagy egyéb kapcsolat a környező citoplazmával. Részben erre szolgálhat a garat külső és belső fala közötti sejtplazmában található, különböző megjelenésű rostkötegek rendszere. Így pl. az *Enchelyodon*-ban és a *Didinium*-ban a bazális testek szintjében levő rostsövödék, a *Lacrymariab*-ban a faringeális körgyűrű (a szomatikus kinéták mellett hosszanti mionémák is), a *Coleps*-ben radiális rostnyalábok stb. Ezeknek a szerepe még éppen úgy elemzésre vár, mint a szívócső gyökere körüli rostsövödéké. Egyébként a citoplazma itt is tartalmaz mukoid elemeket, melyek anyaga könnyen megduzzadhat faringeális vezikulumokat, melyek összefoglalva segítik a garat falának tágulását és toxicisztákat, melyek kilövelése egyúttal a nyelés előkészületét jelenti. A garatcső aktív tágulása itt is a citoplazma és alkatelemei tevékenységének köszönhető, míg a faringeális cső és a varsaszerkezet csak alkalmazkodik a változáshoz. Sajnos, a nyelési mechanizmus részleteiről még nagyon keveset tudunk.



## II. Az infraciliáris organizáció néhány típusa

A Ciliáták organellumai az ún. infraciliáris szerkezetbe illeszkednek. E szerkezetet a bazális testek, a belőlük kiágazó rostrendszerek és a hozzájuk kapcsolódó kortikális testek alkotják, de a bazális testek sorai, az ún. kinéták rendjébe iktatódnak a sejt szekréciós elemei, továbbá a lüktető vakuólum és a citopigé is. Ritkán és kevés olyan rost található, mely kinetoszómákhoz nem kapcsolódik. A leggazdagabb struktúrát éppen a bazális testek és csillóik csoportosulása produkálja (membránák, membranellák, cirruszok, adhéziós organellumok stb.). Ezek nemcsak szerkezeti felépítésükben, hanem evolúciós értelemben a Ciliáták legjellemzőbb sejt szervei.

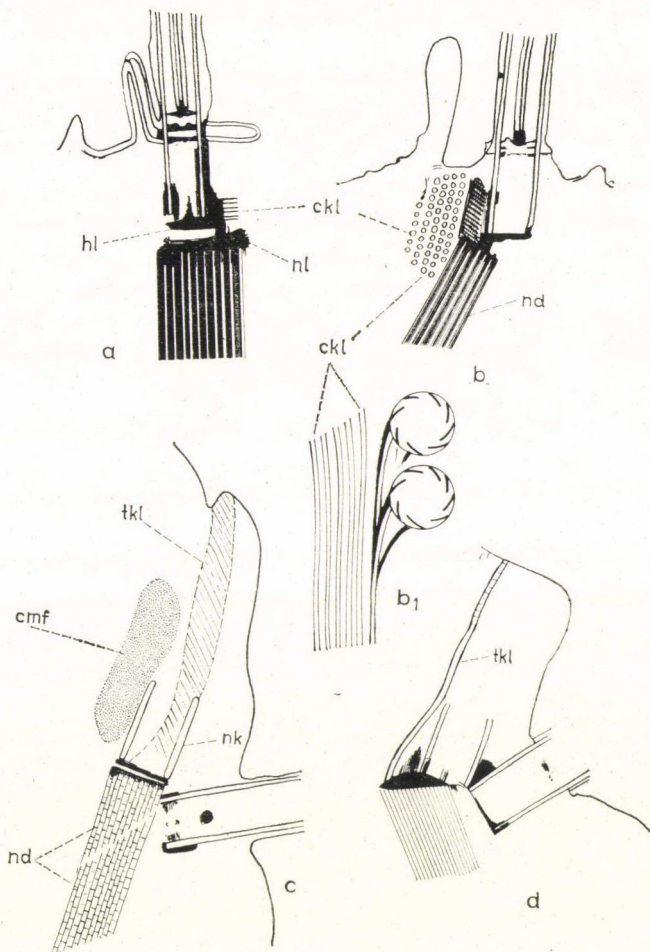
Az infraciliáris organizáció elsősorban a kinetoszómák függvénye. Típusait a bazális testek csoportosulása szabja meg, a következőkben: 1. faringeális kinéták; 2. parorális kinéták; 3. faringeális pektinellák; 4. szenzórius kinéták; 5. szomatikus kinéták (valójában ezek az elsődlegeselek); 6. membránák; 7. membranellák.

### 1. Faringeális kinéták

Apikális irányból nézve faringeális kinétának nevezhetjük azt a kinéta-gyűrűt, mely a citosztómát körülveszi és amelynek főfeladata a varsaapparátus csőrendszerének kialakítása. Mindig kinetoszóma-párok alkotják, ellentétben a szomatikus sor többnyire magános kinetoszómáival. A pároknak vagy mind két tagja a csillós vagy csak a külső; a belső ilyenkor csupasz. Ha a faringeális kinéta-gyűrűnek a szomatikus csillóssorokhoz való kapcsolatát pontosabban megvizsgáljuk, akkor nyilvánvaló, hogy nem teljesen elkülönült kinétáról van szó. A faringeális kinéta-gyűrű a szomatikus csillóssoroknak az első, apikális tagjaiból alakul. A kör kialakítását két példában a 8. ábra vázlatai mutatják. A többi prosztomás véglény e két típus valamelyikéhez hasonlóan formálja a kinéta-kört. Ez annyi elemből (kinetoszóma-párból) áll, amennyi a szomatikus csillóssorok száma. A szám eléggé változó. Például a vizsgált Coleps-ben 10—14, a Balanophryában (valószínűleg *B. pernix*) 12, az Enchehydodonban 15—18. E fajokban egy szomatikus kinéta 1 faringeális kinetoszóma-párt szolgáltat. A Spathidiumban, a Didiniumban (*D. balbiani*) a Lacrymariában (*L. olor*) mindegyik kinéta 2—2 faringeális kinetoszóma-párt szolgáltat a kör kialakításához. Annak ellenére, hogy a faringeális kinéta a szomatikus csillóssorok apikális végéből alakul, sok esetben nemcsak morfo-genetikai funkciójában, hanem strukturálisan is elhatárolódik attól. Ennek az elhatárolódásának több változatát láthatjuk már az eddig megvizsgált fajok példájában is:

A Lacrymaria kinéta-körén belül, a csupasz bazális testekhez szorosan hozzásimulva folytonos mikrofibrilláris gyűrű van (2. ábra és 7c ábra).





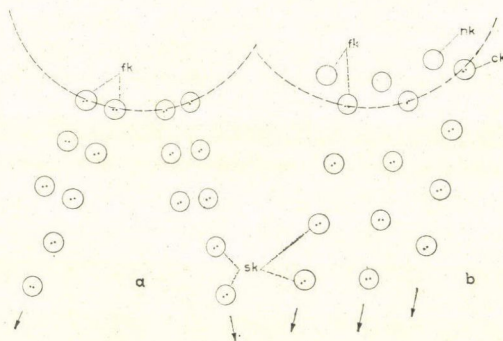
7. ábra. Faringeális kinetoszómák organizációs szerepe. *a, b, c, d*: hosszszetszeti, *b<sub>1</sub>*: kereszt-metszeti kép. *a*: a Coleps faringeális kinetoszóma párjának egyik tagja; *b—b<sub>1</sub>*: Balanophrya egyik f. kinetoszómája (*b*) és a kinetoszómapár (*b<sub>1</sub>*); *c*: Lacrymaria kinetoszómapárja; *d*: Spathidium kinetoszómapárja. *hl*: hipobazális lemez; *nd*: nemadezma; *nl*: nemadezma vég-lemeze; *ckl*: körkörös kinetolamella; *tkl*: transzverzális kinetolamella

A Colepsben a faringeális kinéta és a szomatikus sorok közé négytagú pektinella iktatódik (9b ábra). A Lacrymariában is van faringeális pektinella és az is elkülönül a szomatikus soroktól, de elhatárolás nélkül folytatódik a faringeális egységekig. Jellemző, hogy e típusokban éppen úgy mint a többi prostromás véglényben a kinetoszómák majdnem csikk-cakk vonalban formálják a kört, hasonlóan az unduláló membránokhoz (UM), melyekben csillós és csillótlan kinetoszóma váltogatja egymást (84, 40).

Más jellegű evolúciós irányt képvisel a Balanophrya és a Coleps, és nyilvánvalóan ide sorolható a Holophrya és Prorodon is (98, 99). Itt mind a két



kinetoszóma csillós és pontosan a kör vonalán helyezkedik. A Balanophryában a sor elemei azáltal zárulnak szoros egységbe, hogy a kinetolamellák akár 6–8 egymásutáni tagot is összekapcsolnak. Így soklemezű garatgyűrű alakul. Hasonló ez a kapcsolódás a Suctoriák, Chilodonella, Rhynchodina csoportok szomatikus kinétiáiban is, de azzal a különbséggel, hogy ezekben a bazális testek alatt, a Balanophryában pedig belső oldaluk mellett fut a mikrotubularis lemezek szorosan zárodó csoportja. A Colepsnél a kapcsoló lamellák kevésbé szabályosak és csak a szomszéd bazális testekig érnek, de nem azokhoz simulva, hanem mögéjük hajolva.



8. ábra. A faringeális kinéta gyűrűjének kialakulása (vázlat). a: Balanophryában, b: Enchelyodonban. A körív mellett sorakoznak a faringeális kinetoszómapárok (*fk*); *sk*: szomatikus kinetoszóma; *nk*: csillótlan; *ck*: csillós kinetoszóma. A nyilak irányában folytatódik hátrafelé a szomatikus kinéta

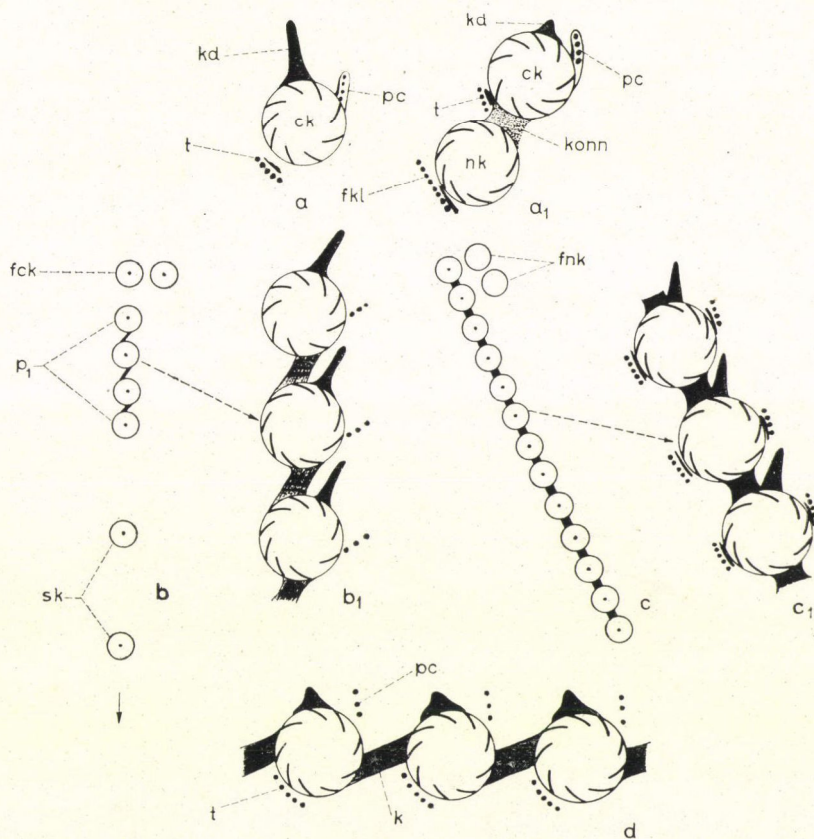
A kétféle faringeális kinetoszóma-pár (Enchelyodon, Balanophrya) strukturális elemei és kapcsolódásai jellemzően különböznek (9a, a<sub>1</sub> és 7b–b<sub>1</sub> ábra). Az Enchelyodon típusban (Spathidium, Lacrymaria stb.) a kinetoszóma-párok úgy kapcsolódnak, hogy a csillós megtartja a postciliáris rostlemez, redukált mértékben a transzverzálisat is, a csillótlan azonban elveszti postciliáris lemezt, a transzverzális pedig megerősödve az apikális pólus felé hajlik. A csillós tagon rövid nyúlványként megtalálható a kinetodezma, a másikon azonban hiányzik.

A Balanophrya-típusban nemcsak a kinetoszóma-pár, hanem széles rostlemezük és a körív irányában helyezkedik el (8a, 7b–b<sub>1</sub> ábra). A rostlemez (kinetolamellák) inkább megfelelnek a postciliáris rostoknak, mint a transzverzálisnak. Helyzetük ezt valószínűsíti, de erre enged következtetni az a körülmény is, hogy eddig a szomatikus kinétában sem sikerült megtalálni a transzverzális lemezt. A Colepsre vonatkozólag is hasonló a tapasztalat.



## 2. Parorális kinéták

Valódi parorális kinéták gimnosztomások közül csak a Hypostomata csoportban ismeretesek. Ezek szerkezetükben hasonlítanak a faringeális kinétákhoz. Kettős bazális testek sorából formálódnak, melyek közül az egyik,



9. ábra. Faringeális kinetoszómak és pektinellák. Keresztmetszeti vázlatok. *a*: Enchelyodon szomatikus kinetoszóma; *a*<sub>1</sub>: Enchelyodon faringeális kinetoszómapárja (*ck*: csillós, *nk*: csillótlan); *b*: Coleps kinétájának apikális részlete a pektinellával (*pl*) alul a szomatikus kinétarésznek csak két tagja -*sk*- látható; *b*<sub>1</sub>: a pektinella háromtagú részlete erősebb nagyításban; *fck*: a faringeális kinetoszómapár; *c*: a Didinium egy pektinellája, *fnk*: faringeális csillótlan kinetoszómak; *c*<sub>1</sub>: a pektinella nagyított részlete; *d*: a Lacrymaria faringeális pektinellájának részlete; *pc*: a postciliaris rostok; *t*: tranziverzális rostlemez; *kd*: kinetodezma

a belső — a citosztomához közelebbi — csillótlan. Valószínű, hogy a szerkezet rokonsága egyúttal a funkció rokonságát is jelenti, azt tudniillik, hogy elsősorban a csupasz bazális test szerepet játszott a nemadezmák kialakításában, vagy legalább annak kezdeményezésében. E szerepükre ad gyanút az a tapasztalat is, hogy alattuk nincsenek hipobazális rostok mint a szomatikus kinéták alatt.



A kettős bazális testek egymáshoz való kapcsolása hasonló a faringeális kinéta diádjaihoz. A Phascolodonban azonban a kinetoszóma-párok egymással is összeköttetésben vannak (10a ábra, 6b kép). Ez az összeköttetés keskenyebb mint a párok tagjait kapcsoló híd és az összekötőszalag szerkezete is különböz. Ti. harántcsikolt, sötét, könyökszerűen hajlott, míg a kinetoszóma-pár közötti híd halvány, finom szövetekű. A párokat összekapcsoló könyökhíd arról a felületről ágazik le a csupasz kinetoszómáról, amely megfelelne a csillós kinetoszóma tranzverzális nyúlványainak. Úgy szerepel, mint különleges feladatra módosult tranzverzális rost.

A kinetoszóma-párnak tartozéka még a csillótlan tagból kiágazó postciliáris rostlemez, négy tubuláris rosttal. Jellemző a kinetodezma hiánya. Ez is általános vonás a faringeális és parorális kinétáknak, de itt mégis szokatlan. Nem a hiány a meglepő, hanem az, hogy a tranzverzális rost kinetodezma megjelenésű, tubuláris rostok nem is kísérik. Szerkezete ugyan itt nem mutat periodicitást, de a diádokat összekapcsoló rostban már harántcsikolt, legalább fele-hosszában. Megjelenésük alapján valóban kinetodezmának kellene tartani mindkét nyúlványt, de a tripletekhez és a postciliárishoz vonatkoztatott helyzetük arra vall, hogy tranzverzális rostok. Arra is lehetne gondolni, hogy lokális hatás hoz létre — a diagram szerint váratlan helyen — kinetodezmát. A parorális kinéták fejlődésük közben igen lényegesi áttöréssel jutnak végleges helyzetükre (90), talán a helyváltozás szerepet játszik a rostok nem típusos kialakulásában.

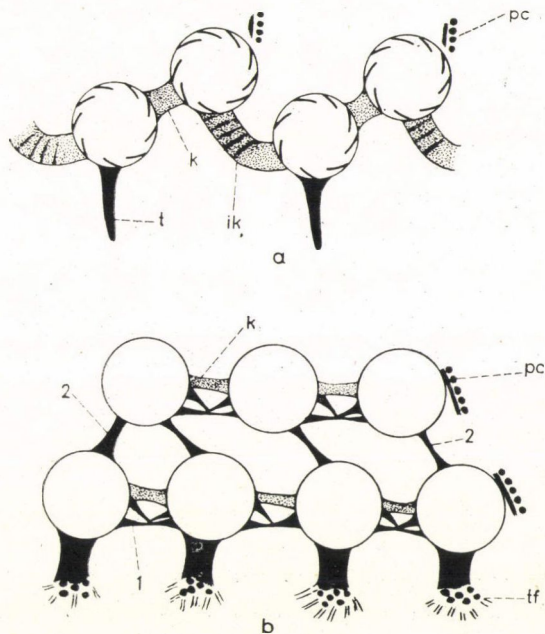
A diádok egymásutáni sorakozása a Chilodonellákban is egységes membránát alkot; a bazális testek összekapcsolódása hasonló a Phascolodonéhoz. A Phascolodonban két membrán van egymás mögött, a Chilodonellában viszont három. Legfontosabb jellemvonásukban a Hymenstomaták és számos Spiritricha parorális membránájához hasonlítanak.

### 3. Parorális pektinellák

Már a Balanophrya típusú véglényekben is tömörülnek a csillók a citoszóma közelében. A kinéták apikális végén egymásután 4—5 kettős bazális test is van, ugyanúgy helyezkedve, mint a faringeális körben (8. ábra). Ezek azonban nem kapcsolódnak össze konnektívummal. A Colepsben nem kettőződnek a bazális testek, de közvetlenül a faringeális kör alatt közülük négy elkülönül és rövid pektinellává kapcsolódik (9b ábra). A Coleps-szel ellentétben nagyon ferdén hajló pektinellák (a főtengelekre majdnem merőlegesek) alakulnak a Lacrymariában is, kb. 12 bazális testből. A Didiniumban kevésbé ferde, 14 tagú pektinellák vannak, de ezek — ellentétben a Lacrymariával — a teljes szomatikus csillózatot is magukban tömörítik, ezért szomatofaringeális pektinelláknak is nevezhetők (9c ábra). Mind a három pektinellára jellemző szerkezeti vonások: 1. A bazális testeket konnektívumok kötik össze. 2. A



járulékos (tranzverzális) posteciliáris és kinetodezmális) rostok viszonylagos helyzete mindháromban megegyezik. Különbségek: 1. A konnektívum nem pontosan megegyező részeket kapcsol össze. 2. A konnektívumok mérete és szerkezete különbözik. A *Didinium*-ban homogén, a másik két típusban harántcsíkolt. 3. A *Coleps*-ben a tranzverzális rostokat nem találtam (9b—b<sub>1</sub> ábra).



10. ábra. a: *Phascolodon vorticella* parorális kinétájának részlete (+ metszet). b: *Hypotrichidium* cirrusának + metszete: k: konnektívális rost, tf: tranzverzális rostnyaláb; t: tranzverzális rost; pc: posteciliáris rostlemez; 1, 2: összekötő rostok

#### 4. Szenzorikus kinéták

A parorális tájékon igen sok prostromás véglénynek jellemző tartozékai. Más Ciliátákban is előfordulnak vagy rövid sorokban (*Strombidium*) vagy többnyire kettesével — szétszóró elemekként — (*Hypotricha*). A bazális testek sűrűbben sorakoznak, mint a szomatikus kinétában, de konnektívum nincsen közöttük. Járulékos rostjaik típusos szerkezetűek. Csillóik rövidek. A bazális testek alatt a citoplazma apró vezikulumokkal telített. Ez azért is érdekes vonás, mert például a *Hypotrichák*-ban (*Euplotes*) a szétszóró érzősörték bazális teste alatt szintén vezikuláris elemeket találunk, de csak a csillók körzetében. Lehetséges, hogy ezek az elemek az érzékelés átalakulásának fontos kellékei. Az érző kinéták az *Enchelyodon*-ban háromsorosak és a sorok végéhez csillótlan kinetoszóma kapcsolódik. Ezáltal szervesen beiktatódnak a faringeális kinéta kialakításába is, három egységgel.



## 5. Szomatikus kinéták

A testet borító csillósorok egységei többnyire magános kinetoszómák, melyek az általános diagramnak megfelelő szerkezetűek (28, 40). Elég gyakoriak azonban a kettős csillók is, főleg a citosztóma környékén. Mind a Hymenostomatidák, mind a Spirotrichák körében ismeretesek olyan szomatikus kinéták (pl. 53), melyek vegyes kinetoszómapárokból alakulnak (az egyik kinetoszóma csillós, a másik csillótlan). A szomatikus kinéták tömörülését már említettem: ilyen a *Didinium* szomatoferingeális pektinellája. Szerkezetileg a legfeltűnőbb eltérés a típustól az ami a Suctoria-rajzokon a Rhynchodinákban és a Chilodonella típusú gimnosztomás véglényeken látható: a hipobazális (szubkinetális) rostlemez (61, 65, 54, 101, 112, 72). Ennek problematikus evolúciós jelentőségére később még hivatkozom. Ismeretes, hogy a faringeális kinetoszóma-párokból (és méginkább a membranellák asszociációiban) a konnektivum miatt az egyik rostlemez hiányozhat. Még mindig nyílt kérdés azonban, hogy a szomatikus kinétákban előfordul-e ilyen redukció. Amint már említettem a Colepsre és a Balanophryára vonatkozó eddigi megfigyelés ilyen redukcióra utal. További vizsgálat szükséges, hogy ezt a tapasztalatot véglegesnek tekinthessük.

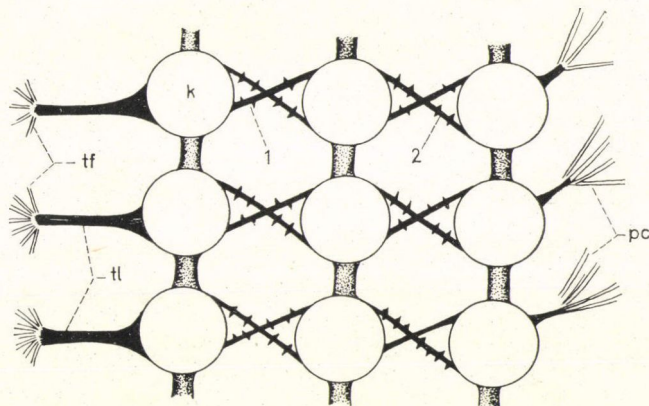
## 6. A kinetoszómák kapcsolódása a membranellákban

A pektinella bazális testei olyan szorosan egymáshoz épülnek, hogy egysoros membranelláknak tekinthetjük. A Phascolodon kinetoszóma-párjai a parorális kinétában már nem lineárisan csatlakoznak, hanem úgy, hogy kétsoros membranella rendezettségéhez hasonlítanak. A kinetoszóma-párok egymáshoz féloldalasan kapcsolódnak, mintegy másfélsoros membranellát alkotva. A konnektivumot a transzverzális rost kiszélesedett szalagja szolgáltatja, de a diádok (kettős kinetoszómák) csillós tagjai — és ugyanúgy a csillótlanok — egymásfelé nem küldenek összekötő rostot (10a ábra). Ezért a parorális hártában nemcsak a bazális testek elhelyezkedése cikk-cakk vonalú, hanem a diádokat összekötő rost is ilyen vonalban formálódik. Ha a kettős csoportok végéhez még egy bazális test kapcsolódna, akkor ennek következtében a transzverzális rostok szabad vége eltűnne és háromsoros membranella keletkezne. Ez nagyobb hasonlít pl. a *Nassula aurea* egyszerű membranellájához (120).

Talán a Nassulidák családjában érdemes keresni, ha egyáltalában van valahol a Ciliáták világában, több átmeneti fokozatot az egysoros membrána és a két vagy háromsoros membranella között. Itt ugyanis többféle membranella-típus található (27), de ezekről nincsen elektronmikroszkópos adat. Membranella legnagyobb számban és változatban a Spirotricha csoportban fejlődött. Ha az összefoglalt eredményeket figyeljük (40), akkor a változatos-



ság ellenére könnyű számbavenni a közös vonásokat: 1. kinetoszómaik mellett nincs kinetodezma, de ez a Spirotrichák szomatikus bazális testei mellől is hiányozhat. A diádok egyik szélén megtalálható a postciliáris rostlemez, a másikon a transzverzális. 2. A bazális testek minden irányban összeköttetésben lehetnek egymással, a kapcsoló fonalak többsége az alsó részüket körülvevő homogén vagy mikrofibrilláris körgyűrűről ered. 2. A bazális testek aljáról a sejt belsejében nemadezmális rostok nyúlnak. Ezek az adorális zóna mellett haladva egyesülnek.



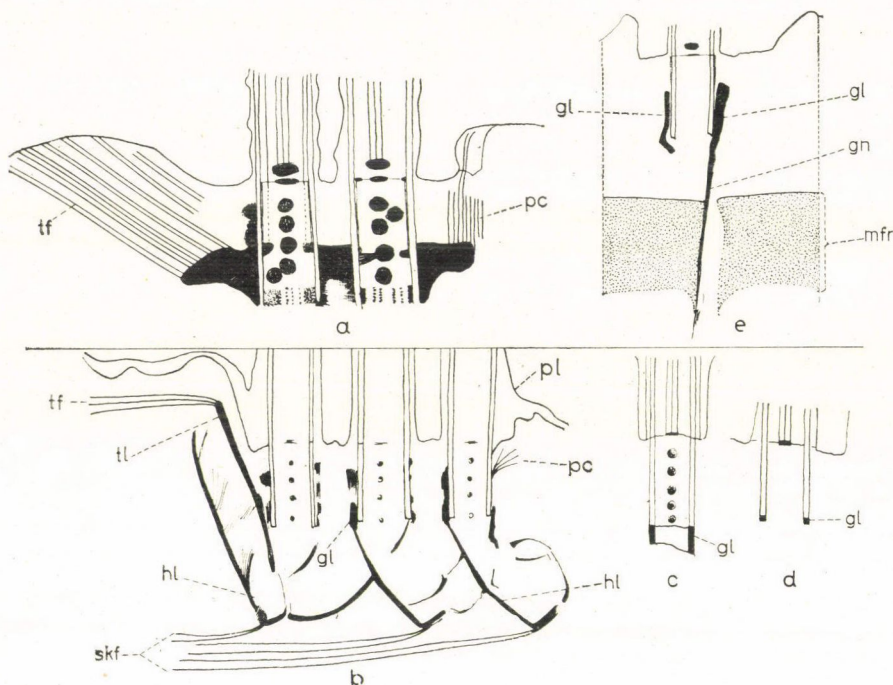
11. ábra. *Strobilidium viride* frontális membranellájának részlete, három egységgel. *tl*: tartó lemez; *tf*: transzverzális rostok; *pc*: postciliáris rostok; *k*: kinetoszóma; 1: felső, 2: alsó keresztfonál

A Hypotrichák testén a membranellákon kívül cirruszokat találunk. Úgy látszik, hogy ezek felépítése különbözik és a rostjaikat nem lehet azonosítani a membranellával (40). A Hypotrichidiumban is cirruszokat említ az irodalom. Pontosabban megvizsgálva azonban kétsoros, 3—4 csillósból összetett membranellákat találtam, melyek szerkezetében van néhány szokatlan vonás is (10b és 12a ábra). A bazális testeket minden irányban fonalak kapcsolják. A postciliáris és transzverzális rostkötegek megvannak, de nem a típusos szerkezetben. A két kinetoszómasort széles mikrofibrilláris ív veszi körül. A transzverzális és postciliáris rostok erről a sötét ívről erednek. A négytagú sor mindegyik bazális testéről laza nyaláb módján nyúlnak ki a mikrotubuláris rostok. Eltérő a postciliáris rost viselkedése is, mert mindkét sorban csak egy szélső kinetoszómáról erednek. Már a Hypotrichidium példája alapján is kérdezhetjük: valóban van-e elhatároló vonás a cirrus és a membranella között? A planktonikus Hypotrichákon membranellák fejlődnek ott, ahol másokon cirrusz szokott alakulni. Ennek megfelelően rostszerkezetük is valamiképpen egymásra visszavezethető: valószínű, hogy a külső cirruszrostok másutt is postciliáris és transzverzális rostok megfelelői.



