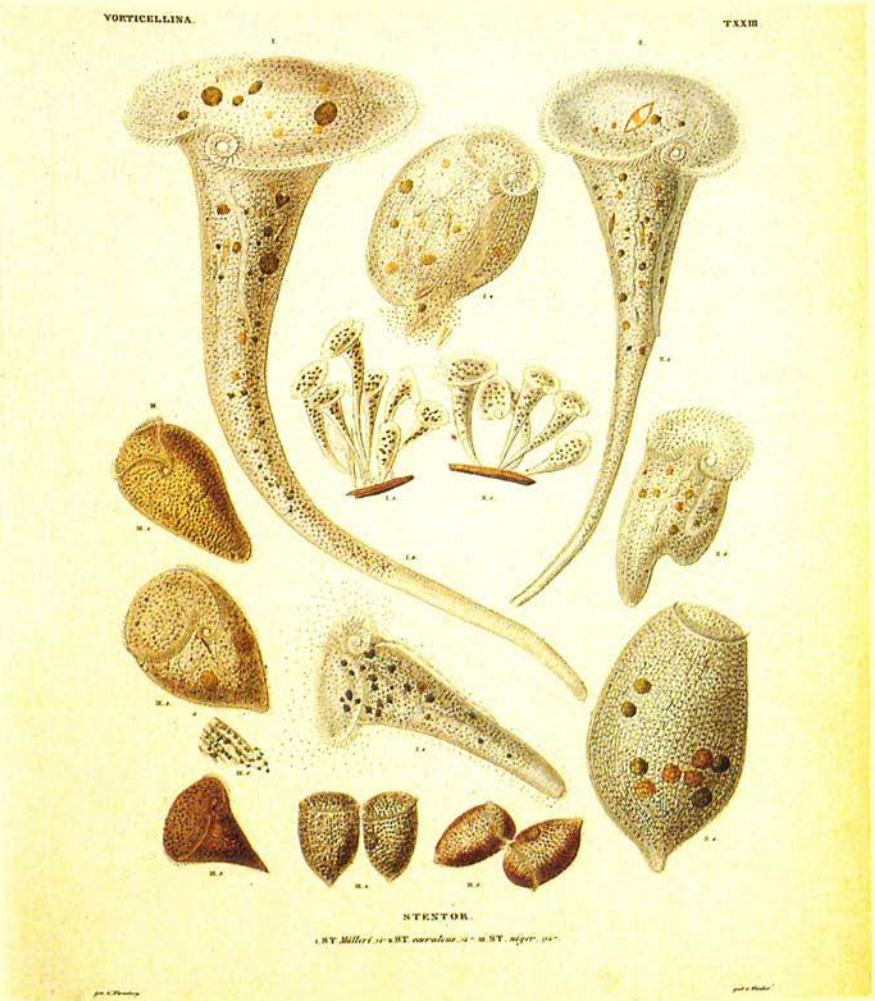
Christian Gottfried Ehrenberg-Festschrift

Herausgegeben von
Martin Schlegel und Klaus Hausmann



Leipziger Universitätsverlag

Christian Gottfried Ehrenberg-Festschrift

anläßlich der
14. Wissenschaftlichen Jahrestagung der
Deutschen Gesellschaft für Protozoologie

9. – 11. März 1995
in Delitzsch (Sachsen)

Herausgegeben von
Martin Schlegel und Klaus Hausmann

Leipziger Universitätsverlag 1996

Die Deutsche Bibliothek – CIP-Einheitsaufnahme

Christian-Gottfried-Ehrenberg-Festschrift: 9.–11. März 1995 in Delitzsch (Sachsen) / hrsg. von Martin Schlegel und Klaus Hausmann – Leipzig
Leipziger Univ.-Verl., 1996
(... Wissenschaftliche Jahrestagung der Deutschen Gesellschaft für Protozoologie; 14)
ISBN 3-92031-92-2

NE: Schlegel, Martin [Hrsg.]; Ehrenberg, Christian, Gottfried: Festschrift; Deutsche Gesellschaft für Protozoologie: ... Wissenschaftliche Jahrestagung der ...