## 7. Egy komplikált membranella szerkezete

Az Oligotrichidák típusainak vizsgálata közben már három éve feltűnt a *Strombidium viride* szokatlanul gazdag membranelláris struktúrája. Érdekes volt ezt a szerkezetet részleteiben is figyelemre méltatni, mert néhány vonásában eltér az eddig ismertektől. A membranellán a következő struktúraelemeket különböztetjük meg (11., 12. ábra, 7. és 8. kép).



12. ábra. Membranellák kinetoszómáinak járulékos elemei hosszszelvényben. a: Hypotrichidium cirrusa; b: *Strombidium viride* membranellája; c: egy kinetoszóma a *Strombidium gyrans* membranellájából; d: hasonló a *Halteria* membranellájából; e: *Didinium balbiani* pektinellájából; tf: transzverzális rostköteg; pc: postciliáris rostköteg; skf: szubkinetás rostköteg; hl: horgaslemez; tl: tartólemez; gn: gyűrű nyúlvány; gl: gyűrű (gallér); mfr: mikrofibrilláris rostréteg

1. A membranella csillóinak közös külső burka van. Ezt a burkot *Halteria*, *Strombidium* (12b. ábra, pl) és *Strobilidium* fajokon ugyanolyan megjelenésben találtam, de az irodalom szerint (69) a *Tintinnidák*on is kifejlődött. Csak az utóbbi adatból tudom, hogy FAURÉ—FREMIET perilemmának nevezi. Nemcsak a membranella csillóit takarja, hanem a sejt egész felületét. A burok alatt és a csillók között finom, sötét granulumok találhatók, melyek a citoplaszma felületén át jutnak erre a helyükre.



2. A burok alatt, három sorba rendezetten soronként kb. 30 csilló található, hullámos csillóburokkal. A középső két csillórost csipkés körvonalú axoszómából ered. A bazális test belsejében négy apró vezikulum sorakozik (12b ábra).

3. A bazális testek alsó kétharmadát sötét gyűrű veszi körül, melynek nyúlványai mélyen a citoplazmába hatolnak.

4. A kinetoszómákat a sorok hosszában középütt és alul konnektívum köti össze. Egyébként a hármas csoportok (triádok) elhatárolódnak egymástól. A triádok tagjait egymást keresztező két rost köti egybe (11. ábra). Ez a keresztkapcsolat a sötét gyűrű felett van.

5. A kinetoszómák alját körülfogó gyűrűből hosszú, ferde irányú nyúlvány ágazik lefelé, mely fokozatosan, lapát módján felemelkedő szegélyt alkotva elszélesedik. E lapátok ugyan oldalra irányulnak, de elég szélesek ahhoz, hogy a membranellát hosszirányban haladó metszeten is megtalálják. Hossz- és harántirányú metszet egyaránt horogalakú lemezt mutat belőlük, mely mindhárom bazális testből egymással kb. párhuzamosan, ugyanabban az irányba hajlik és végével a citoplazmába kapaszkodik.

6. Mintegy a három azonos irányba hajló horog ellensúlyozására az ellenkező oldalon egy erős lemez fejlődik, mely legalább részben kéttagú és amely a szélső bazális test gyűrűjéből kiindulva a sejthártya közelében vagy éppen közvetlenül alatta hossza elnyúlik. Így ez a lemez is horogszerű, de ellenkező irányba kapaszkodik, mint a három párhuzamos horgas lapát (12b ábra és 7. kép).

7. A jobb oldali hármas és a bal oldali magányos horoglemez nagyobb részében különáll egymástól, de a membranella egész hosszában, ugyanabban a magasságban egy ponton mégis kapcsolódnak úgy, hogy ez a kapcsolat mint megszakítatlan lánc egységbe foglalja a kinetoszómasorok horgas lemezét. Így a lemezeket két szélső és a — kinetoszóma hármasok között — két belső lánc fűzi egybe; összesen négy hosszú lánc és a négy horgas lemez-sornak megfelelően (8b kép). A tubuláris rostoknak az a három csoportja, melyek a membranellára általában jellemző, itt a hosszú horoglemezek kialakulása miatt, szintén a megszokott kapcsolattól eltérően jelentkezik.

9. A postciliáris rostlemez eredése inkább szokványos (*pc*); ti. a bal oldali kinetoszóma tripletjéhez egészen közel, rövid, sötét nyúlványról ered és a sejthártya alatt párhuzamos lemezzé formálódva nyúlik hátrafelé. A másik két rostcsoport a bazális testtől távol, a horgas lemezek kinyúló pontjáról ered (*tf* és *skf*) és csak következtethetjük, hogy homológjai lehetnek a tranzverzális és nemadezmális rostnyaláboknak (12b ábra).

10. A tranzverzális rostlemeznek két sajátos vonása van. Egyik az, hogy a jobb oldali horgaslemez végéről ered, a másik pedig az, hogy az eredési ponttól legyező módján szétterül és ezáltal nemcsak valóban tranzverzális, hanem hosszanti lefutású rostokat is kibocsát. Pontosabban: a szétterülő



rostok középső tagjai transzverzálisan a szélsők egyik része balra, másik része jobbra fut (11. ábra). Egyes képek azt mutatják, hogy a postciliáris rostok is hajlamosak a legyezőszerű szétterülésre.

11. A szubkinetális rostok a horoglemezek alsó sarkából erednek. Nem merőlegesen irányulnak a mélybe, mint pl. a Heterotricháknál, hanem a kinetoszóma sorokat keresztezve alattuk elhúzódnak és azok jobboldalán két gyűjtőponton nyalábbá egyesülnek (12b ábra).

12. Membranellákat összekapcsoló rostnyalábok. Ezek a szubkinetális rostkötegeket kapcsolják egy, a membranellák alatt haladó körkörös nyalábbá. Az adorális membranellák mellett is van gyűjtő rostnyaláb, de ez a külső végük mellett egyesíti a szuperficiális rostkötegeket és vezeti le a legalsó membranella alá, ahol az unduláló membrána hasonlóképpen összegyűjtött rostkötegeivel találkozik a garat közelében. A frontális membranellák szerkezetéhez tartozik még két járulékos elem. Egyik a kortikális lakunák csoportja, másik a szibkinetális vezikulumok halmaza.

13. Kortikális lakunák: a membranellák közötti üregek néha kitágult, néha összelapult formában. A membranellák közötti rostlemezek a lakunák falához simulva húzódnak. Itt terül szét a transzverzális rostok nyalábja és a szuperficiálisak is túlnyomórészen itt haladnak, legfeljebb néhány rostlemez küldenek közvetlenül a sejthártya alá. A lakunák és a sejthártyák közötti citoplazmát főként vezikulumok töltik meg.

14. Különböző nagyságú vezikulumok kőven találhatóak a membranellák alatt. Ezekről nem tudjuk milyen szerepet játszanak a membranellák tevékenységével kapcsolatban.

A frontális és adorális membranellák szerkezetében határozott különbség mutatkozik, de a különbség minden részlete még nem tisztázott. Egyik jellemző eltérés az, hogy az adorális membranellában a bal oldali támasztó lemez hiányzik. Hiányzik a lakunák rendszere is, talán azért, mert az adorális membranellák közel vannak egymáshoz.

A *Strombidium viride* membranelláinak szerkezetében az általános típustól főleg a következő vonások eltérőek: a) a jobbra és balra hajló rögzítő lemezek, melyeket oldalsó konnektívumok hosszú láncra egyesít. b) A transzverzális és postciliáris rostoknak a bazális testektől távoli eredése és szétterülése. Ez a szerkezet nem általánosan jellemző még a *Strombidium* genusra sem, mert pl. a *S. sulcatum*-ban nem találtam, még kevésbé más genusokban (pl. a *Halteria* vagy *Strobilidium*). Ezekben éppen a támasztó és rögzítő horoglemezek hiánya következtében a tubuláris rostok és a kinetoszóma kapcsolata (a tripletekhez vonatkozó helyzete) könnyen felismerhető, mert azok közelében erednek.

Valószínű, hogy a *S. viride*-hez hasonlít a *S. mirabile* membranellás szerkezete is. E sajátos szerkezet értelmezése éppen kivételes jelentkezése miatt nem könnyű. Igaz, hogy a homogén horoglemezeket és a kapcsoló lán-



cuk zárt kötelékét könnyen ítéldhetjük megerősítő, a membranellát helyhez rögzítő szerkezetnek. Ugyanakkor azonban azt kell látnunk, hogy hasonló testnagyságú más oligotrichák megegyező vagy még vehemensebb mozgékonyaságuk ellenére sem rendelkeznek külön megerősítő elemekkel. Pedig membranellájuk nagysága is hasonló. A komplikált szerkezet kialakulásában a funkcionális magyarázat önmagában nem elegendő, mert pl. bármilyen célszerűnek is látszanak itt a kiegészítőelemek, másutt azok nélkül éppen olyan jól működik az organellum.

Megoldásra váró kérdés, hogy a kinetoszómákat membranellákon belül, a membranellákat pedig egymással többszörösen összekapcsoló rostlemezek miképpen működhetnek a komplikált mozgások szabályozásában. Ezzel kapcsolatban a membranellák alatti vezikulumoknak is lehet aktuális szerepük mert néha olyan nagyszámban mutatkoznak, mint pl. az érző kinéták alatt. A rostelemek az ingervezetésben, a membranella mozgás koordinálásában is valamiképpen közreműködhetnek.

### III. Adhéziós és nyélképzős organellumok

A csillós és szívókás véglényekben egyaránt megtaláljuk a nyélképző organellumok mellett az adhéziós készüléket is, mely nem állandó helyhez kötöttséget biztosít, hanem időszakos megtapadásra készít tapadó fonalat. Az állandó nyéltől csak teljes átalakulás (reorganizációs rajzóképzés) árán tud elválni a szívókás sejt, de még a csillósok is (pl. *Peritricha*) csak rajzóvá alakulás segítségével vándorolhatnak új helyre. Gyorsabb helyváltoztatást és helyhez rögzítést biztosít az adhéziós készülék, mert a tapadó fonalat morfo-genetikai változás nélkül leválaszthatja a véglény. Az időszakos megtelepülésnek ez a váltogatása mechanizmusában nagyon hasonlít a legkülönbözőbb véglénycsoportokban (*Dysteriidae*, *Urocentrum*, *Strobilidium*, *Suctoriá-rajzó*), de már a fénymikroszkópos vizsgálatokból is megítélhető, hogy e feladatra szolgáló készülék szerkezetében különböző. Leginkább a *Suctoriák* és *Dysteriidae* berendezése mutat megegyezést, jöllehet az előbbieké csak lárvális élet-szakaszban működik, az utóbbiaké viszont állandó organellum. A *Suctoriák* adhéziós és nyélképző szkopuláját az eddigi ismeretek eléggé hasonlóknak jelez-ték, de erről az elektronmikroszkópos vizsgálatokig határozott ítéletet nem mondhattunk. Adhéziós és nyélképző szkopula együtt csak a *Suctoria-rajzók*on található. Más csoportokban egyik vagy a másik szerepel. Így a *Peritrichák*-ban és a *Chonotrichák*ban a nyélképző, a *Dysteriidae*ban, *Oligotrichidae*ban és a *Hymenostomák*ban az adhéziós készülék. A *Peritrichák* egyes nemzet-ségeiben azonban a homológ szkopuláris berendezés nyélfejlesztés helyett csak adhéziós szerepet teljesít. A szkopuláris berendezések ökológiai szerepe, sajátos szerkezete, evolúciós jelentősége egyaránt szükségessé teszi összehason-lító vizsgálatukat is értékelésüket.



## 1. Suctoria-rajzók nyélképző szkopolája

Már elegendő adattal rendelkezünk a szkopolák típusainak összefoglalására, a jelenlegi ismeretek alapján a következőképpen:

### a) Tubuláris rostok nélküli szkopula

a) Kiemelkedő peremmel. A Podophryák szkopolája ilyen (13. ábra). A peremet alvedáris pollikula alkotja, alatta vékony epiplazmatikus réteggel. A pellikula visszahajlik és a perem belső felületét is béleli. Maga a szkopoláris mélyedés kicsiny, ampullaszerű. Falán apró kortikális testek nyílnak a mukoid granulomok kiürítésére. A szkopula peremének a nyélformálásban lehet bizonyos jelentősége. Amikor a rajzó trofikus alakká fejlődik, a perem megszabja a keskeny nyél formáját. Betokozódás alkalmával a szkopolának fokozatosan szélesednie kell; a perem mindaddig megmarad, amíg a szélesedés tart.

b) Perem nélküli szkopula. E típus mutatja evidensen, hogy mindenütt, még a peremmel körülvett, szkopula példájában is, az alveoláris és sima sejt-felület határán keskeny szkopoláris körbarázda determinálja a nyél szélességét. Perem nélküli szkopolával ugyanis éppen olyan szabályosan történik a nyélképzés és a betokozódás. Ezek a szkopolák formájuk szerint tál, tölsér, vagy éppen palack alakúak. Legkevésbé mélyült a tál alakú, mely nyeles és nyeletlen csoportokban egyaránt gyakori. Ilyen pl. a Metacineta, Lernaephrya, Cyclophrya nyélképző berendezése, alján a szkopoláris testekkel.

Az Acineta nyélképző készüléke mélyen a citoplazmába süllyed, hosszú alveoláris pellikulával bélelt csatornán át közlekedik a külvilággal (13c. ábra). Alsó része gyűjtő ampulla, melynek falán sűrűn sorakoznak a szkopoláris pórusok, mögöttük pedig a mukoid vezikulumok. A nyél kialakítása után a szkopula a burok formálásához kiszélesedik, de egyúttal a sejt belsejéből fokozatosan kifordul. A kifordulás részleteiről másutt szólók.

Az Urnula szkopolája nem rendelkezik hosszú csatornával, de ampullája mély és öblös rekeszekkel tagolt. Alján a szkopoláris testek tág pórusúak, alig határolódnak el az ampulla felületétől (13a ábra).

### b) Tubuláris rostokkal felszerelt szkopula

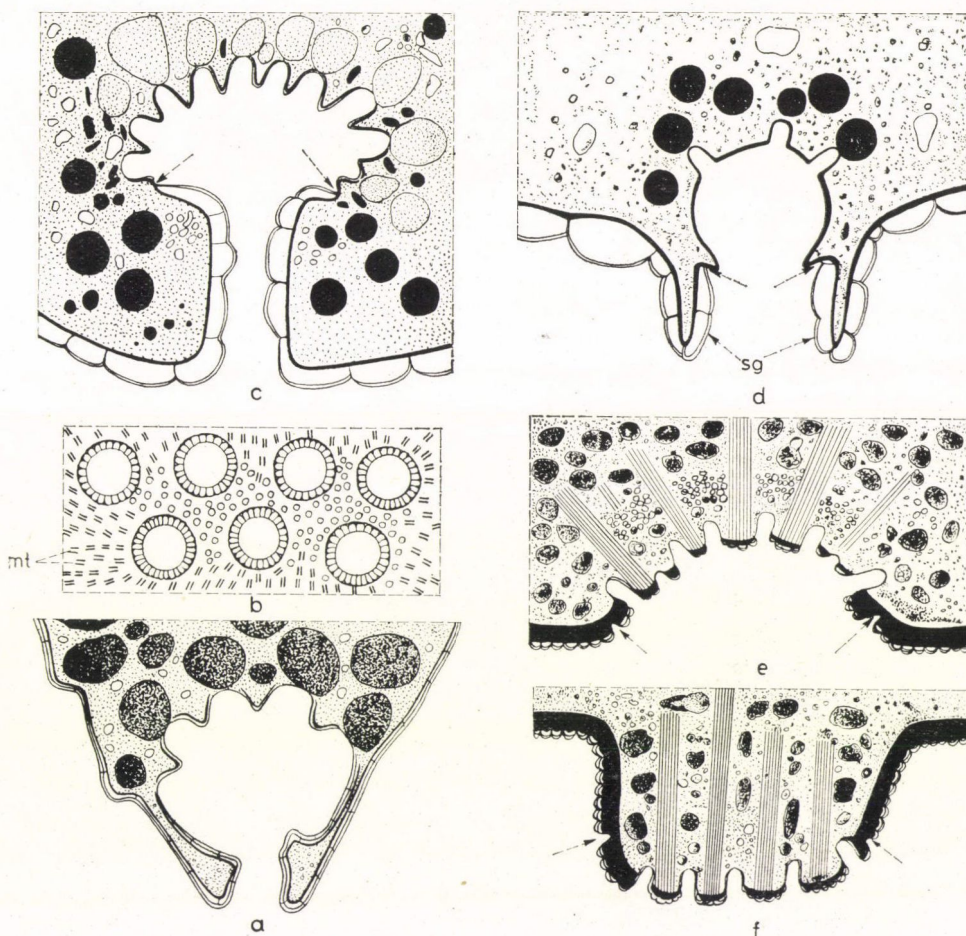
#### a) Különálló tubuláris rostokkal.

Ez a típus a Tokophrya fajokra jellemző (*T. quadripartita*, *T. lem-narum*, *T. infusionum*).

A szkopoláris testek mellől eredve divergálva nyúlnak hátrafelé, mélyen a rajzó citoplazmájába. A csillósortok hipobazális rostlemezei alatt még a harmadik, negyedik sor vonalán is túlhaladnak, közel emelkedve a kinetoszómális rostokhoz. Nincsen közvetlen kapcsolat a kétféle rostcsoport között. Bár a rostelemek magányosak, eléggé sűrűn vannak egymás mellett, ami keresztmetszeti képen a szkopoláris testek magasságában a legjobban látható



(13b ábra). E rostok szerepe nagyon problematikus. Annyi bizonyos, hogy jelenlétük elősegítheti a szkopoláris vezikulumok rendeződését, de fiziológiai szerepük ismeretlen. A nyélképzés kezdetén rezorbálódnak és kifejlett sejtben nem találhatók.



13. ábra. Suctorina — rajzók nyélképző szkopolái. b: + metszetben, a többi hosszmetsetben. a: Urnula; b: *Tokophrya quadripartita*; c: *Acineta tuberosa*; d: *Podophrya*; e: *Discophrya collini* visszahúzott és f kitüremlett nyélképző készüléke. A nyilak a szkopula körkörös szegélybarázdáját jelzik, mely a fejlődő nyél szélességét determinálja a sima és alveoláris sejt-hártya határán (a, c, d) vagy ahhoz közel (e, f)

#### b) Nemadezma típusú rostokkal felszerelt szkopula

A *Discophrya collini* és *D. astaci* rajzójában találtam azt a szkopula-típust, de valószínű, hogy más *Discophrya*-kra is jellemző. A szkopoláris testek mellett erednek a nemadezmák. Úgy látszik, hogy rostszerkezet elsősorban



a buroknélküli fajokban található, de kis mennyiségben szkopoláris rost lehet az *Acinetában* is. A rostok minden esetben a rajzó-korban jelentkeznek, metamorfózis idején eltűnnek és a kifejlett organizmusban csak a pellikula alatti, rendezetlen tubuláris rostsálakat találjuk. A szkopolában akkor sem maradnak, ha a nyél (pl. *D. collini*) a trofikus életszakaszban is tovább növekedik (13e—f ábra).

## 2. Suctoriák adhéziós készüléke

Ennek a készüléknek kétféle változatát találtam. Egyikben az adhéziós elemek a sejt ventrális felületén szétosztódnak, a másikban egyetlen helyen lokalizált nagy ampulla gyűjti össze a szekréciós terméket, mely egy nyíláson át jut a szabadba.

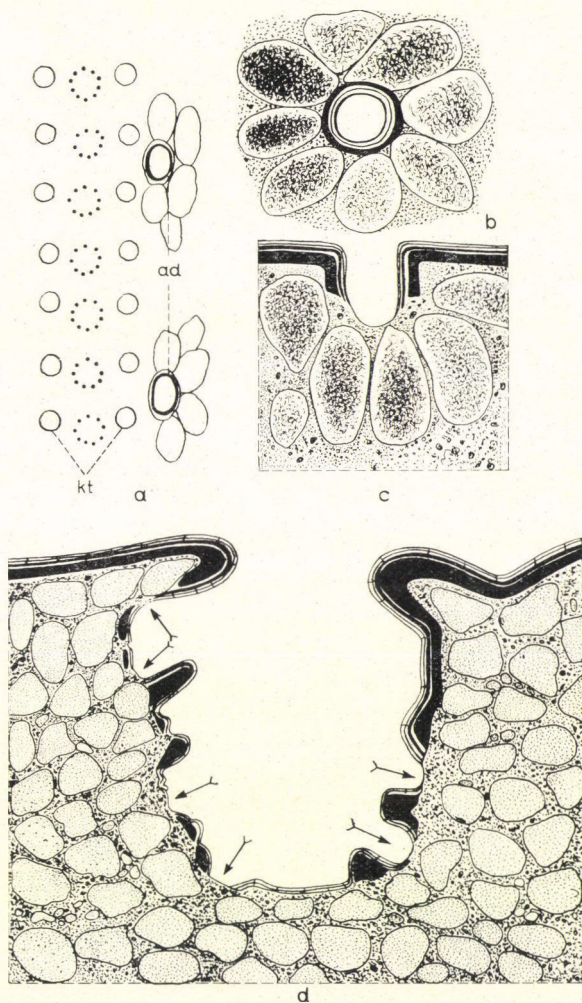
### a) Diszpergált adhéziós felszerelés

A Cyclophryában a csillósorok közé eléggé szabályos ismétlődéssel iktatódnak az adhéziós testek. Ezek a kortikális testek megnagyobbodott változatai (14. ábra a—c). A ventrális csillósorok között 2—3 (*C. katharinae*) vagy 4—5 (*C. magna*) kinetoszóma után mutatkoznak az adhéziós pórusok. Csatornájukat széles epiplazma réteg erősíti. Tömlőjüket tömötten fogják közre a nagy, felhígult mukoid tartalmú vezikulumok.

### b) Koncentrált adhéziós készülék

Valószínűleg számos családban előfordul. A fénymikroszkópos vizsgálat eredményét a *Discophrya astaci* és *Acineta fluviatilis* példáján korábban már ismertettem (59). Most elég a finomszerkezeti vonásokat bemutatni, a *D. astaci* adhéziós készülékén (14d ábra). A ventrális csillópárok között a test hátsó harmadában 3—4 mikron átmérőjű rés nyílik, melyen át a pellikula az epiplazmával együtt 6—8 mikron mély tömlőbe nyúlik. Ennek falán helyenként elvékonyodott területeket találunk, különösen a tömlő alsó részén. Köröskörül a citoplazmát. 6—10 mikron távolságig ovoid alakú, világos, fibrózus anyaggal egyenletesen telített nagy vezikulumok foglalják el. Tartalmukat a szkopula üregébe ürítik annak könnyen megnyíló felületi foltjain, nem preformált nyílású pórusain. Sehol nincsenek az üreg falához illeszkedő, valódi szkopoláris testek, nyitott pórusokkal. E szerkezeti sajátosságok alapján az adhéziós szkopula egységes organellumnak, mintegy megnagyobbodott adhéziós testnek tekinthető (vö. 14. ábra e és d). Egységes azért is, mert valamennyi vezikulum az üreg falához irányul. A nyélképző szkopula a legfejlettebb formákban sokkal tagoltabb. Szkopoláris testek pórusai, rostok vagy rostnyalábok osztják funkcionális részekre (*Discophrya*, *Tokophrya*). Egyszerűbb típusokban azonban a különbség nem feltűnő (pl. *Urnula*), az elhatárolás a szerkezet alapján kevésbé határozott.





14. ábra. Suctoria-rajzók adhéziós készülékei. a, b, c: *Cyclophrya*; d: *Discophrya astaci*; a: adhéziós pórusok elhelyezkedése a csillósorok mellett; b: adhéziós test + metszetben; c: ugyanez hosszszelvényben; d: A nyílak az adhéziós készülék tömlőjének „csupasz” faltjait, pellikula és epiplazma nélküli pórusait mutatják. Kt: a bazális testek kísérő kortikális testek; ad: adhéziós testek pórusai

### 3. Ciliáták adhéziós készüléke

Itt nem találjuk a Suctoria rajzók berendezésének pontos mását, de hasonlóra már a fénymikroszkópos vizsgálatok is utaltak. Legújabbán két tanulmány a Dysteriidák tapadó szkopuláját mutatja be (30, 72). Az ultrastruktúra lényeges vonásai (közös ampullába kiürülő vezikulumok) a *D. astaci*éhoz hasonlóak. A Hartmannulában kiegészítő szerkezet is van, mely



a dyctyosomákat tartalmazza. (Talán a vezikulumok pótlását szolgálja, mert itten a szkopula nem lárvális, hanem a sejt egész életében működő.) Véleményem szerint szkopoláris feladatú az Apostomatidák (*Hyalophysa*) rozettája is (16). Vannak azonban olyan adhéziós berendezések, melyek a Suctoriákéra megjelenésükben nem emlékeztetnek. Ilyen az *Urocentrumé* (Hymonsotomatida) és a *Strobilidiumé* (Oligotrichida).

#### a) Az *Urocentrum* adhéziós berendezése

Nincs valódi szkopolája, mert nincs gyűjtőampulla. Az adhéziós berendezés mégis viszonylag kicsiny területre szorítkozik, a test alsó felén húzódó kb. 7 soros csillómezőre (15a ábra). A csillók itt szorosan sorakoznak, viszonylag hosszúak. Járulékos rostjaik típusosak, minden csilló mellett egy kortikális test van, mely itt sajátos funkciójú. A csillómező sorait adhéziós kinétáknak tekinthetjük. Alattuk, kb. 1 mikron mélységig apró, szabálytalan alakú vezikulumok halmaza található. A hosszú adhéziós csillók szerepe az időszakos helyhez rögzítésben régóta ismeretes, a tapadó fonál eredete azonban nem. A mukoid anyag két forrásból származhat. Egyik a vezikuláris halmazok szekréciós anyaga, mely a kortikális testek pórusán át juthat a csillókhoz, a másik pedig a nagy mukociszták tartalma. Ezek a csillómezőt két oldalt kísérik. Nyílásukat külön csésze alakú pellikula erősíti. Valószínű, hogy ezek mukoidtartalma is részt vesz a tapadó fonál kialakításában.

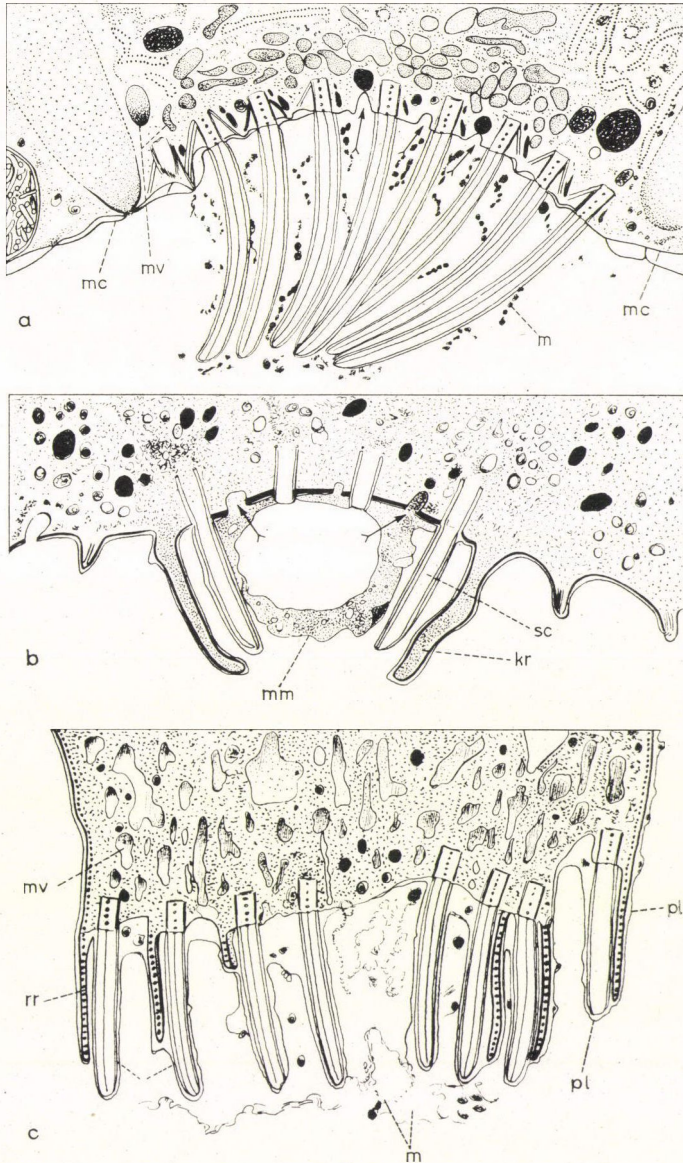
#### b) A *Strobilidium* adhéziós készüléke

A testi csillók öt sora (92) lefelé húzódva a test bazális felületén adhéziós mezőt alkot, spirálisan összefutó körívek formájában. A csillók viszonylag rövidek, de típusos szerkezetűek. A mukoid anyag szokatlan módon termelődik a test végén, nagy kiterjedésű területen. Itt sok szabálytalan alakú lakuna látható, halvány tartalommal és kevés apró, gömbölyű sötét granulum. Mindkettőnek a tartalma megtalálható a sejten kívül, a csillók közötti térben. A bazális felületen a szkopoláris testek hiányoznak. A mukoid lakunák tartalma a granulumokkal együtt a sejthártyán át közvetlenül jut a szabadba (15c ábra).

#### 4. A *Peritrichák* nyélképző szkopolája

E csoport szkopolájának szerkezetével elég terjedelmes irodalom foglalkozik (15, 31, 104), de inkább a szesszilis állatéval, mint a rajzóéval. Itt is ugyanazokat az elemeket találjuk a nyélképző struktúra kialakításában (szkopoláris testek, mukoid vezikulumok) de a csillók szerepe különbözik az eddigiektől. Ti. a nyél némely szerkezeti elemének kialakításában is közreműködhetnek. Ez a szerep azonban típusként változik. A *Vorticella microstoma* nyelében például a rövid szkopoláris csillók változatlanul maradnak a nyélben, morfogenetikai feladat nélkül (15b ábra).





15. ábra. Ciliáták adhéziós és nyélképző készüléke. a: *Urocentrum turbo* adhéziós berendezése. b: *Vorticella microstoma* nyélképző szkopulája. c: *Strombidium gyrans* adhéziós organelluma.  
mc: mukociszta; mv: mukoid vezikulumok; m: mukoid váladék; pl: perilemma

A csillók egysoros körívben sorakoznak; a körívben belül a szkopuláris pórusok. Nyélképzés idején közepén növekedik a mionémát tartalmazó citoplazma, ezen kívül pedig a mukoid vezikulumok tartalma. A csillók itt, mint minden peritrichában redukáltak. A két centrális rost hiányzik, a 9 triplet



helyett pedig csak 9 egyes rost van. E redukció a nyeletlen formákban ugyanúgy jelentkezik (71).

### 5. Szkopuláris organellumok konvergens vonásai

Bár a sokféle adhéziós berendezés, mely a Ciliáták különböző kategóriájában kialakult, egymásnak nem homológja, az alkatelemek, melyek a komplex struktúrát felépítik, homológok. A csillók és redukált származékaik a szkopuláris testek és a szkopuláris vezikulumok szerepükben és felépítésükben evidens megegyezést mutatnak. Éppen ezért érdemes változásait röviden összefoglalni.

a) A csillók eredetileg a mukoid szekrétrum formálóiként szerepelnek. E szerepükben néha megnyúlnak (Urocentrum), máskor változatlan hosszúságuk maradnak (Suctoria) vagy megrövidülnek (Strobilidium).

Amíg a csillók főszerepe a szekrétrum fonállá alakítása, vagy elterítése, addig szerkezetük normális, az alapformulának  $(9 + 2)$  megfelelő. A Peritrichákban ez a szerep megszűnik, ezért redukálódhatnak, sőt teljesen eltűnhetnek (71). A Suctoriákban is ismeretes csillótlan szkopula, de csak a csilló nélküli rajzokban (77, 60).

b) A szkopuláris granulumok szekréciós szerepe mindenütt hasonló, de megjelenésük gyakran változik. Elég, ha utalok a Suctoriák többnyire egyszerű, de néha hármas szerkezetű vezikulumaira és összehasonlításként a Strobilidium polimorf, szinte hártya nélkül folydogáló szekréciós anyagára. E különbséggel kapcsolatos a szkopula áteresztő szerkezetének eltérése is. A jól formált vezikulumok csak szűrőpórusos szkopulán át juthatnak ki, a folydogáló cseppek pedig szerkezet nélküli hártyán, mintegy exocitózissal.

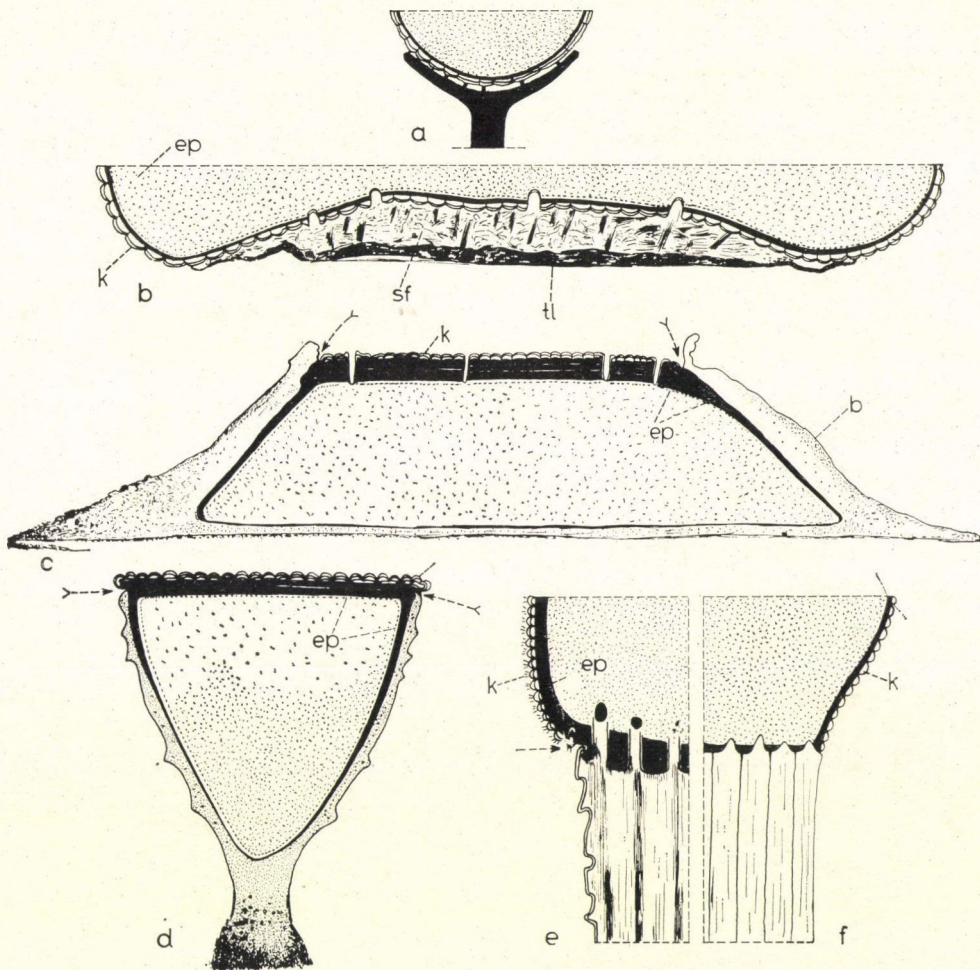
c) Az áteresztő szerkezettel ellátott szkopula kétféle evolúciós irányt mutat. Egyik a szűrőpórusos tölcés szerkezet. Ilyen pl. a Suctoriáké, Peritricháké. Ez állandó nyelet formáló szkopula. A másik az egyszerű tölcés szerkezet. Ilyen pl. a Suctoriák és a Dysteriidák adhéziós szkopulája. Az előbbi nyélrostok elrendezésére is szolgál, az utóbbi csak a gyors szekrécióra, éppen úgy, mint a Strobilidium pórus nélküli és nem is tölcéses berendezése.

d) Sajátos problémát jelent a szkopula lokalizációjának evolúciója, mert a test elején végén és ventrális felületén egyaránt kialakulhat. E kérdésnek leginkább a Suctoriák származásával kapcsolatban van jelentősége.

### 6. Újabb ismeretek a nyél szerkezetéről és a burok fejlődéséről

A nyél és burok kérge határozottan elkülönül a sejt szabad felületének alveoláris pellikulájától, éppen azért, hogy nem alveoláris, hanem sima, tagolatlan. A burok a nyél kiszélesedett folytatása és a burok szegélye nem



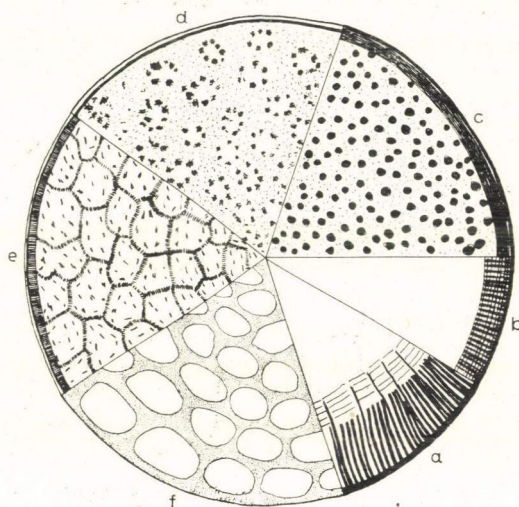


16. ábra. A Suctoriák helyhez rögzítő készülékének néhány típusa. a: *Tokophrya infusionum* nyelének felső része. b: *Lernaephrya capitata* tapadó lemeze. a és b-ben a sejttestnek csak az alsó részét jelzi a rajz. c: *Cyclophrya magna* nyélnélküli burokképződménye. d: *Discophrya buckei* rövid nyelű burka. e: *Discophrya collini* nyelének részlete. f: *Tokophrya quadripartita* nyelének részlete. k: alveoláris kutikula; ep: epiplazma; tl: tapadólemez; sf: szkopoláris fibrillumok. A nyilak a szkopoláris körbarázdát, a nyél és burok felső határát jelzik.

más, mint a rendkívül kitágult szkopula szegélye. Ebből következik, hogy a szkopula tevékenységének három produktuma lehet: a rögzítő lemez (rögzítő korong), a nyél és a burok. Ezek azonban nem mindig szerepelnek együtt, hanem egyik vagy másik hiányozhat. Jelentkezésük szerint a következő típusokat ismerjük: 1. Csak rögzítő korong van (16. ábra, *Lernaephrya*). 2. A rögzítő korong + burok (16c ábra, *Cyclophrya*). 3. Rögzítő korong + nyél (*Tokophrya*, *Discophrya*). 4. Korong + nyél + burok (*Acineta*, *Metacineta*).



Külön sajátos típusként említhetjük a *Tokophrya infusionumot*, melynek ugyan van nyele és serleg alakú alacsony burka is (16a ábra), de ez mind azonos szerkezetű a rögzítő korongéval. Egyebütt a korong és nyél szerkezete élesen elkülönül. Bár a nyélképző szkopolának szűrőtölcséres szerkezete lényegében mindenütt hasonló, maga a nyél (és gyakran vele együtt a burok) mégis sokféle szerkezetet mutathat. A *Tokophrya* és a *Discophrya* különbségét már említettem (65) de, összehasonlításként a 17. ábrán érdemes más



17. ábra. Nyél szerkezeti típusok keresztmetszetben (szektoronként). a: *Metacineteta mystacina* cisztájának a nyele; b: *Urnula* burokszerkezete; c: *Caracatharina* nyele; d: *Discophrya collini* nyele; e: *Tokophrya quadripartita*; f: *Tokophrya* sp. nyele

szerkezeti típusokat is megfigyelni (17. ábra a–f). Az irodalomban is gyarapodik az idevonatkozó leírás (4, 10, 11, 43, 79). A legfontosabb típusokat a saját vizsgálatban megismert példákön szemléltetem.

A *Tokophrya* nyele általában méhsejtes szerkezetű (17f), gyakran úgy, hogy a rekeszekben belül hosszában finom rostok is húzódnak (17e). A *Discophrya collini*-ben (17d) és a *Caracatharinában* (17e) csak hosszanti rostok vannak, a méhsejtre emlékeztető rekeszek nélkül (17d–e). Az előbbiben a nagyobb rostok csoportosulása még jelzi a szkopoláris testek irányát, az utóbbiban azonban a szerkezetektől független, a rostok kb. egyenletes eloszlásúak. Ezek itt a kinetodezmákhoz hasonlóan teljes hosszúságukban harántcsíkoltak. Egészen más szerkezet erősíti a *Metacineteta* és az *Urnula* nyelét és burkát (17a–b). Tangenciális metszeten megállapítható, hogy a lécek szabályos hatszögek sarkain helyezkednek el. A rajz mutatja a nyelet borító kutikuláris kéreg különbözőségét is. Harántcsíkolt rostok másutt is előfordulnak (5, 10), sőt megtaláltam az *Urnula* nyelében is. Érdemes megjegyezni, hogy van üres és majdnem ügynemű anyaggal megtöltött nyél is.



Nyilvánvaló, hogy a típusok egyrészében a szkopoláris testek elosztása befolyásolja a nyél belső szerkezetét is (17e, f, d). másokban viszont ilyen hatás teljesen hiányzik (17a, b, c ábra). A 17 c-típusú rostok teljesen szabálytalanul, hullámos lefutásban is jelentkezhetnek.

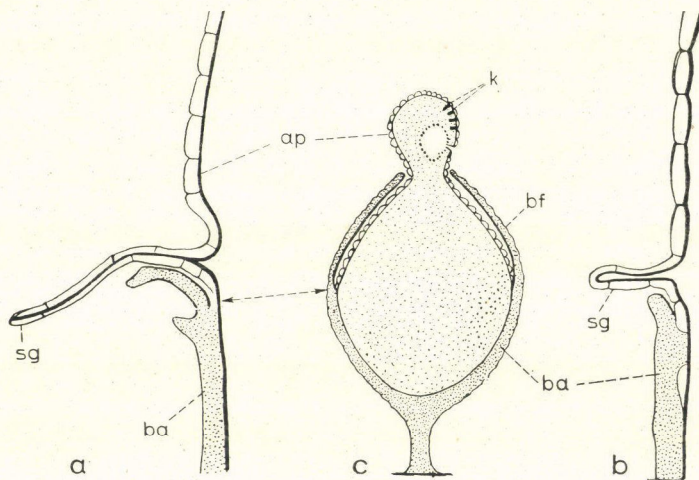


18. ábra. A szkopoláris körbarázda változásai az *Acienata tuberosa* metamorfózisában. a: a szkopula mélyedésből a nyél kezd kifordulni. A kifordulás állapota jól megítélhető, ha összehasonlítjuk a rajzó szkopoláris szerkezetével (13. ábra c). b: Egyoldali metszeten mutatja a szkopoláris barázdát a kifordulása után, a burokképzés kezdetén. c: Előrehaladott állapot a burok szegélye már majdnem végleges helyére ért. bu: a nyél és burok metszete felületén, a sima (nem alveoláris) kutikulával. sc: szkopoláris testek, mv: mukoid (szkopoláris) vezikulumok: alveoláris pelikula: ep: epiplazma: f: a csillós kintétáktól a szkopuláig érő fibrilláris köteg: fm: ennek a maradványa a teljes felszívódás előtt: bup: a burok pereme, mely a teljes metamorfózis után a test szabadon maradt, felső részét határolja.

A burok fejlődésében leglényegesebb a szkopulaszegély viselkedése, metamorfózis idején. Ezt egyúttal érdemes összehasonlítani a betokozódással, mert a burok és a tok (ciszta) a Suctoriáknak legalább jelentős csoportjaiban valóban homológ képződmény. Elégé bizonyítja ezt a 18. és 19. ábra



részleteinek összehasonlítása. Az előbbin az *Acineta tuberosa* kifordulás előtti, de már szélesedő szkopoláját látjuk a nyél felső részével együtt és kifordulás után a szkopulaszegély változását három egymásutáni állapotban (18b, c, d ábra), egészen addig, míg a burok pereme (bup) végleges formáját felöltötte. Nyilvánvaló, hogy a nyél szegélye növekedik burokká. A növekedés végén a szegély megvastagodik (18c ábra), majd felemelkedő peremet fejleszt (18d ábra), mely részben ráborul a szabadon maradt alveoláris pellikulára.



19. ábra. Podophrya sp. betokozódásának jellemző fázisai. a: A rajz azt az állapotot mutatja amikor az alveoláris pellikula rezorbeiója megállt és a sima felületű ciszta-burok a megmaradó alveoláris pellikula fölött növekedik a sejttest bezárására. b-c: Az alveoláris pellikula és a sima burok-kutikula határa abban a fázisban, melyben a szkopoláris gallér (sg) felszívódik. a-ban a gallér még hosszabb, mint a rajzon (lásd; 13. d ábra), de citoplazmatikus tartalma már rezorbeálódott: b-ben a gallér a teljes felszívódás előtt. Ezután kezdődik meg az alveoláris pellikula túlnövése, ami c-ben csaknem befejeződött. sg: szkopoláris gallér; ap: alveoláris pellikula; ba: a ciszta-burok alsó része; bf: a ciszta-burok felső része; k: maradvány kinetoszómák

A véglények többségében a betokozódás az egész sejtfelületen egyidejűleg meginduló szekrécióval történik. A Suctoriák számos csoportjában a szekréció és szkopoláris felületekre korlátozódik. A szkopula viszont lárvális organellum, ezért a betokozódás is rajzó állapotban tud megvalósulni. A 13d ábrán látható a Podophrya rajzójának a szkopolája, melyen a nyílást gallér fogja körbe. A betokozódás első szakaszába először a gallér, illetőleg annak alján húzódó szkopoláris csatorna szélességéig rövid nyél formálódik, mely felső részén gyorsan tágulva burokká kezd alakulni. A megnagyobbodott szkopoláris szegélyen mindaddig ott található a rajzókori gallér (sg), míg a burok a sejttestnek kb. a középmagasságig emelkedik. Közben még nyílik is (19. ábra a), de ugyanakkor elvékonyodik (19. ábra b).

Ezután fokozatosan felszívódhat, de nem mindig, mert többnyire még a bezáródó cisztában is megtaláljuk, ráhajolva az alveoláris pellikulára. Nem



sokkal a test középmagasságának elérése után megváltozik a burokképződés jellege. Eddig a burok az alveoláris pellikula terhére, annak felszívódása árán emelkedett, azután azonban az alveoláris felület csökkenése megszűnik, mert a burok föléje hajol a pellikulának (19. ábra c). Mindaddig felette növekedik, amíg a sejt apikális végén bezárul. A ciszta tehát abban különbözik a trofikus állapottól, hogy a burok peremének kialakulása után a növekedés nem állapodik meg, hanem fölemelkedve a test teljes körülzárásáig tovább halad.

#### IV. Sejtbimbózás és kombinált sejtoszlás

A kombinált sejtoszlásról korábban az volt a véleményem, hogy első fázisa megfelel az invaginatív bimbózásnak, a második pedig a sejtosztódás jól ismert — homomorf vagy heteromorf — típusának (58, 66, 67). A *Strombidium* fejlődésének további vizsgálata közben azonban kiderült, hogy az első fázis lényegesen különbözik az eddig ismertektől. Ennek alapján a kombinált sejtoszlás kezdeti, sejten belüli szakasza legalább két típusba sorolható; egyiket képviseli a *Strombidium*, másikat a *Parapodophrya*. E két típus jellemző vonásait kell most sorba venni, részletesen az elsőt, mert ez a legbonyolultabb fejlődés.

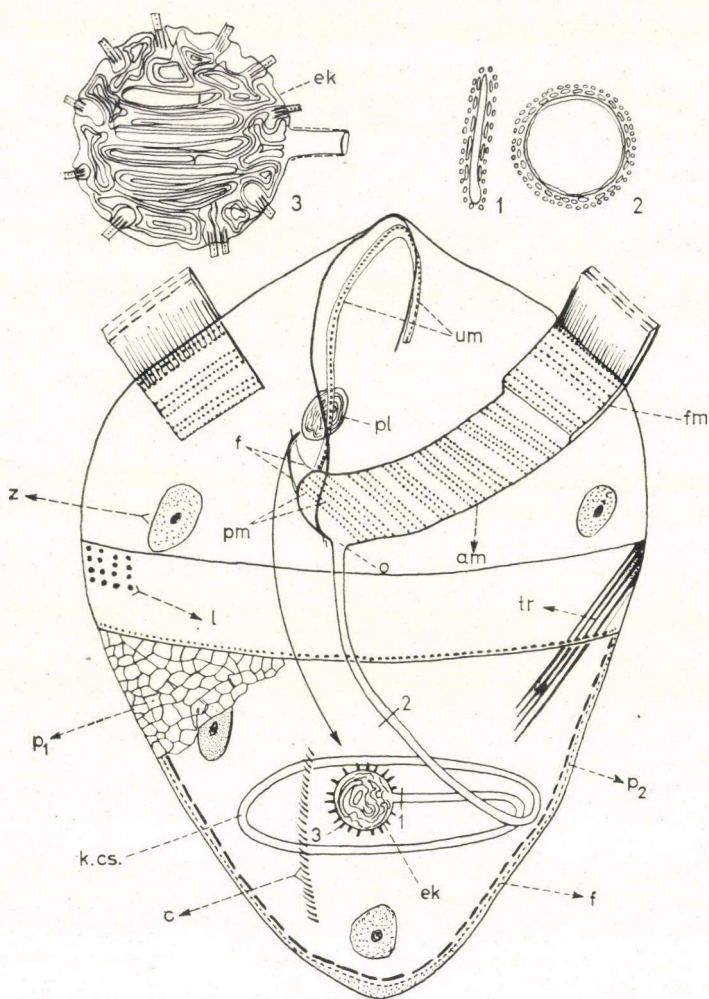
##### 1. *A Strombidium viride* vezikuláris bimbózása

###### a) A placentás embriókezdemény képe

A lényegét egy mondatban is összefoglalhatjuk: sejtembrió fejlődik vezikuláris placentán. Valójában nem minden struktúra alakul a placentán, de a legfeltűnőbbek, a legkomplikáltabbak: a frontális és adorális membrannellák, az unduláló membrána. A 20. ábra mutatja a fejlődő embrió elhelyezkedését a szülő testében és kissé nagyított szerkezetét a „köldökszínór” levágott végével (20. ábra, 3., 9. kép). Ebben a fejlődési stádiumban a kinetoszómák még nem rendeződtek hármassorokba, legföljebb kettesével csoportosulnak. Rövid csillókezdeményt növeltek a placenta felé. A placenta belseje simafalú párhuzamos membránok hullámos redőiből áll. A lemezek között granuláris elemet alig, vagy egyáltalán nem találunk. A csillókezdemények axoszómával már rendelkeznek, de a  $9 + 2$  tubuláris rost még csak kb. 0,5 mikron hosszú. Rendkívül meglepő a csillóburok viselkedése. Még nem differenciálódott, de látható, hogy placenta lemezeiből alakul. A lemez felül nem zárja le a csillót, hanem közvetlenül folytatódik a placenta belsejébe mint ennek tartozéka (21a ábra).

Előrehaladott állapotban a placenta kettős lemezei megfogyatkoznak és csak középen találhatók. Hamar felhasználódnak a csillóburok építésében. A csillórostok kétszeresére nőttek a bazális test magasságának és már kevés,





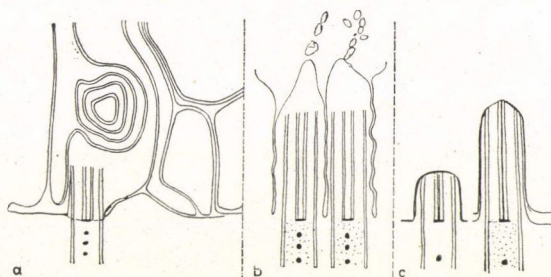
20. ábra. *Strombidium viride* vezikuláris embriókezdeménye. *um*: unduláló membrana; *fm*: frontális membranellák; *am*: adorális membranellák; *pm*: peniculus-szerepű membranellák; *p<sub>1</sub>*: szubpellikularis pikkelyek felülnézetben; *p<sub>2</sub>*: oldalnézetben; *f*: tubuláris fibrillák rétege; *c*: szomatikus csillósor (érzősörték sora); *pl*: placenta az unduláló membrana alatt; a nyíl a placenta útját mutatja; *ek*: embriókezdemény; *o*: a függesztőcsatorna kezdete; *kcs*: a kör-csatorna; *tr*: trichocisztanyaláb; *l*: trichociszták lőrései (teljesen körbe fogják a sejtestet); *r*: zoochlorella; *l*: ellapult függesztőcsatorna (+ *m*) az embrióba kapcsolódás előtt; *2*: függesztőcsatorna + metszete a lehajó ívben; *3*: nagyított embriókezdemény vázlata a fejlődő csillókkal és placentalemezekkel.

apró vezikulumot találunk a placenta lemezeinek helyén. Ebben a fejlődési fázisban a csillóburok kezd alakulni, de még nagyon széles és a vége kiformálatlan (21b ábra). Érdekes összehasonlítani a *S. viride* csillóinak fejlődését pl. a Halteriáéval, mely megfelel a szokványos típusnak, mert a csillórostokat a növekedés kezdetétől szorosan takarja a burok, a csúcson is szabályos for-



mában (21c ábra). A fejlődés további fázisában a csillók számának és hosszának növekedése közben a placenta gyorsan nagyobbodik és közeledik a sejt alsó, dorzális felületéhez. Kifejlődik a membranellák hármassora, a kinetoszómák rögzítő és rostszerkezete. A membranellakoszorúval szemközt felnyílik a szülősejt pellikulája és a rés addig tágul, míg a membranellák a felszínre kiterülhetnek. Ezután kezdődik a sejtmag és a sejttest kettéoszlása, most már úgy, ahogyan pl. a Halteriánál is megvalósul (67, 91, 115).

A vezikuláris embriót, legalább a *S. viride* példájában placentás embriónak is nevezhetjük, mert soklemezes vezikulum valóban placentaként működik. Az embriókezdemény két struktúra-elemből áll: egyik a placenta, másik a hozzákapcsolódó és felhasználásából is szerveződő kinetoszómális apparátus. Honnan származik a két összetevő és hogyan kapcsolódnak össze?



21. ábra. A csillófejlődés különbsége a vezikuláris és a külső bimbózásban. a- és b: = a *Strombidium viride* csillófejlődésének két egymás utáni fázisa. a: a placenta lemezei még érintetlenek, csillóburok nem formálódott; b: a placenta lemezei nagyrészt rezorbálódtak, a csillóburok formálódik; c: Halteria két fejlődő csillója. A rostok növekedésével együtt nő a csillóhártya

#### b) A placenta eredete

A sejttestben bőven találhatunk különböző jellegű, vezikulumokat, köztük olyanokat is, melyek 0,5—1 mikron nagyságúak és koncentrikusan lemezes szerkezetűek. Bár szerkezetük emlékeztet a placenta rétegzettségére, már kicsinyiségük miatt sem alkalmasak erre a szerepre. Szerencsés metszeten a vesztibuláris sejthártyának jól körülhatárolt területén nagyméretű 2—3 mikron átmérőjű lemezes testet figyelhetünk meg. Alul legömbölyödött felületű, de felül nyúlványaival a sejthártyába kapaszkodik (23. ábra, pl). A kapaszkodó lemezvégek rövid elágazással nyúlnak a sejthártyáig. Maguk a lemezek kettős falúak, finoman hullámos felülettel 9—10 kettős lemeztétegen belül apró vezikulumokat találunk. Ez a lemezes test a placenta, mely még nem vált el keletkezési helyétől. Az unduláló membrána (UM) alatt van, egészen közel a sejtgárhoz, melynek tölcserébe az UM vége és a legalsó, kétsoros membranella csillói is benyúlnak. Másik képen — ugyanilyen tájon — a sejthártyától már elvált placentát is találtam, belsejében apró vezikulumokkal és finom granulumokkal. E tapasztalatok arra vallanak, hogy a placenta



a perisztomális sejtfal determinált helyén, az UM alatt formálódik és onnan elválva jut a citoplazmába.

c) Honnan származnak a transzferkinetoszómák?

Mostani ismereteink alapján (2, 3, 24, 61, 64, 65) a transzferkinetoszómák keletkezése helyét a kortexben található centriólumok jelzik. Csillótlan kinetoszómák szolgálhatnak közvetlenül a csillózat gyarapítására, különösen sejtszaporodás idején, de szolgálhatnak arra is, hogy megfelelő helyre jutva a bimbózási primordiumot kialakítsák. Csillótlan kinetoszóma van az Oligotrichák frontális membranellájában is. A harmadik sor néhány tagján vagy nagyon rövid a csilló, vagy egészen hiányzik; így láttam a *Halteriában* és a *Strombidiumban* egyaránt. Ezek azonban mind a sejtfelszínre merőlegesen, a többivel megegyező helyzetben találhatók. Egy szokatlan kép más eredetre is mutat lehetőséget. Ti. a *S. viride*-ben a citoplazmába húzódott csillórostokat láttam 9 + 2 szerkezettel. Elképzelhető, hogy a szaporodási fázis idején csillók a testbe húzódnak (65, 63) és a bazális test transzferkinetoszómává válik. Erre azonban nincs elég bizonyíték. A legvalószínűbb megoldást a *Halteriára* vonatkozó megfigyelésem jelzi. Ennek legelső membranellájában a csillós bazális test mellett, rá merőleges helyzetű kinetoszómát találtam. Valószínű, hogy hasonló helyzetben jelenik meg a *Strombidium* transzferkinetoszómája is. Ez a hely közel van pl. az UM—AZM szöglethez (unduláló membrana és adorális membranellazona találkozási helye), ahol a *Halteriában* a fejlődési primordium kialakul.

A *Heterotrichák* viselkedése hasonló. A *Blepharismáról* és *Spirostomumról* is tudjuk, hogy a két membrán szögletében kezdődik az új membranellák kialakulása (25). További vizsgálatra szorul az a tapasztalat, hogy a *S. viride* trichocisztáinak köríve közelében is vannak csillótlan kinetoszómák. Szerepük még ismeretlen, de morfogenetikai közreműködésük elképzelhető.

d) A vezikuláris embrió rögzítése a szülőhöz

A ma egységesnek tekintett *Strombidium* genusban sem egyöntetű a megoldás. A *S. viride* és a *S. mirabile* példájában régóta ismeretes, hogy köldökesatorna kapcsolja az embriót a szülőhöz. Az elektronmikroszkóp ezt a kapcsolatot pontosan megmutatja (21. ábra). Az adorális membranellák legelső kétsoros tagjának külső vége mellett nyílik, tehát a perisztomális szegélyen. A csatorna belső vége ellaposodva a placentális vezikulum falában végződik. A köldökesatornát közben tubuláris rostok kísérik, melyek az adorális membranellák mellett lefelé haladó rostnyalákból erednek. A placenta falára a rostok nem nyúlnak át. A csatorna keresztmetszete köralakú, alsó vége azonban összenyomott. Itt a legkeskenyebb, mert a fejlődés későbbi szakaszában az embrió itt elválik. Még kérdéses, hogyan csatlakozik a csatorna a függesztő csőhöz. Korábban invaginatív fejlődésnek ítéltém a bimbózás



kezdeti szakaszát (67) úgy, hogy valószínűleg a keskeny csatorna kitáguló vége formálja az embriókezdeményt. Most azonban miután kiderült, hogy a csatorna kezdéspontja távol van a placenta képződési helyétől, nyilvánvaló, hogy utólag kell egymáshoz kapcsolódniuk.

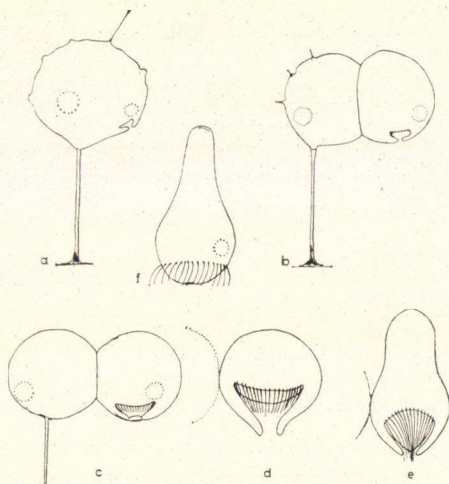
#### e) Rögzítetlen embriókezdemény

Úgy látszik, hogy a Strobilidiumok többségében nincsen függesztő köldökcsatorna. Pl. a *S. sulcatum*-ban az embrió üres (nem lemezes) tömlő falán kezd formálódni, mely legalább kezdetben szabadon fekszik a citoplazmában. A Strobilidiumban már a viszonylag kicsiny, rövid csillójú embrió-tömlő a sejtfelülethez kapcsolódik; kérdéses, hogy kezdetől fogva itt is fejlődött-e.

## 2. Rajzófejlődés a *Parapodophrya*-ban

Néhány vázlatos kép mutatja a *Parapodophrya* rajzóképződésének jellemző vonásait (22. ábra).

A gömbölyű sejt alsó felén, oldalt kicsiny tömlő jelenik meg, mely szűk nyíláson át közlekedik a külvilággal. Egyidejűleg az anyasejt szívócsöveit visszahúzza (a). Atömlő még kicsiny és a csillók is alig növekednek, amikor megjelenik a sejtoszlási (b) barázda. A barázda mélyülésével egyidőben nagyobbodik a tömlő és teljes hosszúkra megnőnek a csillók. Miután a tömlő végleges nagyságát elérte (d) a rajzó teste kezd megnyúlni és kifermálódni (e) még mielőtt az osztódási barázda leválasztaná az anyasejttől. Már ebben az időben megkezdődik a csillós tömlő kitüremlése és gyorsan megvalósul. E tömlőben csak a csillóóv és az előtte levő apikális testrészt fejlődik, a rajzó testének



22. ábra. *Parapodophrya soliformis* kombinált sejtoszlásának egymásutáni (a–f) stádiuma



nagyobb része a szülőéből közvetlenül levágódik. A rajzó ezután elválik a szülő testéről és úszás közben elnyeri — egyébként könnyen módosuló, kontraktilis — alakját.

A Parapodophrya — a többi Suctoriákhoz hasonlóan — teljes egészében is rajzóvá alakulhat, sejtszaporodás nélkül (reorganizálódás). Ilyenkor az osztódási barázda szerepe elmarad. A kész rajzó leválik a nyélről. Egyébként a fejlődés részletei megegyeznek a reproduktív rajzóképzésével, amint már azt PENARD is (92) egyes részleteiben helyesen megfigyelte.

### 3. *Problematicus szakaszok a kombinált sejtoszlásban*

A Parapodophryára vonatkozó eddigi vizsgálat alapján valószínű, hogy a kintoszómák az invaginatív bimbózás példája szerint viselkednek (55, 58, 67). Ez azért lényeges, mert e nemzetség szaporodása jórészt a Cyathodinium-méra hasonlít, amelyről pedig nemrégén kiderült, hogy a Suctoriákhoz sorolható (89). Ugyanakkor szaporodásának kezdő fázisa a vezikuláris bimbózás megfelelője, az eredeti leírás (76) szerint. A legkorábbi fázis azonban még nem eléggé ismeretes, ezért nem kizárt annak a lehetősége sem, hogy mégis az invaginatív bimbózás típusa szerint kezdődik. Különösen fontos volna ismerni a vezikulum keletkezési helyét és a kintoszómákkal való összekapcsolódásánál a mikéntjét. Egy vonásban a Cyathodinium fejlődése különbözik a Suctoriákétól éppen úgy, mint az Oligotrichidákétól. Abban ti., hogy az osztódó sejt mindkét fele újra alakítja teljes csillózatát.

Szokatlan módon jelentkezik a vezikuláris bimbózás második szakaszában a determináció kérdése. Az invaginatív és circumvaginatív bimbózásban ugyanis kezdettől evidens a rajzó fejlődésének a helye, mert mindjárt ott alakul a fejlődési primordium. A vezikuláris bimbózásban azonban a primordium két lépésben organizálódik és alkatrészei nem ott egyesülnek, ahol létrejöttek (23. ábra 3). Az embrió fejlődésének első fázisa szintén távol van ettől a helytől, ahol végül felszínre kerül. Ez a hely azonban mégis előre meghatározott.

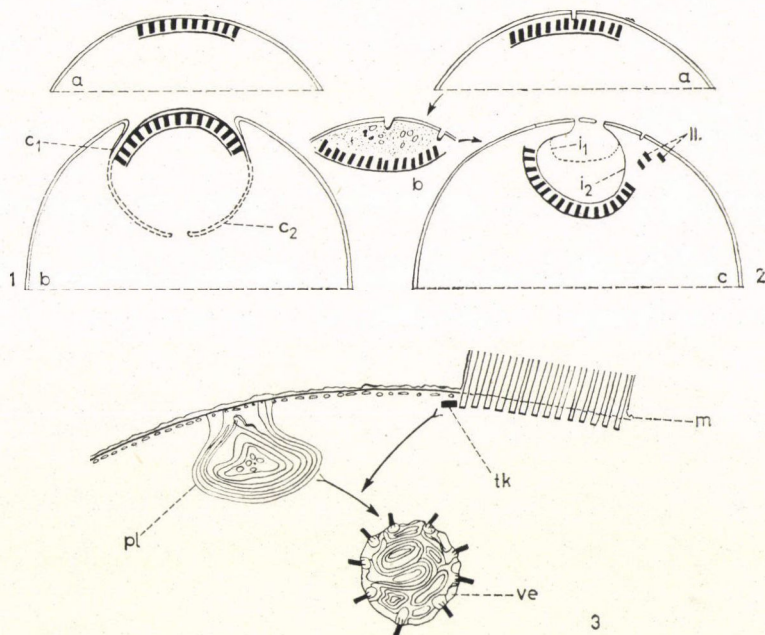
A *Strombidium viride* és *S. mirabile* esete még egy determinatív jellegű példával szolgál. Ti. a placenta nem a függesztő cső invaginatív folytatása, ezért külön attraktív hatásra van szüksége ahhoz, hogy összekapcsolódjanak. A fejlődésnek ez a fázisa további vizsgálatot érdemel.

### 4. *A fejlődési primordiumok összehasonlítása*

Az invaginatív és circumvaginatív fejlődési típusok különbsége fény- és elektronmikroszkópos vizsgálatokból jól ismeretes (58—60, 65). A vezikuláris primordium keletkezésében és szerkezetében egyaránt különbözik mind a kettőtől (23. ábra).



a) Szerkezeti különbségek. Az invaginatív és circumvaginatív fejlődési primordium csillóatlan bazális testeket és rostnyúlványokat tartalmaz (post-ciliáris, kinetodezmális és hipobazális rostok), a transzverzális rost kivételével, ami a kifejlett rajzóban már megvan. A vezikuláris primordium bazális testei nincsenek előre rendezett állapotban, csillóik viszont már korán, a rendezettség előtt láthatók rövid nyúlvány alakjában.



23. ábra. A kinetoszómák és az embrionális sejtmembrának koordinációja a fejlődés kezdeti fázisában. 1a–b: Cirkumvaginatív bimbózáásban kezdetű kontaktusban vannak a kinetoszómák a sejthártyával; ( $c_1$ : a bimbózás kezdeti,  $c_2$ : későbbi fázisa). 2: Invaginatív bimbózáznál kezdetű nincs kontaktusban a kinetoszómák a sejthártyával (a); az invagináció kezdetén még jobban eltávolodnak (b) és a tömlő csak további növekedése után lép kontaktusba a bazális testekkel (c).  $i_1$ ,  $i_2$ : a tömlő növekedés két stádiuma: II; a másodlagos fejlődési primordium kezdete. 3: Vezikuláris bimbózáznál a tömlő és a kinetoszómák proliferációja egymástól távol történik, csak utólag jutnak kapcsolatba. A nyilak szerint ( $pl$ : placenta,  $tk$ : transzferkinetoszóma;  $m$ : membranella;  $ve$ : vezikuláris embrió)

b) Fejlődési különbségek. Egyik különbség a transzferkinetoszómák attrakciójának az iránya (23. ábra). A Suctoriák bimbózási típusaiban a transzferkinetoszómák a sejtfelület alatt gyülekeznek és szaporodnak (a Cyathodinium esete problematikus). Az Oligotrichidák jelentős csoportjában (Strombidium) a citoplazmában elhelyezkedő vezikulumhoz kapcsolódnak. A Suctoriáknál is két jellemzően különböző változat ismeretes (23. ábra). Egyikben a primordium kapcsolódik a sejthártyához, a másikban nem. Sőt ez



utóbbinál a meginduló invagináció kezdetén még jobban távolodnak. Elégge nagyra nőtt már a tömlő, amikor végre a primordium kinetoszómái vele érintkezésbe jutnak. Másik különbség a bazális test rostjainak és a csillóknak a fejlődésében mutatkozik. A *S. viride* csillófejlődési típusa még a Strombidium fajokra sem általában jellemző, hanem csak azokra, amelyek lemezes placentával rendelkeznek. Az azonban a Strombidiumokra általában jellemző, hogy a fejlődési primordium igen korán rövid csillót visel, sőt magános kinetoszómát is találtam, rövid csillóval felszerelve. A Suctoriáknál erre nincs példa, a Flagellatákban és a Metazoaokban azonban ez elég gyakori eset.

A Suctoriák és Strombidiumok fejlődési különbségében lényeges az, hogy az előbbiekben a kinéták infraciliáris szerkezete készen áll az invagináció megindulása előtt. Invagináció közben növekednek a csillók és alakulnak a kísérő kortikoszómák. A Strombidiumban viszont a csillók növekedése elkezdődik az infraciliáris rostok kialakulása előtt — legfőképpen a postciliáris jelenik meg korábban — és a bazális testek sorokba rendeződése még a csillók növekedése közben is tart, hasonlóan pl. a Heterotrichákhoz (88). Később, de még a kihatalás előtt alakulnak a támasztó lécek is. E különbségek egy része a Strombidiumok struktúrális sajátosságából és a membranellák komplikált szerkezetéből adódik.

#### c) Transzferkinetoszómák szaporodása és rendeződése

A Suctoriákon belül ez lényegében megegyező, mert amit az invaginatív bimbózással kapcsolatban közöltem (64, 65), az a circumvaginativra is vonatkoztatható, ha kötöttebb formában is. Az *Acineta tuberosa*-nál pl. a vakuulumszatorna mellett szaporodnak a kinetoszómák, de a szatornarostok fölött hamarabb rendeződnek. A fejlődési primordium kialakulását mindenképpen a transzferkinetoszómák rendezetlen szaporodása előzi meg. A rendeződés valószínűleg sorról sorra halad, mert mielőtt a primordium minden sora felállna, 2–4 sornak legalább egy szakasza felismerhető. Így pl. a *Discophrya collini* f. primordia 11 soros, de már korábban felismerhető legalább négy-soros szakasza. Az *Acineta tuberosa*-ban 3, a *Lernaeophrya*-ban 2 sort sikerült megállapítani a rendeződés kezdeti idején. A primordium sorai egymás után alakulnak. A Strombidium membranellás primordiumában — a tömlő falán — kettesével találtam a kinetoszómákat. Bizonyosan itt is fokozatosan alakulnak a membranella sorai és a hármas kinetoszómák (triádok).

A sorokba rendeződést segítheti a kinetoszómák kapcsolódása a sejt-hártyához és az összekötő rostok kialakulása. A Suctoriáknál főleg a hipobazális rostok szolgálnak a kinetoszómák sorba, mintegy sínre állítására. Később, a primordium növekedése idején az új bazális testek már erre az összekötő sínre illeszkednek. A Strombidiumok korai csillónyúlványa a placentás rögzítést biztosítja, tehát a rendezésben is szerepet játszik. A szomszédos kinetoszómák közötti átmeneti rostkapcsolatok is a rendeződés eszközül szolgálhatnak. Pl. a *Discophrya collini*-nél egyetlen szál húzódik a



primordium kialakulása idején egyik bazális test alsó feléről a másiknak a felső részéhez. Az invaginatív bimbózás kezdetén a kortikális testek fokozott endocitózis aktivitása előmozdíthatja a primordium bazális testeinek átmeneti visszahúzódását. Enélkül invaginatív bimbózás nem is lehetséges; ha ugyanis a kinetoszómák a sejthártyákhoz tapadnak, akkor a bemélyedés a primordium körül halad, ami circumvaginációt eredményez.

#### 5. A fejlődési primordium környezete

Végül érdemes fölvetni a kérdést, hogy ha a centriólum a sejtnak annyira különböző területeit választja szaporodási helyéül és ezáltal a fejlődési primordium helyéül, lehet-e valamilyen rokon vonást találni e területek citoplazmájában?

A Flagelláták és a Metazoák centriólumai gyakran szaporodnak Golgi-apparátusok közelében. Valószínű, hogy ennek vezikuláris termékeit használják szaporodás idején az új testek építőeleméül (3, 65, 33). A *Strombidium viride* placentája egyedülálló evidenciával mutatja a lemezes vezikulumnak ezt a szerepét, mert közvetlenül részt vesz a csillóburok felépítésében. A Suctoriáknál ilyen feltűnő kapcsolatot nem találunk, de az invaginatív bimbózásnál a sejtfelület és a kinetoszómák között mikrofibrilláris és vezikuláris elemek mindig vannak, különösen az embrióttömlő növekedése idején, amikor a kortikális testek fokozott működésbe kezdenek (endocitózis). A circumvaginatív bimbózás alkalmával a kinetoszómák közvetlenebbül érintkeznek a vezikuláris elemekkel, mert a vakuolum mellett szaporodnak. A szaporodáshoz szükséges membrán-anyagot itt különösen nagy bőségben kínálja a környezet a bazális testek részére. A Suctoriáknál tehát — bármelyik szaporodási típust figyeljük — valódi Golgi-apparátust nem találunk a fejlődési primordium növekedésének a környezetében. Típusos Golgi-elem a Suctoriákban és általában a Ciliátákban nagyon ritka és még ritkán és többnyire csak valamely életszakaszhoz kapcsolódik (65).

A *Strombidium viride* kivételes példája felveti a kérdést, hogy vajjon mit találunk a placentának megfelelő helyen más Oligotrichidában? A közeli rokon Halteriában és Strobilidiumban? Válaszul elég utalni a 29. és 30. ábrára, melyek azt mutatják, hogy az unduláló membrána alsó szakaszán sűrűn sorakozó, megnyúlt alakú vezikulumok sokasága van. Ezek emlékeztetnek a dictyosomákra és éppúgy a sejthártyából származhatnak, mint a *S. viride* placentája. És itt a párhuzam. A Halteria fejlődési primordium az UM és a AZM szögletében keletkezik, közel e vezikuláris elemek bő forrásához. Ezek az elemek azonban legfőbb kis csoportokban, de nem nagy lemezes placenta-ként válnak el, mint a *S. viride*-ben. A *Strombidium viride* placentáját ezek alapján a Haltéria faringeális tubulusaival párhuzamba állíthatjuk, mert azok helyén, azok helyett válnak le a sejthártyáról.



## 6. A vezikuláris bimbózás evolúciója

A most felsorolt strukturális vonások segíthetnek annak az elképzelésben, hogy miképpen alakulhatott a külső bimbózásból a Strombidium placentás belső bimbózása. A kinetoszómák és vezikuláris elemek morfogenetikai kapcsolata alapján lehetséges, hogy a kinetoszómák gyülekezését a faringeális vezikulumok, vagy a vezikulumokat produkáló sejthártya vonza és itt történik elsődleges szaporodásuk, a fejlődési primordium kialakítása. Hogyan tevődik át ebből a helyzetből, mely a Haltériára jellemző, a bimbózás a citoplazmába? Erre az a valószínű magyarázat, hogy a Strombidium placentája miután a sejthártyától elválik, vonzó hatást gyakorol a kinetoszómákra. Ezek a vezikulum falán megtapadva gyorsan szaporodnak és létrehozzák a fejlődési primordiumot. Ilyen megoldásnak az értelmében érdemes keresni a Strobilidium korai fejlődésének részleteit is.

A vezikuláris belső bimbózás létrejöttét ma másként értelmezni nem tudjuk, mint úgy, hogy az UM alatti faringeális vezikulumok helyett — amelyek egyébként tubuláris jellegűek — lemezek növekedtek, majd a sejthártyáról egységes halmazban váltak el. Már a Haltéria tubulusai is hajlamosak csoportosulásra (30. ábra), sőt valószínűleg részben lemez formájúak is.

A lemezes vezikulum átveszi a kinetoszómák vonzását. Így helyeződik el a sejtbimbózás kezdeti fázisa megszokott területéről, a sejt felületi membránjától a citoplazma belsejébe, de olyan membráncsoporthoz, mely szintén a felületről származik.

## V. A morfogenezis citológiai rendezői

Az új vizsgálatok alapján most már úgy látszik, hogy a véglényi sejtekben két morfogenetikailag különösen aktív organellum működik. Mind a kettő régóta ismeretes, de különálló szerepük, ontogenetikai és filogenetikai vonatkozásuk csak most válik igazán érthetővé. Mind a kettő rostképző elem, de a rostokat más-más célra és más formában termelik. Egyik a kinetoszóma vagy centriolum, mely a csillórostokat és a sorbarendezt bazális testek (kinéták) járulékos rostjait (postciliáris, transzverzális rostlemez, kinetodezma, hipobazális rostok stb.), különleges célra pedig a faringeális kinetolamellákat és a nemadezmákat produkálja, vagy legalább valamiképpen részt vesz az organizálásukban.

Amennyire páratlanul egyforma szerkezetű a kinetoszóma az élővilág legkülönbözőbb típusaiban, annyira változatos megjelenésű a másik rostképző organellum és ezért sokféle a megnevezése is. A Heliozoák egyik csoportjában centropasztiszként ismerjük; radiális rostokat bocsájt ki, de magorsóként is szerepelhet (62) (24. ábra a). A Hypermastiginákban összetett szerkezetet találunk, a pálcika alakú részt centriolumnak a gömb alakút cent-



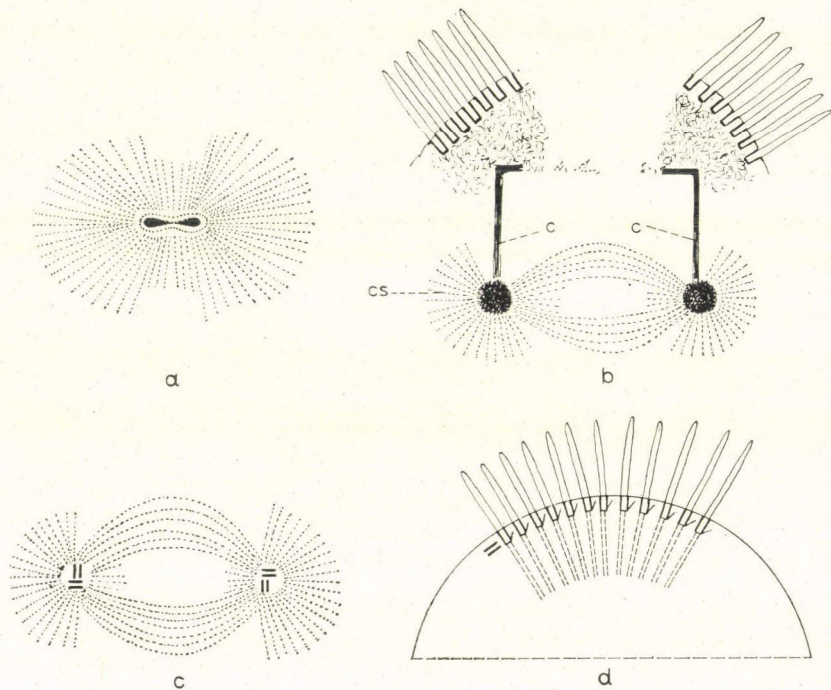
roszómának nevezték (21) újabb nevük attractophor és attractoszóma (44, 45) (24. ábra b). Szerepük lényegében a magorsó alakítása. Hasonló funkciót végez egy kb. félgömb alakú test, mely a centriólum mellett helyezkedik el a Foraminiferákban, a „calotte archiplasmic” (19). Számos más egysejtűben (gomba, plazmódium stb.), lapos lemez végzi a magorsó szervezését, a centrioláris lemez. Szerepelhet gömb alakban is hasonló feladatú szerkezet (1, 33, 93, 105). Szerkezete és szerepe alapján idesorolható a kinetochor is, mely a kromoszómákat kapcsolja a magorsóhoz vagy maghártyához. Mindezeket az organellumokat hasonló szerkezetük (finom granuláris vagy mikrofibrilláris) és nagyon megegyező funkciójuk (sugár-rostok kialakítása) rokonságba kapcsolja. Ha valamennyit közös névvel akarjuk nevezni, akkor leghelyesebbnek látszik az asztroszóma elnevezés, mert ez arra utal, hogy a sugár-irányú tubuláris rostokat fejlesztenek. Az asztroszóma és kinetoszóma a különböző szervezetekben egymáshoz nagyon különbözőképpen viszonyul. Lehetnek ugyanabban a sejtben együtt, egymással mikrofibrilláris hálózattal összeköttetésben, mint pl. a Hypermastigiákban, de individualitásukat jól megőrizve. Lehetnek külön: a Heliozoákban csak asztroszóma, a Ciliátákban csak kinetoszóma. Lehetnek olyan szoros kapcsolatban, hogy — mint a Metazoáknál — az asztroszómára csak funkciója alapján következtethetünk. Ez valószínűsíti, hogy a centriólumhoz valamiképpen az asztroszóma szorosan asszociálódott. Enélkül nehezen volna érthető a centriólum szerepe a magorsó kialakításában. Másutt ugyanis, ahol citológiai jól felismerhetően elhatárolódnak (pl. Foraminifera, Hypermastigina), ott nem a centriólum, hanem az asztroszóma vezérli a magorsó mikrotubuláris elemeinek kialakulását (24b. ábra).

Természetesen mérlegelni kell azt is, hogy nemcsak magányos rostok alakulhatnak citológiai jól elhatárolt asztroszóma nélkül, hanem pl. nemadézma típusú rostnyalábok is. Mindkettőre szép példát mutat némely Suctoriorajzó (Tokophrya, Discophrya) szkopoláris szerkezete. Ilyenkor arra gondolhatunk, hogy az asztroszóma diszpergáltan van jelen, mint pl. a virágos növények asztrális pólusán, vagy sok amöba mitózisában. Formálisan hasonló különbséget tapasztalunk a centroplasztisszal rendelkező Heliozoák és pl. az Actinophrys között, melynek nincs centroplasztisza és ezért az axonemák rostjai a sejttag faláról eredően sugároznak szét. Itt azonban már az is kérdés, hogy az axonemák véglemezét diszpergált asztroszómához vagy inkább dezmoszómákhoz hasonlítsuk-e. Valójában szerkezetileg a lemez alakú asztroszóma és a dezmoszóma között alig tudunk különbséget tenni.

A fejlődés adhatna bizonyos felvilágosítást a rostképző organellumok rokonságáról. Legtöbbet a centriólum fejlődéséről tudunk. Különösen érdekes a Labirinthula példája (PERKINS, 93). Ebben az organizmusban a mitotikus sejtoszlás idején az asztroszóma „centriolar plaque”, pro-centriolum gömb alakú fibrogranuláris aggregátumként jelentkezik és így is vezérli kisugárzó rostjai-



val a mitózist. Egyben mégis különbözik más alsórendű szervezetek centrioláris lemezétől. Abban, hogy közepén küllőszerkezet (cartwheel) található. Meiózis idején az asztroszóma valódi centriolummá alakul és ebben a formában vezérli a magoszlást! Itt evidensen magában foglalja a kinetoszóma az asztroszómát. Másutt is fibrogranuláris alapon szerveződik a kinetoszóma (2, 3, 24) vagy mitózis idején jelentkezik hasonló szerkezet a centriolum körül (106). Mindezek alapján — legalább a fejlődés idején — rokonság van a centriolum,



24. ábra. Asztroszómák és kinetoszómák. a: Heliozoa-típusú asztroszóma (kinetoszóma nincs). b: Hypermastigina (Barbulanympha) asztroszomális készüléke. Kinetoszóma nem szerepel a mitózisban. (CLEVELAND és VALENTINE nyomán.) c: Metazoa-sejt magorsója centriolumokkal. d: Ciliophorák kinetoszómái. Magorsó alkotásában nincsen szerepük.

asztroszóma és dezmoszóma típusú sejtalkotók között. A dezmoszómák többnyire a sejthártyához kapcsolódnak, egyébként a nemadezmák véglemezeihez hasonlíthatók. Akár kinetoszómához kötődik a nemadezma, akár varsavillához, vagy — másodlagosan — a sejthártyához, véglemeze hasonló megjelenésű. A Ciliáták centrioluma a Metazoa-ékéval ellentétben a magorsó kialakításában nem szerepel (24c—d ábra), de a centriolum és a nemadezma közötti lemez asztroszómához és dezmoszómához egyaránt hasonlítható, bár itt a rostok párhuzamosan nem pedig sugáralakban haladnak (7. ábra a—d). Maguk a kinetolamellák (postciliáris és tranzverzális rostlemezek)



sem közvetlenül, hanem sötét lemezek közbeiktatásával erednek a bazális testekről.

Francia kutatók archoplazmának nevezik (19, 44, 45) az asztroszóma finoman szemcsés plazmáját. Nem sokban különbözik ez a nemadezmák véglemezeinek és a dezmoszómáknak a szerkezetétől. E plazma tulajdonságáról keveset tudunk, legkevésbé azt, hogy rendelkezik-e specifikus organizátor-molekulával (DNS, RNS, vagy más makromolekula). Néha mint aggregátum, finom granulumok halmaza jelentkezik (93) mitózis előtt. Vajon utána az összetevők újra szétoszolhatnak? A rostképző organellumok közül a centriólum a legjobban körülhatárolt szerkezetű, de még mindig nyílt kérdés, hogy tartalmaz-e DNS-t és mit kell érteni „autonómiáján”. A centroplasztisz ketté oszlik a Hypermatiginiák asztroszómája „sarjad”. A centriólum asztroszómális része talán sarjadáshoz hasonló módon reprodukálódik és azután kialakítja a tubuláris szerkezetet (3).

A csillós véglények differenciálódásában a kinetoszóma rendkívüli szerepet játszik. Bárhogyan is, de sokféle elemet organizál, nemcsak a már említett rostcsoportokat, hanem szoros kapcsolatban van mikrofibrilláris hálózatokkal és mionémákkal is. Szerepét természetesen a sejtmag ellenőrzése alatt végzi és úgy látszik, hogy fejlődése is ilyen (3) közreműködéssel történik. Ugyanúgy végez irányító szerepet a sejtmag az asztroszóma és dezmoszóma munkájában. Mindhárom sejtorganellumban specifikus génaktivitások lokalizálódhatnak, illetőleg áramolhatnak a magból. A hasonló szerkezetet valószínűleg hasonló jellegű biokémiai aktivitás produkálja. Ennek a lényegét még nem ismerjük, pedig enélkül a csillós sejtek differenciálódása éppúgy megfejthetetlen, mint a magasabbrendű érzékszerveké. A Stentor, a Paramecium, az Euplotes, a Dileptus, a Lacrymaria, a Strombidium, a Zoothamnium, az Ephelota és a Dendrosoma stb., ahány típus képviselői, annyi csúcsteljesítmény a Ciliták megfelelő evolúciós vonalán. Szervezetük szinte vetekszik az alsórendű Metazoákéval és a valódi embriogenezist is számos csoport kialakította. Ha azonban a kinetoszómákat vagy — megfelelő fejlődési fázisban — akárcsak néhányat a (transzferkinetoszómákat) elvesszük, elvész a rendkívüli organizáció is, mert majdnem minden ezek közreműködésével épül. A visszamaradó sejt nem való többre, mint élősködésre vagy amöboida életre. Hiába van kétféle sejtmag is, magasabbrendű sejtípust organizálni csak a kinetoszómákon át képesek. Bármit mutat majd a végleges ismeretünk a kinetoszómák autonómiájáról, a fejlődés legkezdetén ott vannak és az ontogenezis csak a közreműködésükkel haladhat. A sejtmag kód-rendszere elsősorban a morfogenezis molekuláris anyagait produkálja. A Ciliata-sejtben ezek főképpen a kinetoszómákon át rendeződnek citológiai szerkezetekké, harmonikus funkcióra alkalmas organellumokká és berendezésekké. A kinetoszómák mintegy transzformálják a sejtmagvakban felhalmozódó fejlődési potenciált. Mindenképpen a fejlődés citológiai rendezői, az asztroszómákkal



és dezmoszóimákkal együtt. Ha az ontogenezist általában nukleocitoplazmatikus kölcsönhatásként szokás értelmezni (14), akkor a csillós véglényeké túlnyomórészt nukleokinetoszómás jellegű.

A centriolumok különleges szerepe nem korlátozódik az egysejtűekre és az ontogenezisre, hanem az evolúcióban is meghatározó jelentőségű. A Metazoa legfontosabb érzékszervei, különösen a látó, halló és szagló szervek nem nélkülözhetik a centriolumot, illetőleg annak nyúlványát a csillót. Ott is ahol a csillós hámok hiányoznak, az ízeltlábúak óriási csoportjában, a kitinpáncél alatt a speciális feladat érdekében módosultan megtaláljuk az érző ciliumokat. A timpanális, antennális szervekben ugyanúgy mint a pont- és összetett szemek érzékeny struktúráiban. Érzékszervek tökéletesedése nélkül a központi idegrendszer fokozott fejlődése éppúgy nem volna lehetséges, mint az egész organizmus harmonikus evolúciójának felfelé ívelése. Nem túlzás azt mondani, hogy a centriolumnak az evolúcióban különleges serkentő szerepe van. Valódi „evolúciós organellum” azokban az élőlényekben melyekben az érzékelés tökéletesítése az egész organizmus tökéletesítését lendíti. Igaz, van az evolúciónak más útja is, ez a növényvilágé, mely éppen fölfelé haladtában kiiktatta a centriolumot. Nélküle is kialakíthatta a maga pompás és gazdag világát, de ez a megfelelő organellum hiányában nem lehetett más, mint érzéketlen és passzív.

Mai napig csak a Ciliátákban és Suctoriákban ismerünk olyan organelumot, mely kinetoszóma-típusú, de egészen más a funkciója (61, 65). Ilyen a Suctoriák szuktelláris (tentakuláris) csöve, a Rhynchodeák ormányában a rinchoidális cső és a Gymnostomatidák faringeális (belső) csöve. Ezeknek a tubuláris lemezekből összetett csöveknek a származásával kapcsolatban jelentkezik újra a centriolum evolúciós szerepe. Igaz, hogy teljesen független származási útvonal is elképzelhető, hasonló szerkezetek konvergensen is kialakulhatnak, de a sejt világában a konvergencia alig érthető másként, mint úgy, hogy a rokon szerkezetek közös citológiai alaphból erednek. Bár már utaltam erre a problémára (65), és teljes értékű bizonyítékot evolúciós kérdésben nem lehet szolgáltatni, mégis érdemes a rokon vonásokat sorba venni. 1. Morfo-genetikai szerepük hasonló: csilló, illetőleg szívócső kialakítása a sejthártya igénybevételével. 2. A csilló rostszerkezetének változásai olyanok, hogy magukban foglalják a szívócső rostszerkezetének típusát is. Pl. érzékszervekben gyakran hiányoznak a centrális rostok, ugyanúgy a véglények megváltozott szerepű csillóiban is (pl. a Peritrichák szkopoláris csillói). A rovar-spermium szerkezeti változásai is ezt az irányt mutatják (65, 94, 95). 3. A bazális test és a tentakuláris test között legfontosabb különbség az, hogy ez utóbbiban nincs kerékszerkezet. Csakhogy éppen ez biztosítja a 9-es ismétlődést és hiánya a centriolumban e szám megváltozását jelentheti (93, 95). Éppen e hiány engedi a tentakuláris test elemeinek szabadabb változását. 4. A tentakuláris test fejlődéséről még nincsen teljes kép. Úgy látszik, hogy mindjárt a kortexhez



kapcsolódva alakul, függetlenül az idősebb csövektől. A bazális test fejlődése több megoldást ismert (2, 3, 24). Az ún. acentrioláris típusban ez is a régítől független helyzetben jön létre, de a régi mégis lehet az újnak a fejlődésére hatással. Lehetséges, hogy a régi tentakuláris test is kezdeményező hatást gyakorol az újnak a kialakítására.\*

Érdemes megemlíteni, hogy a rostszerkezetű organellumok függetlenségük ellenére egymással közvetlen fibrilláris vagy legalább közvetett kapcsolatot tartanak. Ilyen kapcsolat ismeretes a *Hypermastiginákban* (24b ábra), ahol a bazális testek és az asztroszóma között fibrilláris szövet van. Ehhez hasonlítható pl. a nemadezmák véglemeze és a bazális test kapcsolata, amikor kettőjük közé a mikrofibrilláris (98, 99), vagy harántcsíktal fibrilláris összekötő rész iktatódik (32. ábra).

A bazális test és a szuktelláris cső között direkt fibrilláris kapcsolatot nem ismerünk, de a faringeális csőnek van közvetett kapcsolata. A faringeális kinetoszómák tubuláris lemezei ugyanis úgy haladnak a pellicula alatt, hogy közvetlenül mellettük erednek a faringeális cső lemezei. A lemezek száma is pontosan megegyezik: a f. csőnek ugyanannyi tubuláris lemeze van, mint ahány a kinetoszómák száma. Így van ez pl. az *Enchelyodonban* és a *Didiniumban*. Nem tudjuk, hogy milyen módon befolyásolja a kinetolammellák száma a faringeális cső lemezeinek a számát, de a megegyezés nem lehet véletlen. Amint már láttuk, sajátos rostok a három rostképző organellum nélkül is kialakulhatnak. Legjellemzőbb az adhézios és nyélképző készülékek rostszerkezete és a bazális testek rétege alatt sok véglényi sejten kialakuló mikrofibrilláris hálózat. A nyélképző és az adhézios berendezések szkopuláris teste, illetőleg pórusai nemcsak kommunikációs elemek, melyeken át a szekréció kiáramlik, hanem eloszlásukkal gyakran a nyél struktúrára is rendező hatással vannak, amint pl. a 17. ábra mutatja. Itt a mikrofibrilláris szerkezet anyagát a szkopuláris granulumok mukoid tartalma szolgáltatja. Mukoid vezikulumok szolgáltatják annak a mikrofibrilláris hálózatnak anyagát is, melyet elég gyakran megtaláltam a tentakuláris csövek körül néha úgy, hogy számos egymásmelletti csövet körülhálózta, többnyire a pelliculához közeli rétegben (nem publ.). Lehetséges, hogy a szívócsövek mozgásának szabályozásában — esetleg alkalmi rögzítésében — játszanak szerepet.

Mikrofibrilláris rétegek és hálózatok a véglények legtöbb csoportjában megtalálhatók. Ezek elasztikusak vagy kontraktilisak, de néha nehéz megítélni szerepüket. A kinetoszómákkal kapcsolatban lehetnek, mint pl. a *Peritrichák* mionémái vagy a *Hymenostomaták* rosthálózata. A prosztomásoknál a bazá-

\* *Megjegyzés:* Rövid kivonatban Hitchen és Butler azt közli, hogy a *Choanophrya* példájában a tentakuláris cső kezdeménye kinetoszóma egyik vége közelében alakul (J. Protozool. 19, Suppl. 135, 1972). Ha itt nemcsak esetleges egymásmellettségről van szó, akkor a kinetoszóma igen fontos, "heteroindukciós" szerepéről és a két organellum tényleges ontogenetikai kapcsolatáról tudósítanak. E probléma még intenzív vizsgálatot igényel és érdemes. (A faringeális cső pl. a f. kinetoszómák indukciójára alakulhat.)



lis testek rostnyúlványai mikrofibrilláris rétegen haladnak át (pl. Didinium, Enchelyodon). A Parameciumban ez a réteg rácsszerkezetű hálózat. Akár elsődleges a kinetoszómák és a rosthálózatok kapcsolata, akár másodlagos, az ingerület átadásában mindenképpen szerepe lehet. A kinetoszómákhoz kapcsolt rostelemek növekedését még nem ismerjük eléggé. A mikrofibrilláris szerkezetek és azok a rostlemezek, melyek a bazális testektől függetlenek, a mukoid vezikulumok anyagából épülnek föl közvetlenül a citoplazmában vagy a kortikális (szkopuláris) testen át a nyél és a burok terébe (a nyél struktúra) elemei vagy a külső közegbe juva (a tapadó fonál rosthálózata). Érdekes, hogy a burokban, vagy méginkább a nyélben oly harántcsikolt rostkötegek is formálódhatnak, melyek a kinetodezmákra hasonlítanak. Ezek éppúgy csak mechanikai szerepűek, mint maguk a kinetodezmák. Különösen szembetűnő ez a funkciójuk a Astomatina és Hysteroecinetida csoportban, ahol teljesen a vázalkotás szolgálatában állanak (40, 97).

Néhány szóval még érdemes utalni a Golgi-apparátusra, illetve a vele ekvivalens elemek morfogenetikai jelentőségére. A csillófelépítésben direkt-részhátvételük példáját a *Strombidium viride* mutatja evidensen, a placenta szerepével kapcsolatban. Ugyancsak a Strombidiumokban a test vázszerkezetének a kialakítását készítik elő a Golgi-apparátus elemei. A vázalkotó anyaggal telített vezikulumok pikkelyszerű lemezekké formálódnak, melyek a testfelület rostlemeze alatt szorosan egymás mellé illeszkednek. Sajátosan különbözik ez a vázalkotás a Rhyzopodákétól, mert ott a vázelemek a test felületére kijutnak. Nem belső, hanem külső vázburkot építenek. Bár a csillófelépítésében igen gyakran szoros kapcsolat létesül a kinetoszóma és a Golgi-apparátus között, ez utóbbinak mégis más feladatokra irányul a tevékenysége, elsősorban a szekréciós termékek számára produkálja a vezikuláris elemeket. A citoplazma vezikulumainak legalább egy része struktúra fehérjét tartalmaz, mert gyakran szolgálnak rostos szerkezetek építőanyagául. Több típusuk lehet előre gyártva, különböző feladatra. Megjelenésükben is különböznek pl. a tentakuláris és szkopuláris granulumok; az előbbi a tentakulum belső csőve körül alkothat fibrilláris szövédéket, az utóbbiak pedig a rögzítő korongban vagy a nyélben. Legérdekesebbek talán azok a vezikulumok, melyeknek a feladata a bazális testek hatáskörében teljesül.

A csillós véglények bazális testéről sokféle rost és rostcsoport eredhet, de leggyakoribb az a három, mely postciliáris, tranzverzális és kinetodezmális néven ismeretes. E három rost gyakran szerkezetében is különbözik. A Suctoriákban pl. az első tubuláris, a második homogén, a harmadik harántcsikolt. A tubuláris rostok ROTH szerint (107) polimerizált molekulák apró egységeinek sorba rendeződése által növekednek, tehát nem vezikulumok felhasználásával. A kinetodezmára vonatkozólag viszont az Urnula fejlődési primordiumán úgy láttam, hogy az apró vezikulum tartalmából alakul (25f ábra) úgy, hogy ez a bazális test megfelelő tripletjéhez kapcsolódik. Tartalma excent-



rikusan tömörült, a rost növekedési irányában helyezkedik. Ez lehet a kinetodezma formálódásának első lépése. Később a rost alapján szélesedik, áttérjed a szomszéd tripletre és hosszában is növekedik, valószínűleg további vezikulumok felhasználásával. A postciliáris rostok már kialakultak, a tranzverzális azonban hiányzik, de helye felismerhető, mert ezt két-két rövid nyúlvány jelzi egymás melletti tripletekben. Másutt, így az *Acineta tuberosa*-ban egy erőteljesebb rost jelzi két triplet között ugyanazt a helyet.

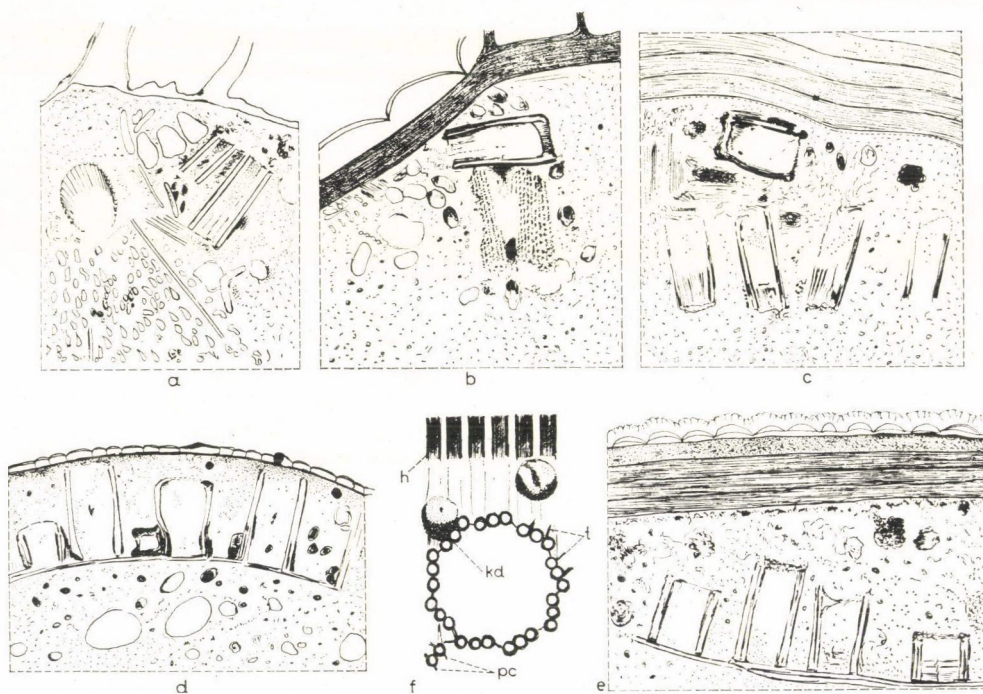
Nem tudjuk, milyen térbeli kölcsönhatás szabályozza a bazális test diagramját, mely a rostok helyét mutatja és amely PITELKA és GRAIN szerint (28, 40) általános a csillósokban. Az „assembly”, a génproduktumok gyülekezése, éppen úgy nem magyarázat az aktív helyekhez kapcsolódó rostok minőségi különbségére, mint ahogyan ezzel a szóval a nagy szerkezeti egységek, pl. a kinéták formálódása (82, 113) sem értelmezhető. A rostfejlődést kiváltó aktivitás és annak minőségi különbsége még sok vizsgálatot igényel. A bazális test diagramján a rostképző sarkokon kívül a talpi felület is képes rostlemez kialakítására (hipobazális rostlemez). Morfogenetikailag azonban még jelentősebb az ötödik aktív hely. Ez a kinetodezmális és tranzverzális rost közötti felület, mert itt jelenik meg mintegy sarjadzáshoz hasonlóan az új kezdemény, a probazális test. Sajátosan jelentkezik ez a kezdemény az *Urnula* fejlődési primordiumán (25d ábra). Az előre determinált helyen apró vezikulumok tapadnak a kinetoszóma oldalához. Talán ezek szolgáltatják a probazális test kialakulásának alapját? Bár erre már utaltam (65), itt is meg kell jegyezni, hogy a fejlődésnek ez a rendje csak akkor érvényesül, amikor a primordium zárt kötelékében szaporodik a bazális test (24, 81).

Egészen más képet mutat a transzferkinetoszómáknak a centrióluméhoz hasonló rendezetlen szaporodása, mely a fejlődési primordium kialakulását megelőzi. Három vázlat mutat erről jellemző részleteket (25. ábra, a, b, c). Egyiken a vakuolum melletti transzferkinetoszóma látható, mellette apró prokinetoszóma. Másikon szintén magányos transzferkinetoszóma van, alatta mintegy „in statu nascendi” két, ferdén hozzáhajló formálódó probazális test. A harmadik rajz részletet mutat a transzferkinetoszómák nagyobb csoportjának szaporodásáról. A sejthártyával párhuzamosan egy régi, viszonylag rövid, széles kinetoszóma fekszik, alatta három új, kb. merőleges helyzetben. Ez a helyzet alkalmas arra, hogy közvetlenül kezdeményezői legyenek a f. primordium formálásának. Ehhez elegendő a hipobazális rostok kibocsátása. A három példa ugyan különbségeket is mutat, de fontosabbak a megegyező vonások, melyek ugyanakkor megkülönböztethető jellegűek a zárt kötelékben tapasztaltaktól. Egyik ilyen vonás az, hogy a probazális testek itt keskenyek, mert valószínű, hogy a hármasokból (tripletektől) csak a legfelső tubuláris fibrilla fejlődött ki, még a teljes hosszukat elért formákban is (25. ábra c). Kötelékben (25d ábra) a probazális test rövid, de szélessége szerint azonos a régivel. Másik vonás az, hogy ferdén hajolnak az új bazális-



testek a régihez, nem merőlegesen, mint ahogyan a kötelékben láttuk. Vizsgálatra vár, hogy transzferkinetoszómán ugyanazon a helyen formálódnak-e az új bazális testek.

Primordiális kötelékben a bazális test szaporodása könnyebben érthető, bár ott sem tudjuk, hogyan veszi át az új a réginek a diagramját. Ott a probazális test a hipobazális roston fekszik és azon is áll talpra, valószínűleg mikrofibrillák segítségével. Mindez már biztosítja az eredeti orientáció megtartását. Még talányosabb, hogy a rendezetlen szaporodásban hogyan alakul ki a diagram az aktív sarkok megszokott rendjében. A triplet kialakulásának sorrendjét DIPPEL (24) leírta, de ez a rendezett szaporodásra vonatkozik. A rendezetlen szaporodásban legalább az ütem más lehet, mert előbb egész hosszában elkészül az új bazális test és csak azután szélesedik teljes átmérőjéig. Nemcsak egyes bazális testek, hanem nagyobb asszociációjuk is — membránák



25. ábra. a, b, c: Transzferkinetoszómák rendezetlen szaporodása a fejlődési primórdium kialakulása előtt. a: *Lernaeophrya capitata*. A metamorfózis végén a vakuólum melletti kinetoszómához már kicsiny probazális test kapcsolódik. b: *Acineta tuberosa*, metamorfózis vége. Magányos transzferkinetoszóma oldalán két probazális test fejlődőben. c: *Cyclophrya katharinae*. Részlet a másodlagos fejlődési primórdium kialakulásából. Felül széles transzferkinetoszóma, alul keskeny hosszú probazális testek fejlődés közben. d, e, f: Részletek a növekedő fejlődési primórdiumból. A bazális testek rendezett szaporodása. d: Urnula fejlődési primórdiuma. Jobbról balra haladólag, az 1—4 jelzésű bazális testek baloldalán a növekedő probazális testek láthatók. e: *Discophrya collini* fejlődési primórdiumának részlete növekedő bazális testekkel. f: Urnula bazális testének keresztmetszete, fejlődési primórdiumból. (h: hipobazális rostok, kd: növekedő kinetodezma, pc: posztciliáris rostok, t: a jövőbeni transzverzális rostok helyét jelző fibrillák)



és membranellák — kapcsolatban lehetnek speciális rosthálózattal. Most csak a minoémiák példájára hivatkozom, melyek közvetlenül kötődnek a Peritrichák trochusához, szkopolájához és perisztomális kinetájához. A *Vorticella microstoma*, szkopoláris részletén láttam (nem publ.), hogy ott is vezikulumok szolgáltatják a mionéma rostjainak növekedéséhez a szükséges anyagot.

## VI. A Ciliophorák néhány evolúciós problémája

A Suctoriák konvergens és divergens tulajdonságait vizsgálva már jeleztem (68), hogy a probléma túlnyúlik a csoporton. Említettem a Rynchodinák hovatartozásának a kérdését, mely leginkább a fárinx homológiájának megoldásában nyerhet választ, de utaltam arra, hogy a konvergens vonásokat hasonlóképpen kell mérlegelni a Ciliáták más csoportjában is. Azóta a kutatás ebben az irányban tovább haladt és ma a Gymnostomata, Rynchodina, Suctoria csoportok filogenetikai kapcsolatát konkrétebben értékelhetjük, organellumaik homológiájának elemzésével.

A rendszertani kategóriák evolúciójának problémája természetesen több, mint egyes organellumok homologizálása, mégis a nagyobb kategóriák filogenezisét sem tudjuk másképpen vizsgálni, mint azzal a kérdéssel, hogy az organellumok közvetlenül származtathatók-e egymásból vagy csak párhuzamos, illetve konvergens fejlődési úton. Erre nem mindig könnyű válaszolni, mert rokon-struktúrák ugyan kialakulhatnak külön evolúciós úton, de létrejöttekre legtöbbször mégis megegyező citológiai alapra volt szükség. Tudjuk, hogy az ontogenezis ugyanúgy változhat az evolúcióval mint a morfológiai bélyegek (59–60, 68). Ebben mégis biztosan ítélnünk. Ha ugyanis szervezetünk szerint egymástól távoli kategóriákban jelentkezik a fejlettebb sejtszaporodási típus, s sejt bimbózás, akkor konvergenciáról van szó. Nyilvánvaló ugyanis, hogy pl. a Suctoriák és Oligotrichidák intracelluláris fejlődése csak konvergens ontogenetikai tulajdonság. A független evolúciós utat bizonyítja az a tény, hogy valamennyi csoportnak (Suctoria, Oligotrichida, Hypotrichida, Hymenostomatida) éppen a legmagasabb rendű tagjaiban találjuk a belső bimbózást, illetve az erre való törekvést. A szaporodási típus másodlagos hasonlósága nem jelenti a szervezetek rokonságát.

### 1. Az ontogenezis evolúciós és kategorizáló jelentősége néhány példában

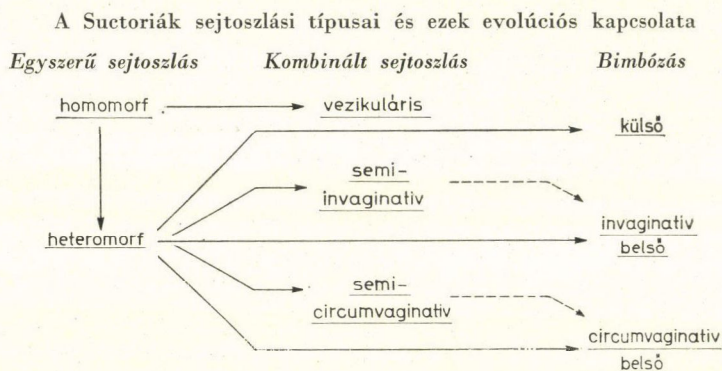
#### a) Suctoria

A legújabb vizsgálatok szerint (86, 89) a *Cyathodinium piriforme* a Suctoriák közé sorolható. Ez a faj nemcsak állandó csillózatával, hanem szaporodási típusával is külön, új családba tartozik. Bár az első részletes vizsgálat órá (76) máig sem teljesen tisztázott a fejlődés kezdeti fázisa, az kétségtelen, hogy az ún. kombinált sejtsztási típusba sorolható. A legkorábbi



stádium, amit Lucas jelez, a vezikulumban már csaknem fejlett csillókat mutat, ezért kérdéses, hogy hol alakul a vezikuláris primordium. Eredetileg a sejt-felülethez kapcsoltnak, mint pl. az invaginációs bimbózás némely változatában (55, 58) vagy kezdetétől a sejt-felülettől távol, a citoplazmában? Ez utóbbi esetben a fejlődés a Strombidium egyszerűbb vezikuláris bimbózásához hasonlít.

A korábbi összefoglaló írások és rajzok (55, 56, 58—60, 65—68) a mai ismeretek szerint is jól mutatják a Suctoriák sejtoszlási típusait és evolúciós vonatkozásait. A szaporodási típusokat ezek alapján és a Cyathodinium beiktatásával érdemes újra táblázatba foglalni, a következőképpen:



A bimbózási módok evolúciós kapcsolatait és kategorizáló jelentőségét korábbi tanulmányban részletesen tárgyaltam (60, 68), itt elegendő, hogyha megemlítem a szaporodási módok legfontosabb képviselőit. Homomorf sejtoszlás a Suctoriákban még nem ismeretes. Heteromorf kettéoszlással a Podo-phryidák szaporodnak. Vezikuláris bimbózás: Cyathodinium. Semiinvaginativ: Parapodophrya és az Ophryodendridák jelentős része. Semicircumvaginativ: Urnula, Metacineta. Külső bimbózás: Ephelota. Invaginativ belső bimbózás: Discophryidae, Dendrocometidae. Circumvaginativ belső bimbózás: Acinetidae.

#### b) Oligotrichida

A vezikuláris belső bimbózás kialakulásának valószínű útját már ismerttettem. Annak ellenére, hogy ez a csoport nem nagy és strukturális fővonásaiban homogén, az ontogenezis megvalósulásában mégis egészen rendkívüli a különbség, amit a Haltéria és a Strombidium fejlődésének egybevetése mutat leginkább (51, 92, 115, 66). E két genus jelenleg mégis ugyanannak a családnak a tagja. Ez a kategória-értékelés felülvizsgálatra szorul, mert a Strombidium belső pikkelyei, trichosztái a Haltériában ismeretlenek, a szomatikus csillómaradványok pedig más típusúak. Helyesebb mértéknek látszik, ha a két genus külön családban elhatároljuk, ami a fejlődésbeli ellentétet is megfelelően kifejezheti.\* (A Strombidium nemzetségen belül pl. a *S. sulca-*



tum fejlődése is jellemző különbségeket mutat, de ez nem lép túl a kategória határán). A Strobilidium fejlődésének különbsége rendszertani nagyságrendjében is megfelelően kifejezésre jut. A Tintinnidák fejlődése lényegében a Strombilidiuméval megegyezőnek látszik.

### c) Hypotrichida

Bizonyos párhuzamot mutatnak az Oligotrichidákkal, mert itt is megtaláljuk a perisztomium intracelluláris fejlődését. Ez azonban egyetlen nemzetségre, az Euplotesre szorítkozik. A membranellák fejlődése az adorális zóna alsó végéhez közel lokalizált, de inkább az invaginatív típushoz hasonlítható, mint a vezikulárishoz. Sajnos a bazális testek viselkedéséről — éppen a fejlődési primordium kialakulása idején — még nem tudunk bizonyosat, a legutólsó leírás alapján sem (122).

### d) Hymenostomatida

Intracelluláris fejlődési fázis itt is csak egyetlen genusban, a Parameciumban található. A citofárinx és annak speciális csillózata az, ami a belső sarjadzáshoz hasonló módon fejlődik szaporodás idején. Amelyik Parameciumban azonban a vestibulum nem mély, ott a polikinéták a sejtfelületén szaporodnak (42). A Parameciumokban kétségtelenül invaginatív sarjadzásról van szó, de faringeális csillózat intracelluláris fejlődés nem érte el azt a fokot, mint az Euplotes kialakított és nem is minden fajban jelentkezik.

Ha összefoglalóan közös evolúciós tendenciát próbálunk keresni az áttekintett négy kategóriában a sejtbimbózás és a kombinált sejtoszlás kialakulásáról, akkor ezt a következőkben találhatjuk. A kombinált sejtoszlás a három csillós kategóriának csak a magasabb fejlettségű alakjaiban fejlődik. Az Oligotricháknál több típus szerint és a nemzetségek többségében, a Hymenostomatidáknál csak a Parameciumban, a Hypotrichidáknál csak az Euplotesben. A Suctoriáknál a bimbózási típus tökéletesedése részben párhuzamban halad az organizációs fok emelkedésével. Ez a kapcsolat azonban nem szoros, ami szintén a szétsugárzó evolúció mellett szól. Még egy csoport van, az Entodiniumorphidáké, melyben a kombinált sejtoszlás jellege megtalálható. Ti. a csillócsoportok itt is belsőleg, valószínűleg invaginative alakulnak (85).

Végül érdemes megemlíteni, hogy az evolúciós haladás jeleként a sejtbimbózás külső változata kialakult a Rhynohodina és a Chonotricha csoportban is.

e) A parorális membrana (UM) és az iránymeridián determinációs szerepéről

\* Megjegyzés: Fauré-Fremiet strukturális alapon a Strombidiidae családot már elkülönítette (Protistologica 5, 345—352, 1969).



A Suctoriák bimbózásával kapcsolatban már tudjuk (65), hogy a fejlődési primordium helye a kiiktatási kísérletekben olyan gradiens mellett helyeződik át, mely követi a rajzókorabeli csillóöv irányát. A csillóövnek ezt a determinációs szerepét, mely a csillóatlan életszakaszban is megmarad, a Ciliáták iránymeridiánjának szerepéhez hasonlítottam. Azokban a csoportokban, ahol legalább az adorális csillózat belső bimbózással alakul, szintén megállapítható viszonyosság a bimbózás helye, és az adorális zóna vagy az unduláló membrána között. Még inkább a többiekénél. A Halteriában az evidensen az UM és AZM találkozása alatt van, de általában a Spirotrichákban hasonló helyen található (25, 117—118, 121). A Stentorban nincs UM, de a lokalizáció közel van az AZM végéhez, ugyanúgy az Euplotesben is. Nég a Strombidiumban is az UM környéke szolgáltatja a placentát a citoplazmában kialakuló primordium számára és az AZM a kinetoszómákat. A Parameciumban is az endorális membrana mellett az új „faringeális” primordium (35, 39, 42). Az endorális membrana az UM megfelelője. Bár az iránymeridián a Spirotrichákban és a Parameciumban is az UM-re redukálódik, determinációs szerepe az új citosztóma kialakulásában megmarad. A legevidensebben ez a szerep a Tetrahymenida csoportban érvényesül, mert ott az iránymeridián majdnem a test egész hosszán végignyúlik, magába foglalva az UM-et és a citopigévonalat. Valószínű, hogy a hosszú vonalban is az UM szerepe a legfontosabb. Ezt mutatja a Paramecium példája, ahol a garat kiiktatása az újraképződést is megakadályozza (42, 116), az UM determináns szerepe következtében. Nem ilyen kizárólagos hatású az UM szerepe a többi Hymenostomatidában, de az iránymeridián révén a morfogenetikai befolyása változatlanul érvényesül úgy, ahogyan azt különösen GELEI tanulmányai (34—38) óta tudjuk. Ez a kérdés még ma is aktuális, mert a Ciliáta-sejtek többségében az organizációs problémák jórészt ehhez a vonalhoz kötődnek (2, 32, 40, 42, 25, 111, 116, 117, 121). Ehhez kapcsolódik a morfogenetikai gradiens problémája éppen úgy, mint a legösszetettebb organellumnak, a citosztómának a kialakulása. Meglepő, hogy éppen a Strombidiumban találnuk értelmezést az UM szerepére. Ti. ez szolgáltatja az embrió kortikális kezdeményét, a placentát. A kinetoszómák viszont máshonnan, valószínűleg az adorális membranella alsó tagjából származnak. Az UM és szöglete másutt is membránok gyűjtő, illetőleg produkáló helye. Lehetséges, hogy így van ez a Hymenostomatidáknál is. A Parameciumban leírt tubulusok (114) hasonlítanak a Halteriában, Strombidiliumban és a Vorticellában megtalált tubulusokhoz (29—30. ábra). Talán az iránymeridián mellett is hasonló elemek sorakoznak. Bárhogyan is van, mindenképpen rendelkeznie kell a képességgel, hogy kinetoszómákat magához gyűjtsön a fejlődési primordium kialakítása idején.

Lehetséges, hogy a morfogenetikai gradiens, így a cirkuláris gradiens kialakításában is speciális citológiai elemek játszanak szerepet. Cirkuláris



gradiens a Suctoriákon kívül a Heterotrichákban is ismeretes (25, 121), ez azonban más értelmű. A meghatározó citológiai elemek az UM vagy ennek ekvivalense körül tömörülhetnek, körben csökkenő mennyiségben. Meg kell jegyezni, hogy éppen az iránymeridiánnal kapcsolatban nem tudjuk, hogy az ezüstözésben jelentkező UM alatti sima vonal milyen ultrastruktúrának a megfelelője. Az I. meridiánnal is kapcsolatos az a fejlődési divergencia, amire a Hymenostomatidákon belül SMALL felhívja a figyelmet. Véleménye szerint a fejlődési primordium viszonylagos helyzete, majd későbbi fokozatos áttolódása a Hymenostomatidákat két ellentétes típusra osztja (111). A következtetés ellentmondásait részletesen elemzi CANELLA (18). A következtetés túlzásával kapcsolatban két dologra utalok: 1. Az organelumok homológiáján a fejlődési áttolódások (morfogenetikai mozgások) nem változtatnak. Elegendő, ha az Oligotrichidák rendkívüli fejlődési különbségeit megemlítem. 2. A Suctoriáknál és Oligotrichidáknál sokkal nagyobb arányú fejlődési különbség sem jelent többet mint famíliának megfelelő kategória-különbséget, de néha még ez is problematikus. Ezért indokolatlan volna egy új ordo (Scuticociliatida) felállítása.

## 2. Faringeális struktúrák evolúciós és taxonómiai jelentősége

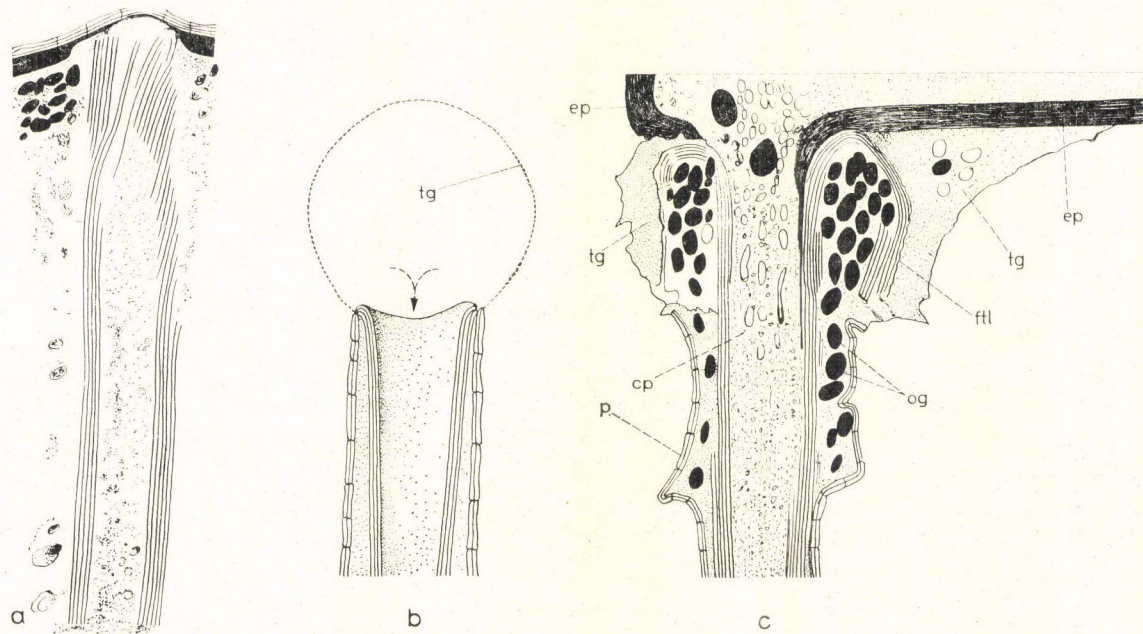
Két egymáshoz kapcsolódó problémakört kell értékelni. Egyik a faringeális struktúra típusok kérdése. A másik összetettebb, mert magában foglalja a Suctoriák származásának teljes problematikáját.

A faringeális típusokat három csoportba sorolhatjuk. Elsőbe tartozik a teljes felszerelésű farinx (Gymnostomatidák). A második a csak belső csővel rendelkező típusokat tartalmazza. Ilyenek a Suctoriák és a Rhynchodinák. A harmadik csoportba tartozik a Ciliáták túlnyomó többsége, melyekben a belső cső hiányzik. Természetesen van még egy negyedik csoport is, az élősködőké. Ezekből hiányzik minden faringeális szerkezet. Ilyen például a Suctoriák közül az Endosphaera, mely a sejtfelületen át, endocitózissal táplálkozik.

### a) Belső csővel felszerelt típusok

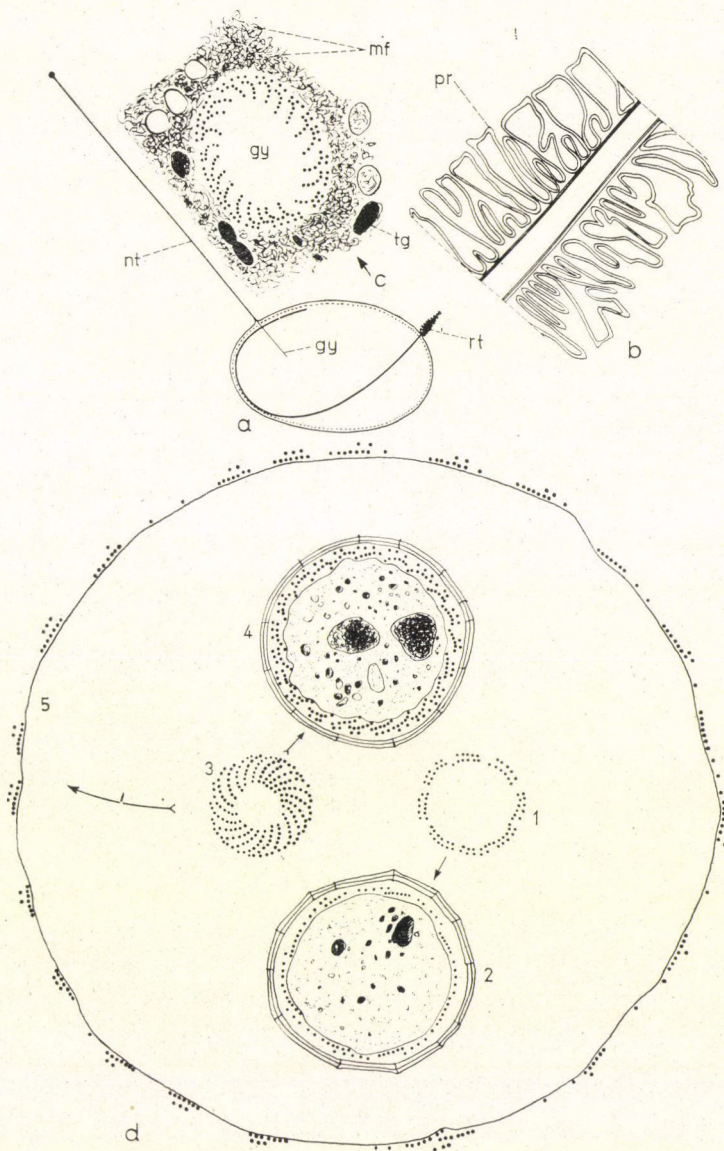
Az első típus tagjaiban a belső cső vagy teljesen különálló alkatrészként, vagy a varsakészülék nemadezmáival összekapcsoltan megtalálható. A Gymnostomatidák legfontosabb szerkezeti változatait az 1. ábra mutatja, hosszmetsetben. Különösen figyelemre méltó a Didinium ormánya. Ez ugyanis a többiekhez mérten hiányos felszerelésű; a varsakészüléknek másutt legerőteljesebb elemei a varsalécek (nemadezmák) hiányoznak. A felső, kintolamellás cső megvan; a faringeális kintoszómáktól hosszan nyúlnak felfelé a tranzverzális rostlemezek. Igaz, hogy a varsaléceket funkcionálisan gátolja a belső cső megerősödése, mégis mintegy közbülső típus a teljesebb felszerelésű gimnosztomások (pl. Enchelyodon, Lacrymaria), és a szívókások között. A szívócsövet a 26–27. ábra mutatja. Kiegészítésül összehasonlítható az előző tanulmány (65) 5. ábrájával. [A szívócső szerkezetét az embrió fejlődé-





26. ábra. Képek a szívócső működéséről. *a*: tentakuláris test a *Cyclophrya magna* rajzójából, hosszmetsetben. Az epiplazma a cső külső vége előtt elvékonyodott. *b*: A szívócső külső vége a tapadógömb visszahúzódása alkalmával. A belső cső lemezeinek vége ilyenkor is szorosan tapad a külső cső pereméhez. (*tg*: a visszahúzódt tapadógömb eredeti körvonala.) *c*: *Discophrya* sp. szívócsővének vége a zsákmány megragadása után. *ep*: a zsákmány epiplazmája, mely a szívócső nyílása előtt már átszakadt; *cp*: a csőbe áramló táplálék; *tg*: a tapadógömb szétterülő szegélye, mely jórészt a haptociszták homogenizálódott tartalmából származik; *ftl*: a belső cső lamellái





27. ábra: Képek a szívócső működéséről. a: *Cyclophrya* egy kinyújtott és egy visszahúzott szívócsőve. b: Visszahúzott szívócső részlete a pellikularedőkkel. c: Szívócső gyökerének keresztmetszete mikrofibrilláris szövődéssel. d: A belső cső tágulása szívás idején. 1, 2: *Tokophrya lemnae*, 3, 4, 5: *Cyclophrya katharinae*. 1 és 3: a belső cső nyugalmi állapotban, 2 és 4: a szívócső keresztmetszete szívás idején. 5: A szívócső gyökere maximális kitágulásban

sére és metamorfózisára, nyélképzésére stb. vonatkozó első elektromikroszkopos vizsgálatokkal együtt az 1964 szeptemberi citológiai kollokviumon — Tihanyban — ismertettem, de írásban akkor nem publikáltam. A szívócsőre



vonatkozólag Rudzinska publikálta első vizsgálatát 1965-ben és azóta számos tanulmány foglalkozik e kérdéssel (6, 7, 8, 9, 74, 89, 108, 109).]

Már régen igazoltam, hogy a Suctoriák belső csőve a külsőhöz, ami azonos a pellikulával, csak hozzátapad. Ez a tapadás a szívás idején is tart bár lehet, hogy a duzzadás miatt a belső cső szegélye feljebb mozdul. Mechanikai hatásra a tapadó gömb visszahúzódhat és a belső cső elválhat a külsőtől (57). Lehetséges, de még igazolásra vár, hogy a gimnosztomásokban is ugyanúgy képes elválni; az bizonyos, hogy a pellikulához ott is hasonlóan kapcsolódik. Mindkét csoportban a belső cső tapadási felülete alkotja az egyébként zárt citosztóma szegélyét, mely ugyancsak mind a kettőben a toxiciszták felhasználása által nyílik meg a táplálék beáramlására. A felhasználatlan toxiciszták a tápodúba jutnak, legalábbis a Suctoriáknál. A toxikus hatáson kívül a táplálék megragadását is biztosítják vagy egyenként (6) vagy együttesen, homogén masszává, tapadókoronggá alakulva (26c ábra).

A Rhynchodeák ormányának belső csőve hasonlít a faringeális belső csőre és tentakuláris (suctelláris) csőre (54, 75, 100). Az ormány vége azonban sajátos vonás, mert erős membránok takarják. Kérdéses, hogyan jut át ezeken a gazdaállatból a táplálék. A szívószerkezetnek a gazdába mélyülése némileg hasonlít egy külparazita Suctoriáéra (13, 78).

E három csoport rokonszerkezetű belső csőve bizonyosan filogenetikai jelentőségű, de azt nehéz megállapítani, hogy milyen értelemben. Két lehetőséget mérlegelhetünk. 1. Független, de párhuzamos úton alakult a három csoport. Ez nem ellenkezik a belső cső homológiájával. 2. A Gymnostomatidák teljes felszereltségű faringeális készüléke redukálódott annyira, hogy csak a belső cső maradt meg belőle. Már előbb rámutattam, hogy a faringeális alkatelemek erősödhetnek is, redukálódhatnak is. Elképzelhető pl. hogy a Chilodonella típusú véglény redukálódik Rhynchodeák típusúra. Nemcsak a faringeális cső, de kinéták rokon szerkezete is megenged ilyen felvetést. A Suctoriák irányába is megvolna ez a lehetőség vagy egy másik út, amire pl. a Didinium utal. Elvileg ilyen evolúció nem tagadható. Ha azonban minden ide tartozó tulajdonságot figyelemmel vizsgálunk, akkor láthatjuk, milyen nehéz bármilyen közvetlen származtatást megnyugtatóan indokolni. Leghevesebb ezt a Suctoriák példáján végigelemezni.

#### b) A Suctoriák származásának komplex problémája

Annak a mérlegelésére, hogy redukcióval alakult-e a Suctoria-típusú véglény a Gymnostomata-típusból, a következőket kell sorbavenni: A szívócső funkcionáló elemei: a belső cső és a haptociszták milyen előzményből származnak? A szívócső az eredeti citosztóma helyén működik-e? A rajzó szkopolája — elhelyezkedésének rendkívül hasonlósága alapján — lehetett-e eredetileg citosztóma? Van-e kapcsolat a Suctoriák szívócsőve és némely véglény (pl. Actinobolina) tentakulumai között? Mi jelentősége van e száрма-



zási problémában a tapadó szkopulának? És az infraciliáris szerkezetnek? — Minderre röviden a következőképp lehet válaszolni:

*A belső cső.* A Suctoriákra (64, 4, 5, 7, 8, 12, 50, 109, 110) a Rhynchodeákra (54, 75, 100) vonatkozó vizsgálatok és a Gymnostomatákról e tanulmányban ismertetett eredmények szerint a belső cső szerkezete nem mutat lényeges különbséget. Indokolt az a gondolat, hogy közös citológiai alaphól erednek. Ez azonban nem bizonyítja, hogy a három csoport egymásból származik akár úgy, hogy a Gymnostomatidák faringeális berendezése redukálódott a belső csőre, akár úgy, hogy a belső cső később kiegészült a varsa-szerkezettel.

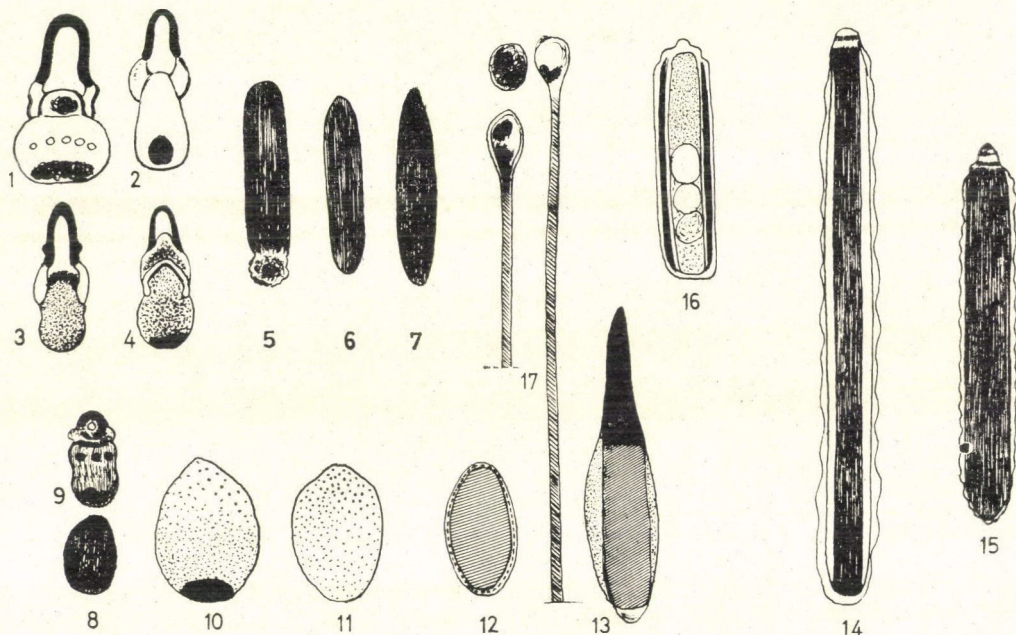
*Toxiciszták.* Ezek már a három csoport különbségét mutatják. A prosztomások hosszú toxicisztái jellemzően különböznek a Suctoriákétól, de még inkább a Hypostomaták faringeális vezikulumaitól és nagy tubulusaitól. Jól mutatja ezt a különbséget a 28. ábra 14., 15., 1., 2., 3., 4., 17. rajza. A hiposztomás véglényekben a toxiciszták teljesen hiányoznak. A garatban található vezikulumok és mikrotubulusok nem származtathatók a másik két csoport elemeiből. Ezek a Gymnostomatidák legfejlettebb alakjai és ha voltak toxicisztái, azokat elvesztették. A rajzon látható toxiciszták viszonylag egyszerűek és rövidek. A Balanophryáé — 15 — a legegyszerűbb. Az Enchelyodoné, Lacrymariáé, Didiniumé erőteljesebb, de szerkezetében lényegileg a Colepséra (-16-) hasonlít. Kérdés, hogy az a nagy különbség ami szívókások és a prosztomások toxicisztái között evidens, más úton áthidalható-e. Az ontogenezis arra vall, hogy valószínűleg mind a kettő visszavezethető közös alapra. Arra már utaltam (65), hogy a Suctoriák toxicisztái többnyire ovoid testen át fejlődnek. Ezek alakja csoportonként változhat, a Discophryidákban ovoidok, az Acinetidákban inkább megnyúlt formájúak. A *D. collini*-ben az ovoid test (-8-) alakul a (-9-)hez hasonló stádiumon át haptocisztává. A *Lernaeophrya*-ban és a *Tokophrya quadripartita*-ban a megnyúlt alapkú (-7-) mukoid testek mellett a tompábbak is akadnak, belsejükben néha olyan szerkezettel, mely a haptociszta csúcsára emlékeztet (-6-). Valószínűleg ezek gyors megrövidülése és differenciálódása hozza létre a haptocisztákat. Van más elgondolás is a fejlődésről (11) s bár ez emlékeztet a trichocisztákéra (124), nem valószínű. (Ezzel itt részletesen nem foglalkozom.) A hosszú mukoid testek hasonlíthatók pl. a *Balanophrya* toxicisztáira és azokra a rövid testekre is, melyeket egyik *Enchelyodon*-ban találtam a citosztómában; a hosszú toxiciszták között elhelyezkedve (-16-). Ezek talán nem toxikusak, de mégis áthidalják a prosztomások és szívókások toxicisztáinak ellentétét.

Érdemes még megemlíteni az élősködő szívókás, az *Endosphaera* tanulmányát. Elektromikroszkópos vizsgálattal is meggyőződtem arról, hogy e fajban a tentakuláris cső hiányzik. Ennek megfelelően hiányzik a haptociszta, de nem rendelkezik azokkal a mukoid (ovoid) testekkel sem, amelyek a szívócsőben és a citoplazmában szoktak megjelenni, mint a haptocisztafejlődés közbülső alakjai. A fejlődés kezdő elemei viszont, a dictyosomákhoz hasonló megnyúlt



vezikulumok ott vannak a citoplazmában. Ez a tapasztalat is az ovoid testek morfogenetikai szerepét tanúsítja.

**Mukociszták.** A Suctoriákban a mukocisztáknak megfelelő elemek ugyan eléggé változatosak, de a legegyszerűbb és leggyakoribb formák megegyeznek a prosztomások interciliáris mukocisztáival. Helyzetük azonban más, mert a szkopolához kapcsolódnak mint szkopoláris testek. A 28. ábra 10. és 11. rajzán látható granulumok a Suctoriák többségében megtalálhatók, de a



28. ábra. Mukociszták és toxiciszták. 1—4, 9: Suctoriák toxicisztái (haptociszták). 1: *Tokophrya quadripartita*; 2: *Discophrya buckei*; 3—4: *Lernaephyra capitata* (citoplazmából). 9: *D. collini* (citoplazmából). 5—7: tentakuláris mukociszták a *L. capitata*-ból; 8: a *D. collini*-ből; 10: szkopoláris mukociszta (Urñula); 11: mukociszta az *Enchelyodonta*-ból; 12: a *Spathidium*-ból; 13: a *Coleps*-ből; 14: toxiciszta a *Coleps*-ből; 15: a *Balanophrya*-ból; 16: kis toxiciszta az *Enchelyodonta* ormányából; 17: faringeális vezikulumok és makrotubulusok a *Chilodonella*-ból

11-nek megfelelő ott van nagyon sok prosztomásban is. A 12. és 13. rajzok módosultabb formák: kihegyesedők és tartalmuk gyakran kristályos anyag. A lényeg az aktuális evolúciós kérdésben az, hogy a két csoport mukocisztái között legfőljebb fokozatbeli a különbség, annak ellenére, hogy felhasználásuk helye és célja más. Evolúciós értékelésben ezért nem jelentősek. Figyelemre méltó, hogy a mukociszták néha (-13-) szinte átmeneti alkatúak a toxiciszták felé (-14-). Lehet, hogy ontogenetikailag is hasonló az összefüggés. Végül érdemes megemlíteni, hogy bizonyos fajokban a sejtgaratban és a test más felületén egyforma elemeket találunk. Nincsen külön mukociszta és toxiciszta. Ezek



egyszerű toxicisztához hasonlítanak (*Balanophrya*). E példa is a muko- és toxiciszták közös eredetére vall.

*A Ciliáták tentakuluma.* Bár a fénymikroszkópos ismeretek alapján gondolhatunk a tentakulum és a szívócső homológiájára, véglegesen még nem tudunk ítélni. KAHL következtetését (52) a finomszerkezet vizsgálata igazolhatja. A döntő — elektronmikroszkópi — vizsgálat után is megmarad egy probléma. E probléma: közös eredetű-e a három struktúra, a faringeális, tentakuláris és suctelláris belső cső.

*A citosztóma problémája.* Helyzete alapján a nyélképző szkopolút a citosztómához könnyen hasonlíthatjuk. A belső szerkezet ezt a gondolatot perdöntően nem erősíti. A szkopolában ti. a típusos faringeális rostok hiányoznak, mert nincs is rájuk szükség.

*Adhéziós szkopula.* Szerkezete az új vizsgálatok alapján tisztázott és egyúttal az is bizonyos, hogy — bár volt ilyen vélemény (41) citosztóma maradvány nem lehet.

*Infraciliáris szerkezet.* A Suctoria, Rhynchodina csoportokban és a Chilodonellában megegyezik a szerkezet, mert hipobazális rostlemezt csak e típusokban ismerünk. Faringeális szerkezetben azonban a Chilodonella típusú véglény annyira különböző, hogy az infraciliáris szerkezetet csak párhuzamos jellegnek ítéelhetjük.

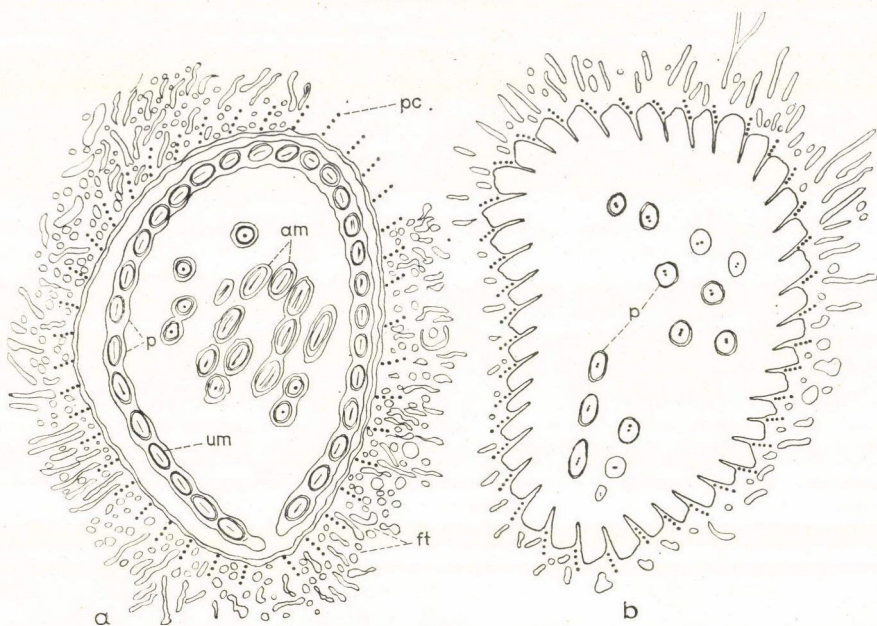
Összefoglalóan a következőt mondhatjuk: sem a Suctoriák, sem a Rhynchodinák közvetlenül nem utalnak hiposztómás (*Chilodonella*) típusú csillósokra vagy egymásra. Mozaikszerű megegyezéseket ugyan találunk, de ezek csak párhuzamos evolúcióra engednek következtetni. A szívócsövek ugyan lehetnek a tentakulumok homológjai, de ez sem bizonyít az Actinobolina-típusú csillósokkal közvetlen rokonságot, hanem csak párhuzamos evolúciót.

### c) Belső cső nélküli garatszerkezet

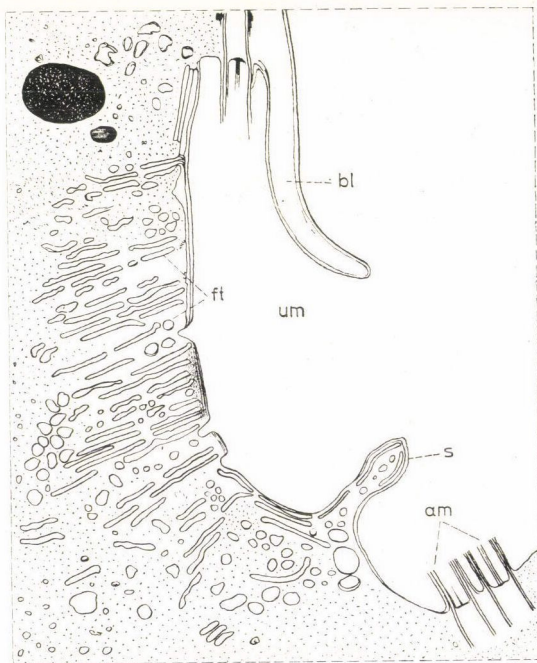
Az Oligotrichidák és a Peritrichák garatja merőleges irányú metszeten olyan képet mutat, mely a faringeális cső szerkezetére emlékeztet (29—30. ábra). A hasonlatot a poszteiliáris rostlemezek elhelyezkedése kelti, mert ezek bizonyos mélységben a garat falán körbe-rendeződnek. Más Spirotricha csoportban is található hasonló szerkezet, ha nem is teljesen körben kialakulva, sőt a Hymenostomatákban is. Ez megfelel a harmadik faringeális szerkezeti típusnak.

Három vázlat mutatja a három faringeális típus szerkezeti különbségét (32. ábra), a) a Gymnostomata, b) a Suctoria és Rhynchodea, c) a többi Ciliáta. A nemadezmák a vázlaton nem szerepelnek, mert jelentkezésük a a harmadik (c) típusban nem általános. A harmadik típus poszteiliáris rostjait az UM szolgáltatja, ezért a Heterotrichák nagy részében is megtalálható. Változatosabb, de kevésbé következetes a teljes faringeális apparátus harmadik eleme, a nemadezma jelentkezése, ezért ezt majd külön kell említeni.





29. ábra. a: *Strobilidium gyrans* garatjának + metszete; b: *Episitylis* faringeális metszete. um: unduláló membrana perilemmával (p); am: adorális membranella csillói; pc: az um postciliáris rostjai; ft: faringeális tubulusok; p: perilemma

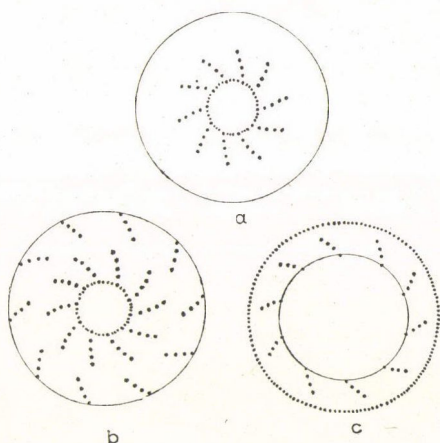


30. ábra. *Halteria* faringeális tubulusai az unduláló membrana melletti vonalban. um: unduláló membrana egy csillója; s: vestibuláris szeptum; am: adorális membranella; ft: faringeális tubulusok



Az irodalom vitatott kérdése (18, 22, 23, 29, 96) hogy néhány „átmeneti” jellegű csillós a gimnosztómás és vagy himenosztómás kategóriába tartozik-e inkább.

E kérdésben perdöntőnek tartom a belső cső jelenlétét. A *Pseudomicrothorax*-ban és a *Leptopharynx*-ban egyaránt megtalálhatók, ezért mindkét genus a *Gymnostomatida* csoportba sorolandó. A *Gymnostomatidák* magasabbrendű tagjai mind tartalmaznak olyan vonást, ami más kategóriák, a membranellás csillósok felé mutat. Ilyen a *Cyclogramma* hármas, himenosztómás jellegű membranellája, vagy a *Nassula* membranella-sora, mely már a *Heterotricha* csoport adorális ívére (AZM) emlékeztet. Ha pedig valaki az átmeneti jellegű gimnosztómásokat külön kategóriaként akarná elhatárolni, akkor oda

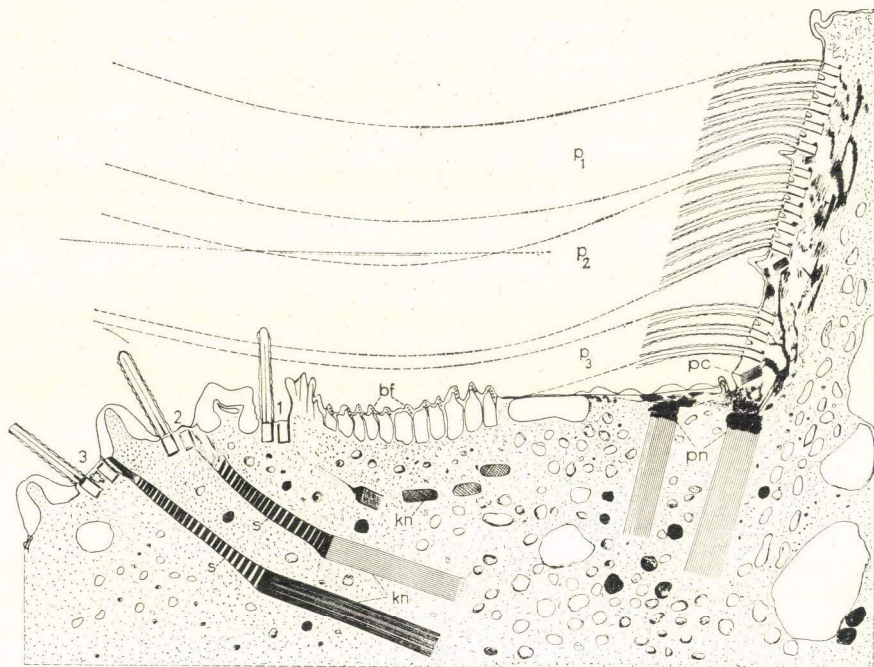


31. ábra. A faringeális rostszerkezet három típusa. a: csak faringeális cső van (*Suctorina*, *Rhychodina*) b: faringeális és kinetolamellás cső van (*Gymnostomata*). c: csak kinetolamellás cső van, a szájúreg belső falához húzódva (a többi csoportok)

helyezhetné a mai gimnosztómások jelentős részét is. (Három hártya, ha nem is membranella, már a *Chilodonellában* található.) A valódi *Hymenostomatidában* nincsen belső cső. (A belső cső szerepe már a *Nassulidákban* csökken, szerkezetileg redukálódik.) Nemadezmát azonban találunk, mégpedig a varszakészülékre emlékeztető rendben és erőteljes kifejlődésben pl. a *Frontoniidák* családjában. Ezek a nemadezmák a citosztóma körüli kinétákból és polikinétákból erednek. A faringeális berendezés egy metszetét a 32. ábra mutatja. A perisztómium jobb (a kép bal) oldalán három vesztibuláris csillósor húzódik, kettős kinetoszó mákkal, melyek közül a belső csillótlan. Ezeket akár faringeális kinétáknak is tekinthetjük. A bal oldalon egy háromsoros polikinéta látható, fölötte pedig két ötsoros egymástól vékony pellikuláris sövény nyel elválasztva. A vesztikuláris kinéták rövid csillójúak, a polikinéták hosszú-



csillósak. A faringeális rostszerkezet kialakításában a haplo- és a polikinéták egyaránt résztvesznek, de nem egy típus szerint. A háromsoros polikinéta alatt mikrofibrilláris fonadék van sötét gócpontokkal. A fonadék nemcsak a három sor tagjait kapcsolja egymáshoz, hanem az ötsoros kinétákkal is összeköttetésben van. E fonadék belső végén a sötét lemezekről nyúlnak a sejt belsejébe a penikuláris nemadezmák. A másik oldalon részben a haplokinéták csillóatlan kintoszómáihoz, részben a sejtfelülethez csatlakozva, hosszú harántcsíkolt rostkötegek találhatók. Belső végükön kapcsolódva a kinetális nema-



32. ábra. *Frontonia* sp. vestibuláris + metszet  $P_1$ — $P_3$ ; három penikulustípusú polikinéta; 1—3: vestibuláris kinéták; bf: bordásfal, kn: kinetális nemadeszma; pn: penikuláris nemadeszma; s: harántcsíkolt összekötő rost

dezmák. A perisztomium mindkét oldalán vannak olyan nemadeszmák is, melyek a sejthártyától erednek. Valószínű azonban, hogy a polikinéták (penikulusok) rostszővedékével oldalsó összeköttetésben állanak. E komplikáltabb szerkezet néhány vonása prosztomásoknál is jelentkezik. Ott is kapcsolódhat a nemadeszma mikrofibrilláris szövetek által a sejthártyához (98) és ott is előfordul, hogy több egymás mögötti kintoszómasor fejleszt nemadeszmát (pl. *Alloiozona*, 40). A *Paramecium* faringeális szerkezete egyszerűbb. Az ún. pányvarostok a bordáfalon erednek és onnan nyúlnak — nemadeszmás kötelekben — hátrafelé (35, 114). Itt van az endorális kinéta is (UM) és valószínű,



hogy legalább a fejlődés kezdetén a nemadezmák ezzel kapcsolatban voltak (50). A Hymenostomatidák többi csoportja perifaringeális nemadezmákkal nem rendelkezik.

Hasonló a szerkezeti divergálás a Spirotrichákban is. A csoportok egy része szoros vagy lazább kötegű nemadezmákat alkot, az UM és az AZM bazális testeivel összeköttetésben (40, 53, 87), mások viszont a valódi nemadezmák helyett csak lazán összefüggő rostnyalábokat hoznak létre. Így van ez a Hypotrichákban is, még inkább az Oligotrichidákban. Ez utóbbiak szerkezetei sokban hasonlít a Tetrahymena orális apparátusához (83). A garat körül rostkötegek nincsenek, de az adorális membranella-zóna és az unduláló membrana mellett, a sejtfelülettel párhuzamosan futnak laza nyalábok. Ezek a garat előtt egyesülnek, de megmaradnak a sejtfelület közelében, nem hajolnak a garat felé. (Nem publ.)

### 3. A perisztomális csillóapparátus evolúciója

A sejtgarat szerkezetének változásával koordináltan együtt jár a csillóapparátus megváltozása is. A prosztomás (és pleurosztomás) csillósok toxicisztákkal rendelkeznek, melyek a zsákmány megszerzését segítik. Ennek ellenére gyakran találhatunk csillótömörülésből alakult pektinellákat, sőt némely pleurosztomásban membránát is. Még inkább szükségesek ezek a hiposztomás csillósokban, melyek toxicisztákkal nem rendelkeznek. A citosztóma körül pl. a Chilodonellában három parorális membránát találunk, a Nassulidákban pedig már membranellákat is. Bár a prosztomásoknál a faringeális kinetoszómák a szájníylás körül membránához hasonló szerkezetben sorakoznak, tudjuk, hogy a faringeális kinéta inkább taktikai egység, másodlagosan létrejött összeköttetésekkel, melyek a kinetoszómákat egy körbe foglalják. A faringeális kinetoszómák kétféleképpen rendeződnek a szájrés körül sima vonalban (pl. Balanophrya) vagy cikk-cakkos vonalban (pl. Enchelyodon). Ez utóbbi az, ami az ún. haplokinétára emlékeztet. Ez a szerkezet található pl. a Hymenostomatidák és a Peritrichák UM-jében, ahol szintén cikk-cakk alakú a csillós és csillótlan kinetoszóma-párok sorozata, míg a másikat az Oligo- és Hypotrichák membránájához hasonlíthatjuk. A prosztomásokban és a pleurosztomások többségében a faringeális kinétákat nem kísérik parorálisak. Úgy látszik, ez a kettő kizárja egymást. Ez éppen úgy, mint a szerkezet megfigyelése arra vall, hogy a Hypostomatidák parorális kinétái a faringeálisokból származtathatók. Valószínű hogy a perisztomális csillóapparátus evolúciós rendje a következő: faringeális kineta (1) → parorális membrana (2) → polikineta vagy membranella (3).

Hogyan alakulhat az elsőből a második? Minthogy a faringeális kinéta nem egészen önálló egység, közvetlenül nem válhat parorális membránává. A nemadezmák kialakítása után nem vonulhat parorális helyzetbe, mert min-



den faringeális kinetoszóma-pár egyúttal egy szomatikus kinétának vagy faringeális pektinellának felső tagja is. Arra azonban van lehetőség, hogy a szomatikus kinéták közül némelyek ívben egészen a citosztóma felé forduljanak. Ez a helyzet már megfelel a parorális kinétának. A Lacrymariában pl. a felső darab mint pektinella elkülönült a szomatikus kinétáktól és végén nem egy, hanem két csillótlan tag szerepel. Ha egy ilyen faringeális kinetáegység egészen a szájrés felé fordul, akkor minden csillós-tag előtt alakulhat csillótlan bazális test. Voltaképpen a Chilodonella sejtosztódását mérlegelve (90), a szomatikus kinétának ilyen fragmentálódását és a faringeális darab parorális membránává alakulását figyelhetjük meg. Így alakulhatott az evolúcióban is a parorális kinéta. A parorális membrána, mielőtt a végleges helyét elfoglalja, még részt vehet a nemadezmák létrehozásában. Ez a Nassula példájában evidensen így van (119), de valószínűnek tartom ezt a kapcsolatot a Chilodonellában is.

Hogyan válhat a parorális membrana membranellává? Bármennyire hasonlít a Chilodonella és Phascolodon membránája a Hymenostomaták, Petrichák, stb. UM-jéhez, egy vonásban mégis magasabb fokozatú azokénál. Ti. a kinetoszóma-párok között is szoros kapcsolat alakult. A párokat összekötő széles konnektívum mintegy másfélsoros kinétát produkál. Ez a szerkezet a polikinéta kialakulása felé vezető utat jelzi (10. ábra). Még egy konnektívum fellelése kétsoros kinétát eredményezne. Ennek a fejlődési iránynak a realitását tanúsítja a Nassulidák családja más példákkal is. Ti. a Nassula fajok valódi membranellával rendelkeznek. A Cyclogramma nemzetség arról nevezetes, hogy membranellái és membránája a Tetrahymena típus szerint alakult. Ha a Chilodonellának nincs is membranellája, a három membrána szerepe már hasonlítható a himenosztomás csillóberendezéshez. A Nassula membranellája gazdagon strukturált, mégis kezdő típusnak tekinthető. A Heterotrichákban komplikáltabb összeköttetések és járulékos szerkezeti elemek alakulhatnak. Bár a membranellákban vannak ismétlődő vonások, mint a tranzverzális és postciliáris rostlemezek fellelése, mégis eléggé változatos képpen jelentkeznek. Bizonyos tartozékaik szűk rokonsági körön belül is nagyon különbözhetnek. Jól mutatja ezt pl. a Halteria, Strombidium és Strombilidium membranelláiban a kinetoszómagyűrűk és horoglemezek különbsége (12. ábra, b, c, d). Hasonló elem pektinellában is kialakulhat (12e), már a prosztómás csillósoknál. A polikinétákban a tranzverzális rost hiánya (40) más membranelláétól külön evolúciós utat jelezhet.

Külön típus a kinetoszómák asszociációjában a pektinella. Egysoros membranellának is tekinthetjük, mely a különböző nemzetségekben (Coleps, Lacrymaria, Didinium) megegyező szerkezeti elvet mutat. Valójában a szomatikus kinéták tömörülése. Lehetséges, hogy a Peritrichák trochusa a szokottnál összetettebb pektinella öv (15 és saját vizsgálat), mely a gimnosztómásokhoz hasonló ősökre utal. A Sessilia-csoportra ilyen gondolat könnyeb-



ben vonatkoztatható, mint a *Mobilia*-ra, melynek hármastagolódású trochusán a pektinella jelleg alig megítélhető.

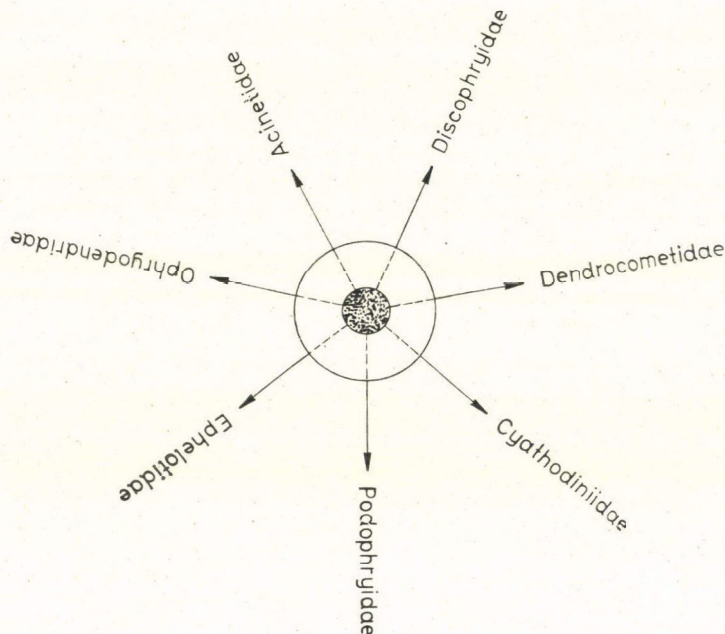
#### 4. *Ciliophora*-kategóriák filogenezise: Szétsugárzó evolúció

A szisztematikusok felfogása ritkán jelentkezik egyetértésben. Ha van is erre törekvés (46), az új eredmények hamarosan átformálhatják a rendszer részleteit. Az organizáció pontos ismerete mellett nélkülözhetetlen ugyan a kategorizálás értékében az ontogenezis vizsgálata is, de evolúciós jelentőségét könnyen túlértékelhetjük. Az ontogenezis mozzanatai elsősorban az aktuális fejlődés fiziológiai szükségletét szolgálják. A szervezet evolúciós változását a fejlődés változása is követheti. A lárvális stádiumok és a fejlődési fázisok egyaránt elveszíthetik eredeti jellegüket. Ezért az ontogenezis többnyire jól használható a rendszertani csoportok jellemzésére, de nehezen vagy sehogyan az elődök kiderítésére (58—60, 66—68). Ez a rekapitulációnak óvatos mérlegelésére figyelmeztet, de nem jelenti azt, hogy a véglényi fejlődésben ismeretlen a rekapitulációs vonás. Maga a rajzó (lárvális) stádium fejlődési rekapituláció. A rajzó alkata azonban annyira változhat (60, 68), hogy az eredetire vissza-következtetni aligha lehetséges. Ott, ahol van igazi embriogenezis, még szűk rokonsági körben is rendkívül ellentéteket mutathat (*Halteria*-*Strombidium*). Egyúttal a párhuzamos fejlődés legszebb példája az, ahogyan a Suctoriákban és az Oligotrichákban — legtávolabbi kategóriák — kialakul a kombinált sejtosztás. Rekapitulációnak tekinthetjük azt az organizációs fázist, amelyben a fejlődési primordium a transzferkinetoszómákból kialakul. Hasonlóan értékelhetjük pl. a *Chilodonella* parorális hártáinak keletkezését meghatározott szomatikus kinéták fragmentálódása és a citosztóma körüli lokalizálódása által. Ez többet mond az előző példánál, mert a parorális hárták keletkezése másként is elképzelhető, a primordium kialakulása azonban a transzferkinetoszómából másképpen aligha lehetséges. Rekapitulációs jellegű a cirruszok kialakulása is a Hypotrichákban (48). Talán legszebb példa mégis a Podophrya (és más Suctoriák) betokozódása (20. ábra), mert ez nemcsak ellentét az általános betokozódási típusokkal, hanem egyúttal azt mutatja, hogy a burokképződéssel járó metamorfózisból keletkezett és azt is, hogy a burok nélküli Podophryák elődei burokkal rendelkeztek. A példák ellenére is a filogenetikai kapcsolatok kiderítésében legtöbbet a strukturális bélyegek nyújtanak és a fejlődés csak mint fontos jellemvonás és nem mint az evolúció jelzője játszik szerepet a rendszer felépítésében. Szemléletes kifejezője lehet a szervezetek evolúciójának a dendrogram, mint pl. a Ciliátákra vonatkozó (22, 23). Ez nemcsak a valószínű rokonságot jelzi, hanem a kategóriák evolúciós fejlettségét is, primitív vagy magasabbrendű jellegét. De éppen ez az, amit sokszor nehéz helyesen kifejezni. Két aktuális példán láthatjuk, ennek a törekvésnek a nehézségét. Egyik példa a Suctoriáké, másik általában a Ciliátáké.



## a) A Suctoriák evolúciós irányai

Korábban úgy mérlegeltem, hogy a rajzó és a kifejlett szervezet, a bimbózás és a metamorfózis alapján a Suctoria-családok mind leszármaztatathatók a Podophryák családjából (60—68) és egymáshoz hasonló fejlettségi fokot képviselnek. Természetesen rendelkeznek sajátos, megkülönböztető vonásokkal. Két oka is van annak, hogy ezt a vázlatot (60) most másként



33. ábra. Suctoria-családok divergáló fejlődésének diagramja

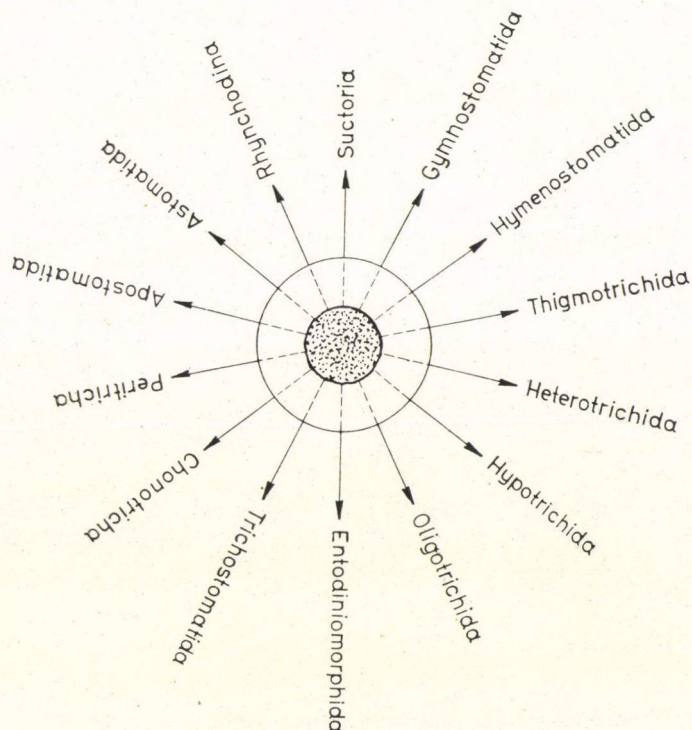
szerkesztem. Egyik az, hogy evidensen kiderült, a Podophryák betokozódását olyan specifikus képesség, ami a Ciliátákban még ismeretlen. Valódi metamorfózis közben, a burok-képződés módján történik, de annak a teljes bezárulásáig folytatódik, erőteljesebb kutikula kiválasztásával. Ez a metamorfózis már burokkal rendelkező elődre utal, a Podophrya tehát nem primitív Suctoria-típus.

Másik indítéka az új vázlatnak az, hogy a Cyathodiniumot ultrastruktúrája alapján Suctoriának kell tekinteni (89), mely egész életében csillós és ezért metamorfózis nélkül szaporodik. Ezek alapján helyesebb a Suctoria-családokat ismeretlen ősektől származtatni, mint bármelyikből a többit levezetni (33. ábra). Ez az ábrázolás nem tagadja, hogy egyes családok között lehetséges közvetlen filogenetikai kapcsolat is (pl. Podophryidae-Acinetidae, vagy Podophryidae-Ephelotidae), de egészében mégis helyesebb az ismeretlen Suctoria-elődők között keresni a családok eredetét.



## b) Evolúciós irányok a Ciliophorák csoportjában

Ha óvatosan akarunk ítélni az evolúciós kérdésekben, vagyis hogyha az ismereteket külön választjuk a föltevésektől, akkor a csillós véglények szabadon élő tagjait úgy írhatjuk egymás mellé, mint pl. a Suctoria-családokat. Egyesek határozottan elkülönülnek, mások között lehetséges a filogenetikai kapcsolat, de ez is csak közvetett, már nem élő típusokon át valószínűsíthető



34. ábra. Ciliophora-kategóriák szétsugárzó evolúciójának vázlata

a szétsugárzó körívén belül (34. ábra). Az ilyen ábrázolás realisabban szemléltetheti a rokoni kapcsolatokat és az egyes kategóriák evolúciós szintkülönbségét nem túlozza. Minthogy az evolúció igen korán szétsugárzó volt, mind-egyik csoportban kialakultak fejlett típusok. Nehéz volna megmondani, melyik magasabb rendű: a Zoothamnium, Neobursaridium, Stentor, Euplotes, Dileptus, vagy az Ephelota és ít. Természetesen minden csoportnak megvan a maga külön evolúciós vonala, a primitív tagoktól fölfelé. Az evolúciós spekulációkat az ősi csillós típus elképzelésében egy dilemma zavarja. Csak strukturális alapon nincsen elegendő érv ahhoz a gondolathoz, hogy gimnosztómások (közelebből: a proosztómások) szolgáltak a filogenezis alapjául. Ha ugyanis ezt elfogadjuk, akkor minden más csillós az összetett gimnosztómás-

\* Megjegyzés: A Thigmotrichida-t helyesebb lett volna a Peritricha mellett jelezni.



garat redukciója, valamely alkatrészének kiesése árán jön létre. Így pl. a Suctoriák, Trichostomatidák, Chonotrichák, Peritrichák, Hymenostomatidák stb. A Zooflagelláták azonban különleges berendezés nélkül is folytathatnak ragadozó életet. A Trichostomatidák ezekből faringeális cső nélkül is kialakulhatnak. A gimnosztómások kezdettől is lehettek két típusúak. Arra nem ismerünk jelenleg kielégítő érvet, hogy a Suctoriák a gimnosztómásokból redukálódtak stb. Már kezdettől lehet több evolúciós vonala a csillósoknak. Struktúrális, funkcionális érvek nem szólnak e gondolat ellen.

A dilemma másik tézise azonban megszükiti az elődök változatosságának a valószínűségét. Ez a Ciliáták sejtmagdimorfizmusa. Ha kezdettől több vonala volt a Ciliáta evolúciónak, akkor a magdimorfizmusnak is több vonalon, külön-külön kellett megvalósulnia. Ilyen párhuzamos változás ugyan nem lehetetlen, de nem is könnyen várható. Ennek ellenére helyesebbnek tartom, hogyha a gimnosztómásokat nem nevezzük a csillós véglények biztos elődeinek. Egyelőre nyílt kérdés, hogy az elődök valóban gimnosztómástípusúak voltak-e, vagy kezdettől több párhuzamos út vezetett a csillósok kialakulásához. Ennek megfelelően a kör közepe (34. ábra) a problematikus Ciliáta ősokeket jelzi, a vonalak pedig a ma ismert evolúciós típusokat, tekintet nélkül kategóriájuk jelenleg használt nagyságrendjére.

### c) Evolúciós vonalak

Az evolúciós vonalak elkülönültségét, külön irányát a következők indokolják.

Az Apostomatina és Astomatina csoportok eredete ismeretlen.

A Suctoriák, Rynchodinák, Gymnostomatidák külön-külön vonalát megindokolja az a tapasztalat, hogy tulajdonságaik mozaikszerűen különböznek. Maga a faringeális, rynchoidális, suctelláris (tentakuláris) cső származhatott közös alapból, de a hozzákapcsolódó teljes készülék, járulékos elemeivel együtt külön evolúciós utat jelent. A szívókások szívócsővének és a Gynostomatidák tentakulumának rokonsága egyelőre nyílt kérdés. Az ontogenezis evolúciója más-más irányú. A toxiciszták különbsége mozaikszerű. A három csoport közül a Suctoriák és a Rhynchodinák több rokon vonással rendelkeznek. Érthető, hogy korábban a Hypocomát a Suctoriák közé sorolták. A Trichostomaták eléggé heterogén csoportja jelenlegi ismereteink szerint a többiekől jól elhatárolt. E csoportba csak a belső csövet nem tartalmazó alakok sorolhatók.

Nincs elegendő ok arra, hogy a Chonotrichákat és a Peritrichákat a ma élő csillóscsoportoktól származtassuk. Jellemvonásuk jól elhatárolt. A Peritrichák és Thigmotrichák között valóban figyelemre méltó szerkezeti meggyezések vannak (84, 70, 73), de ezeket is helyesebb párhuzamossággként értékelni.



Ugyanez vonatkozik a Thigmotrichák és Hymenostomatidák hasonló vonásaira a hapló- és polikinéták tekintetében.

A Hymenostomatidák és a Hypostomatidák perisztomális csillókészülékei szintén mutatnak megegyezést (27, 72, 112 és saját vizsgálat), de az ún. intermedier formák (néhány Nassulida, Pseudomicrothorax, Leptopharynx stb.) rendelkeznek belső csővel és ezért mind a Hymenostomatidáktól mind a Trichostomatidákkal elhatárolhatók. Helyesebb ezeket is parallel vonalaknak tekinteni s nem Hymenostomatidák valódi elődeinek. Ennek ellenére valószínű, hogy felépítésük a Hymenostomatidák felé vezető evolúciót teszi érthetővé. Bár a Hymenostomatidák membránája és membranellái a Heterotrichák peristomális szerkezetéhez hasonlítanak, és nem ismerünk olyan fokozatokat, amelyek a közvetlen származási kapcsolatot igazolnák. Jelenleg ezeket is helyesebb külön vonalként jelölni, mert a Heterotricha-jelleg már a Hypostomaták csoportjában (Nassulidae) is fellép. Elsősorban a cirruszok miatt divergáló a Heterotrichák és Hypotrichák útja is. Jelenlegi ismeretünk szerint (69), amint ezt a három év óta végzett saját vizsgálat alapján is tudom, a perilemma az Oligotrichákat a Hypotricháktól jól elhatárolja — egyéb különbségek mellett. Ugyanez a perilemma a Tintinnidákban is megvan, melyeket ezért is nem indokolt az Oligotricháktól különválasztani. Jogos az a vélemény is, hogy az Entodiniomorphidáknak nem a Spirotrichák között van a helyük (84). A Trichostomatidák mellett külön vonalat képviselnek.

#### d) Összefoglaló kategóriák

A fejlődési vonalak viszonylag homogén csoportokat jelentenek. Nyilvánvaló, hogy nem egyenlő távolság választja el a vonalakat mert pl. a Chonotrichák, Peritrichák, Trichostomatidák, idegenebbek egymáshoz, mint a Hymenostomatidák és Thigmotrichidák vagy a Hypotrichidák, Heterotrichidák és Oligotrichidák. Mégis, hogyha a rokon kategóriákat nagyobb egységekbe akarjuk összefoglalni, akkor — a kiemelt tulajdonságoknak megfelelően — többféleképpen végezhetjük az összefoglalást, de biztosan monofiletikus egységeket nem sikerül kialakítani. Ez az oka annak, hogy a rendszerezők véleménye annyira különböző és folyton változó (18, 20, 22, 23, 26, 38, 46, 47, 51, 60, 68, 84, 102, 103, 111). Még a Heterotrichida, Hypotrichida, Oligotrichida csoportok egybefoglalása Spirotricha néven a legjobban megalapozott. A többi csillóst ugyan ellentétben állíthatjuk a Holotricha néven vagy még kifejezőbben Aspirotricha néven (nem a Bütschli által használt értelemben, de a név mindenképpen nagyon heterogén együttest takar, melynek közös vonása csak negatívum lehet a valódi adorális membranella-zóna hiánya. Ez pedig nem összekötő kapocs.

A heterogén együttes néhány tagja kisebb komplexumba összefogható. Így elfogadhatjuk a Hymenostomatida és a Thigmotrichida csoportok struk-



turális rokonságát. A Suctoriák, Rhynchodinák és Gymnostomatidák szintén rendelkeznek egy rokon organelummal, a faringeális csővel. Akár közös nevet is adhatunk e három csoportnak (pl. Tubifaringeata), de ez sem változtat független fejlődési útjukon, amit egyéb tulajdonságaik mozaikszerű különbsége mutat.

#### IRODALOM

1. AIKAWA, M., BEAUDOIN, L. R.: Studies on nuclear division of malarial parasite under pyrimethamine treatment. *J. Cell Biol.* **39**, 749–754 (1968).
2. ALLEN, R. D.: The morphogenesis of basal bodies and accessory structures of the cortex of the ciliated protozoan *Tetrahymena pyriforme*. *J. Cell. Biol.* **40**, 716–733 (1969).
3. ANDERSON, R. G. W., BRENNER, R. M.: The formation of the basal bodies (centrioles) in the *Rhesus* monkey oviduct. *J. Cell Biol.* **50**, 10–34 (1971).
4. BARDELE, C. F.: *Acineta tuberosa* I. Der Feinbau des adulten Suktors. *A. Protistenk.* **110**, 403–421 (1968).
5. BARDELE, C. F.: Budding and metamorphosis in *Acineta tuberosa*. An elektron microscopic study on morphogenesis in Suctoria. *J. Protozool.* **17**, 51–70 (1970).
6. BARDELE, C. F.: A microtubule model for ingestion and transport in the suctorian tentacle. *Z. Zellforsch.* **126**, 116–134 (1972).
7. BARDELE, C. F., GRELL, K. G.: Elektronmikroskopische Untersuchungen zur Nahrungsaufnahme bei dem Suctor *Acineta tuberosa* Ehrenberg. *Z. Zellforsch.* **80**, 108–123 (1967).
8. BATISSE, A.: Les appendices préhenseurs d'*Ephelota gemmipara* Hertwig. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **261**, 5629–5632 (1965).
9. BATISSE, A.: L'ultrastructure des tentacules suceurs d'*Ephelota gemmipara* Hertwig., *C. R. Acad. Sc. Paris*, **262**, 771–774 (1966).
10. BATISSE, A.: Ultrastructure de la loge et du style chez *Acineta tuberosa* Ehrenberg et *Paracineta homari* Sand. *Protistologica* **2**, 29–41 (1966).
11. BATISSE, A.: Ultrastructure de la coque et du disque chez le genre *Metacineta* Bütschli. *Protistologica* **3**, 395–411 (1967).
12. BATISSE, A.: Le développement des Phialocystes chez les Acinétiens. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **265**, 972–974 (1967).
13. BATISSE, A.: Quelques aspects de l'ultrastructure de *Pseudogemma pachystyla* Collin. *Protistologica* **4**, 271–282 (1968).
14. BRACHET, J. L.: Nucleocytoplasmic interactions in morphogenesis. *Proc. Roy. Soc. London B.* **178**, 227–243 (1971).
15. BRADBURY, P. C.: The infraciliature and argyrome of *Opisthonecta henneguyi* Fauré-Freinet. *J. Protozool.* **12**, 345–363 (1965).
16. BRADBURY, C. P.: The fine structure of the mature tomites of *Hyalophysa chattoni*. *J. Protozool.* **13**, 591–606 (1966).
17. CAMPBELL, R. D., CAMPBELL, J. H.: Origin and continuity of desmosomes. In: Reinert J., Ursprung H.: Origin and continuity of cell organelles. Springer, Berlin 269–298 (1971).
18. CANELLA, M. F.: Sur les organelles ciliaires de l'appareil buccal des Hymenostomes et autres Ciliés. *Ann. Univ. Ferrara, Sez. III. Suppl.* 1–235 (1970).
19. CESANA, D.: Le mécanisme de la mitose gamogonique chez le Foraminifère *Irida lucida*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **272**, 3057–3060 (1971).
20. CHEISSIN, E., POLJANSKY, G. I.: On the taxonomic system of Protozoa. *Acta Protozool.* **1**, 327–352 (1963).
21. CLEVELAND, L. R.: Functions of flagellate and other centrioles in Cell reproduction. In: The cell in mitosis Ed. Levine L. Acad Press N. Y. 3–31 (1963).
22. CORLISS, J. O.: The ciliated Protozoa. Pergamon, N. Y. (1961).
23. CORLISS, J. O.: The value of ontogenetic data in reconstructing protozoan phylogenies. *Trans. Amer. microsc. Soc.* **87**, 1–20 (1968).
24. DIPPEL, R. V.: The development of basal bodies in *Paramecium*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **61**, 461–468 (1968).
25. EBERHARDT, R.: Untersuchungen zur Morphogenese von *Blepharisma* und *Spirostomum*. *A. Protistenk.* **106**, 241–341 (1962).



26. FAURÉ-FREMIET, E.: Morphologie comparée et systematique des Ciliés Bull. Sos. Zool. France, **75**, 109—122 (1950).
27. FAURÉ-FREMIET, E.: La frange ciliare des Nassulidae (Ciliata, Cyrtophorina) et ses possibilités évolutives. C. R. Acad. Sc. Paris, **264**, 68—72 (1967).
28. FAURÉ-FREMIET, E.: Microtubules et mécanismes morphopœitiques. Ann. Biol. **9**, 1—61 (1970).
29. FAURÉ-FREMIET, E., ANDRÉ, J.: Étude microscope électronique du cilié Pseudomicrothorax. J. Protozool. **14**, 464—473 (1967).
30. FAURÉ-FREMIET, E., ANDRÉ, J., GANIER, M. Cl.: Structure fine de l'organite fixateur des Dysteriidae (Ciliata cyrtophoryna) C. R. Acad. Sc. Paris, **267**, 954—957 (1968).
31. FAURÉ-FREMIET, E., FAVARD, P., CARASSO, N.: Étude au microscope électronique des ultrastructures d'*Epistylis anastatica* (Cilié Peritriche). I. Microsc. **1**, 287—312 (1962).
32. FRANKEL, J. Participation of the undulating membrane in the formation of oral replacement primordia in *Tetrahymena pyriformis*, J. Protozool. **16**, 26—35 (1969).
33. FULTON, CH.: Centrioles In: Origin and continuity of cell organelles Vol. 2. Springer, Berlin Ed. J.: Reinert, H. Ursprung (1971).
34. GELEI, J.: A Ciliáták csillómeridiánusának differenciálódása és az iránymeridiánus kérdése. Mat. Term.-Tud.-Ért. **51**, 717—750 (1934).
35. GELEI, J.: Der feinere Bau des Cytopharinx von Paramecium und seine systematische Bedeutung. A. Protistenk. **82**, 331—332 (1934).
36. GELEI, J.: Der Richtungsmeridian und die Neubildung des Mundes während und ausserhalb der Teilung bei den Ciliaten. Biol. Zbl. **55**, 436—445 (1935).
37. GELEI, J.: Die Morphogenese der Einzeller mit Rücksicht auf die morphogenetischen Prinzipien von Sewertzoff. Acta Biol. Acad. Sci. Hung. **1**, 69—134 (1950).
38. GELEI, J.: Néhány szó a csillósók Trichostomata alrendjének rendszertanához. Ann. Biol. Univ. Szeged, **1**, 351—360 (1951).
39. GILLIES, C. C., HANSON, E. D.: Morphogenesis of *Paramecium trichium*. Acta Protozool. **6**, 13—32 (1968).
40. GRAIN, J.: Le cinétosome et ses dérivés chez les Ciliés. Ann. Biol. **8**, 53—597 (1969).
41. GUILCHER, Y.: Contribution à l'étude des Ciliés gemmipares: chonotriches et tentaculifères. Ann. Sci. Nat. Zool. **13**, 33—132 (1951).
42. HANSON, E. D., GILLIES, C., KANEDA, M.: Oral structure development and nuclear behavior during conjugation in *Paramecium aurelia*. J. Protozool. **16**, 197—204 (1969).
43. HASCALL, G. K., RUDZINSKA, M. A.: Metamorphosis int *Tokophrya infusionum*; an electron-microscope study. J. Protozool. **17**, 311—323 (1970).
44. HOLLANDE, A., VALENTIN, J.: Interpretation des structures dites „centrioles” chez les Hypermastigines symbiontes des Termites et du Cryptocercus C. R. Acad. Sci. Paris, **264**, 1868—1871 (1967).
45. HOLLANDE, A., VALENTIN, J.: Relations entre cinétosomes „attractophores” et complexe fibrillaire axostylaparabasal, chez les Hypermastigines et complexe fibrillaire du genre *Barbulanympha*. C. R. Acad. Sc. Paris, **264**, 3020—3022 (1967).
46. HONIGBERG, B. M. et al.: A revised classification of the phylum Protozoa J. Protozool. **11**, 7—20 (1964).
47. JANKOWSKI, A.: Principles of construction of a new system of ciliate Protozoa: Ciliophora Zool. Inst. Acad. Sci. USSR, Sci. sess. Leningrad, **63**, 3—52 (1967). (Oroszul.)
48. JERKA-DZIADOSZ, M., FRANKEL, J.: An analysis of the formation of ciliary primordia in the hypotrich ciliate *Urostyla weissei*. J. Protozool. **16**, 612—637 (1969).
49. JOYON, L., MIGNOT, J. P.: Données récentes sur la structure de la cinétide chez les Protozoaires Flagellés Ann. Biol. **8**, 1—52. (1969).
50. JURAND, A., SELMAN, G. G.: The anatomy of *Paramecium aurelia*. MacMillan, London (1969).
51. KAHL, A.: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria) Fischer, Jena (1930—1935).
52. KAHL, A.: Über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Suctorien zu den prostomen Infusorien A. Protistenk. **73**, 423—481 (1931).
53. KENNEDY, J. R.: The morphology of *Blepharisma undulans* Stein. J. Protozool. **12**, 542—561 (1965).
54. KHAN, M. A.: Fine structure of *Ancistrocoma pelseneeri* (Chatton et Lwoff), a rhynchoide thigmotrich ciliate. Acta Protozool. **7**, 29—47 (1969).
55. KORMOS, J.: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Suctorien Ungarisch, mit deutschem Zusammenfassung. Mat. Term. tud. Ért. **53**, 522—541 (1935).
56. KORMOS, J.: A *Prodiscophrya Collini* (Root) ivari kétalakúsága és konjugációja. Állatt. Közl. **32**, 152—168 (1935).



57. KORMOS, J.: A szívókások szívócsöveinek szerkezete és működése. Állatt. Közl. **35**, 130–153 (1938).
58. KORMOS, J.: Fejlődéstani vizsgálatok a Szívókásokon. Mat. Term. Tud. Közl. **38**, 1–95 (1938).
59. KORMOS, J.: Phylogenetische Untersuchungen an Suctorien. Acta Biol. Hung. **9**, 9–23 (1958).
60. KORMOS, J.: A Suctoriák rajzostádiumának jelentősége a filogenezisben és a rendszerezésben. Állat. Közl. **47**, 97–104 (1960).
61. KORMOS, J.: A bazális test körforgalma a sejt ontogenezisében. Biol. Közl. **15**, 99–100 (1967).
62. KORMOS, J.: On the structure of the centroplast. Acta Biol. Acad. Sci. Hung. **22**, 81–83. (1970).
63. KORMOS, J.: Two types of ciliary resorption. Ibid., **22**, 245–260 (1970).
64. KORMOS, J.: Role of transfer kinetosomes in the gemmation of Protozoa. Ibid. **22**, 261–274.
65. KORMOS, J.: Sejtbimbózás és organizálódás. Végvényi sejtek fejlődési organizálódása MTA Biol. Oszt. Közl. **13**, 105–149 (1970).
66. KORMOS, J., KORMOS, K.: Die Ontogenese der Protozoen. Acta Biol. Hung. **8**, 38–402 (1957).
67. KORMOS, J., KORMOS, K.: Die Zellteilungstypen der Protozoen. Acta Biol. Hung. **8**, 127–148 (1958).
68. KORMOS, J., KORMOS, K.: Phylogenetische Wertung konvergenter und divergenter Eigenschaften bei den Suctorien. Acta. Biol. Acad. Sci. Hung. **9**, 335–358 (1961).
69. LAVAL, M.: Mise en evidence par la microscopie électronique d'un organe chez les Ciliés Tintinnides. C. R. Acad. Sc. Paris, **273**, 1383–1386 (1971).
70. LOM, J.: The morphology and morphogenesis of the buccal ciliary organelles in some peritrichous Ciliates. A. Protistenk. **107**, 131–162 (1964).
71. LOM, J., CORLISS, J. O.: Observations on the fine structure of two species of the peritrich ciliate genus Scyphidia and on their mode of attachment to their host. Trans. Amer. Microsc. Soc. **87**, 493–509 (1968).
72. LOM, J., CORLISS, J. O.: Morphogenesis and cortical ultrastructure of *Brocklynella hostilis*, a Dyserid Ciliate ectoparasitic on marine fishes. J. Protozool. **18**, 261–281 (1971).
73. LOM, J., CORLISS, J. O., NOIROT-TIMOTHÉE, C.: The ultrastructure of the buccal apparatus in thigmotrich ciliates and its bearing on thigmotrich-peritrich affinities. J. Protozool. **15**, 824–840 (1968).
74. LOM, J., KOZLOFF, E. N.: The ultrastructure of *Phalacrocleptes verruciformis* an unciliated ciliate parasiting the polychaete *Schizobranchia insignis*. J. Cell. Biol. **33**, 355–364 (1967).
75. LOM, J., KOZLOFF, E. N.: Observations on the ultrastructure of the suctorial tube of *ancistrocomid* ciliate. Fol. Parasitol. Praha, **15**, 291–308 (1968).
76. LUCAS, M. S.: The cytoplasmic phases of rejuvenescence and fission in *Cyathodinium piriforme*. A. Protistenkunde, **77**, 407–423 (1932).
77. MATTHES, D.: *Thecacinetia calix* (Schröder 1907) Thecacinetidae nov. fam. und ihre Fortpflanzung durch Vermoid-Schwärmer. A. Protistenk. **75**, 403–471 (1956).
78. MATTHES, D.: Parasitische Suctorien. Zool. Anz. **186**, 272–291 (1970).
79. MIGNOT, J. P., DE PUYTORAC, P.: Sur la structure et la formation du style chez l'acinétien *Discophrya pyriformis* Guilcher. C. R. Acad. Sc. **266**, 593–595 (1968).
80. MIGNOT, J. P., DE PUYTORAC, P.: Ultrastructure corticale dr. l'acinétien *Discophrya pyriformis* Guilcher aux stades embryonnaire et adulte C. R. Acad. Sc. **266**, 477–479 (1968).
81. MILLECHIA, L., RUDZINSKA, M. A.: Basal body replication and ciliogenesis in a suctorian *Tokophrya infusionum*. J. Cell Biol. **46**, 553–563 (1970).
82. NANNEY, D. L.: Cortical patterns in cellular morphogenesis. Science **160**, 496–502 (1968).
83. NILSSON, J. R., WILLIAMS, N. E.: An electron microscopie study of the oral apparatus of *Tetrahymena pyriformis*. C. R. Lab. Carlsberg, **35**, 119–141 (1966).
84. NOIROT-TIMOTHÉE, C., LOM, J.: L'ultrastructure de l'„aplocinétie” des Ciliés Peritriches. Comparaison avec la membrane ondulante des Hymenostome. Protistologica **1**, 33–39 (1965).
85. NOIROT-TIMOTHÉE, C.: Étude d'une famille de Ciliés: les Ophryoscolecidae. Structures et ultrastructures. Ann. Sc. Nat. Zool. **2**, 527–718 (1960).



86. PAULIN, J. J.: A new ciliary component and its fate during resorption of cilia in *Cyathodinium pyriforme*. J. Protozool. **14**, Suppl. 23 (1967).
87. PAULIN, J. J.: The fine structure of *Nyctotherus cordiformis* (Ehrenberg) J. Protozool. **14**, 183–196 (1967).
88. PAULIN, J. J., BUSSEY, J.: Oral regeneration in the Ciliate *Stentor coerules*. A scanning and transmission electron optical study. J. Protozool. **18**, 201–213 (1971).
89. PAULIN, J. J., CORLISS, J. O.: Ultrastructural and other observations which suggest suctorian affinities for the taxonomically enigmatic ciliate *Cyathodinium*. **16**, 216–222 (1969).
90. PAZONYI, B.: Alkat- és élettani vizsgálatok a *Chilodonella cucullulus*ou. Morphologische und physiologische Untersuchungen von *Chilodonella cucullulus*. (Ungarisch, mit deutsch. Zusammenfassung.) Acta Biologica **5**, 1–31 (1939).
91. PENARD, E.: Études sur les Infusoires Tentaculifères. Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève (1920).
92. PANARD, E.: Études sur les Infusoires d'eau douce. Genève, Georg. (1922).
93. PERKINS, F. O.: Formation of centriole and centriole like structures during meiosis and mitosis in *Labirynthula* sp. (Rhizopoda, Labirynthulida). J. Cell Sci. **6**, 629–653 (1970).
94. PHILLIPS, D. M.: Exceptions to the prevailing pattern of tubules  $9 + 9 + 2$  in the sperm flagella of certain insect species. J. Cell Biol. **40**, 28–43 (1969).
95. PHILLIPS, D. M.: Insect sperm: their structure and morphogenesis J. Cell Biol. **44**, 243–270 (1970).
96. PRELLE, A.: Quelques aspects de l'ultrastructure du Cilié *Leptopharynx costatus* (Merm.) Bull. Biol. Fr. Belg. **95**, 731–752 (1965).
97. DE PUYTORAC, P.: Sur le sytosquelette de quelques Ciliés Hysteroecinetidae Arch. Zool. Exp. Gen. **102**, 213–224 (1963).
98. DE PUYTORAC, P.: Quelques aspects de l'ultrastructure du Cilié *Prorodon viridis* Ehrbg. Kahl. Acta Protistologica **2**, 147–151 (1964).
99. DE PUYTORAC, P.: Sur l'ultrastructure du complexe cytostome-cytopharynx chez le cilié Holotriche *Holophrya vesiculosa* Kahl. C. R. Soc. Biol. **159**, 661–663 (1965).
100. DE PUYTORAC, P.: Remarques à propos de l'ultrastructure du suceur d'*Ancistrocoma myae* K. et B., Cilié Rhynchodea C. R. Acad. Paris, **268**, 820–822 (1969).
101. PYNE CH. K., TUFFRAU, M.: Structure et ultrastructure de l'appareil cythoparyngien et des tubules complexes en relation avec celui-ci chez le Cilié gymnostome *Chilodonella uncinata* Ehrb. J. Microsc. **9**, 503–516 (1970).
102. RAABE, Z.: Remarks on the principles and outline of the system of protozoa. Acta Protozool. **2**, 1–18 (1964).
103. RAABE, Z.: The taxonomic position and rank of Peritricha. Acta Protozool. **2**, 19–32 (1964).
104. RANDALL, J. T., HOPKINS, J. M.: On the stalk on certain peritrich. Phil. Trans. R. Soc. B. **245**, 59–70 (1962).
105. RENAUD, L., SWIFT, H.: The development of basal bodies and flagella in *Allomyces arbusculus*. J. Cell Biol. **23**, 339–354 (1964).
106. ROBBINS, E., JENTSCH, G., MICALI, A.: The centriole cycle in synchronized Hela cells. J. Cell Biol. **36**, 329–337 (1968).
107. ROTH, L. R.: Motile systems with continuous filaments. 527–548 In: Primitive motile systems in cell biology. Ed. Allen and Kamiya. Acad. Press., N. Y. (1964).
108. RUDZINSKA, M. A.: The fine structure of the feeding apparatus in *Tokophrya infusionum*. V. Intern. Congr. El. Micr. **2**, 11–12. (1962).
109. RUDZINSKA, M. A.: The fine structure and function of the tentacle in *Tokophrya infusionum*, J. Cell Biol. **25**, 459–477 (1965).
110. RUDZINSKA, M. A.: Ultrastructures involved in the feeding mechanism of Suctorians Trans. N. Y. Acad. Sci. **29**, 515–525 (1967).
111. SMALL, E. B.: The Scuticociliatida, a new order of the class Ciliata Phylum Protozoa, subphylum Ciliophora. Trans. Amer. Microsc. Soc. **86**, 345–370 (1967).
112. SOLTYSKA, M. S.: Morphology and fine structure of *Chilodonella cucullulus* O. F. M. Cortex and cytopharyngeal apparatus. Acta Protozool. **9**, 49–82 (1971).
113. SONNEBORN, T. M.: Gene action in development. Proc. Roy. Soc. Lond. B. **176**, 347–366 (1970).
114. SCHNEIDER, L.: Elektronmikroskopische Untersuchungen an der Ernährungsorganellen von *Paramecium* I. Cytopharynx. Z. f. Zellforsch. **62**, 225–245 (1964).
115. SZABÓ, M.: Neuere Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Halteria* (Protozoa, Ciliata). A. Protistenk. **86**, 307–317 (1935).



116. TARTAR, V.: Anomalies in the regeneration of *Paramecium*. *J. Protozool.* **1**, 11—17 (1954).
117. TARTAR, V.: The biology of *Stentor* Oxford, Pergamon Press (1961).
118. TARTAR, V.: Induced division and division repression by cell fusion in *Stentor*. *J. Exp. Zool.* **163**, 297—310 (1966).
119. TUCKER, J. B.: Fine structure and function of the cytopharyngeal basket in the Ciliate *Nassula*. *J. Cell Sci.* **3**, 493—514 (1968).
120. TUCKER, J. B.: Morphogenesis of a large microtubular organelle and its association with basal bodies in the Ciliate *Nassula*. *J. Cell Sci.* **6**, 385—429. (1970).
121. UHLING, G.: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zur Morphogenese von *Stentor coeruleus* Ehrbg. *A. Protistenk.* **105**, 1—96 (1960).
122. WISE, B. N.: The morphogenetic cycle in *Euplotes aurystomus* and its bearing on problems in ciliate morphogenesis. *J. Protozool.* **12**, 626—648 (1965).
123. YAGIU, R., SHIGENAKA, Y.: Electron microscopy of the cytoplasm and the proboscis in *Didinium nasutum*. *J. Protozool.* **12**, 363—381 (1965).
124. YUSA, A.: An electron microscope study in regeneration of trichocysts in *Paramecium caudatum*. *J. Protozool.* **10**, 253—262 (1963).