Herausgeber

Prof. Dr. Martin Schlegel
Universität Leipzig
Institut für Zoologie
Spezielle Zoologie
Talstraße 33
04103 Leipzig

Prof. Dr. Klaus Hausmann
Freie Universität Berlin
Institut für Zoologie
AG Protozoologie
Königin-Luise-Straße 1-3
14195 Berlin

Titelillustration:
Christian Gottfried Ehrenberg: Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen – Ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur
Leopold Voss, Leipzig, 1838
Tafel XXIII: Stentor

ISBN 3-92031-92-2

© Leipziger Universitätsverlag GmbH, Leipzig 1996
Satz: Leipziger Universitätsverlag GmbH
Druck: Druck & Design, Fabert + Pittner GbR, Markranstädt

Inhalt

Grußwort des Präsidenten der Deutschen Gesellschaft für Protozoologie 9

Vorwort der Herausgeber 11

Tagungsprogramm 13

Tagungsteilnehmer 21

Hauptvorträge

Christian Gottfried Ehrenberg (1795–1876): glimpses into the personal life of this most exemplary early protistologist
John O. Corliss 31

How to become an unforgettable taxonomist: Christian Gottfried Ehrenberg (1795–1876) reevaluated
Wilhelm Foissner 47

Christian Gottfried Ehrenbergs „Vollkommene Organismen"
Klaus Hausmann 51

Energy metabolism of amitochondriate protists, an evolutionary puzzle
Miklos Müller 63

Varianzantigene bei afrikanischen Trypanosomen – strukturelle und funktionelle Probleme der Parasit-Wirt-Beziehung
Hans-Jörg Rissi 77

Abstracts der Kurzvorträge

Infektion von *Paramecium bursaria* mit verschiedenen Hefen
Reinhard Abendschein, M. Dülz & Hans-Dieter Görtz 97

Overlooked – or introduced? Exotic marine protists in Central Europe
Norbert Hülsmann & Stephan Gollasch 97

Porpostoma notatum: Ein Kristallbecher-bildender Scuticociliat mit negativ phototaktischer Orientierung
Hans-Werner Kuhlmann, Richard Braucker & Andreas G. Schepers 98

Axenic and monoxenic cultivation of *Balamuthia mandrillaris* (Visvesvara et al. 1993) Leptomyxidae
Rolf Michel & K. Janitschke 100

Effect of inhibitors on chitin synthesis in the heterotrich ciliate *Enfolliculina uhligi*
Gabriele Schermuly & Maria Mulisch 103

Effects of an asymmetric triazine derivative, HOE 092 V, on the plasmodial developmental stages of *Hennegyna laterocapsulata* Landsberg, 1987 (Myxozoa): An ultrastructural study
Günter Schmahl, Wolfgang Raether & Austin Obiekezie 103

Carp coccidiosis: Pathohistological observations
Dieter Steinhagen, Nicole Hemmer & Simone Jendrysek 104

Spontaneous and induced side-stepping („avoiding") reactions in behaviour of the marine ciliate *Euplotes vannus* (Hypotrichida)
Christian Stock & Wolfgang Lueken 105

Regulation of ciliary beat direction in *Didinium*
Petra Ullrich & Hans Machemer 111

Orientational responses of the marginal cirri of *Stylonychia mytilus* to small voltage signals
Christiane Vank & Hans Machemer 111

Genetic characterization of clonal cultures of testate amoebae – a first approach using RAPD-PCR
Manfred Wanner & Joerg Naehring 112

Abstracts der Poster

Improved technique to evaluate the saprobic index by using ciliates (Ciliophora, Protozoa)
Hubert Blatterer 117

Prevalence of Acanthamoebae, Naegleriae and other free living amoebae in the course of potable water treatment in six treatment plants
Ralf Hoffmann, Rolf Michel & D. Hofmann 117

Zur Verbreitung und Bedeutung von Phototaxis bei Ciliaten
Hans-Werner Kuhlmann 119

Wild type and kin241 mutant of *Paramecium tetraurelia:* a comparison of electrophysiological and gravikinetic properties
Ute Nagel & Hans Machemer 122

A new species of the genus *Gastronauta* (Protozoa, Ciliophora) from activated sludge
Roland Oberschmidleitner & Erna Aescht 122

Gravity response of *Paramecium modified* by iron feeding
Daniela Watzke & Richard Braucker 123

Protozoologische Studien zu den Auswirkungen von Regenentlastungen der Mischwasserkanalisation auf die Mikrobenthoszönosen eines Stadtbaches
Jörg Widera 124

Register 127

Grußwort des Präsidenten der Deutschen Gesellschaft für Protozoologie Prof. Dr. H. Machemer

Inhalt

Die wissenschaftliche Protozoologie hat in Deutschland eine lange Tradition. Die Jahrestagung 1995 unserer jungen Gesellschaft erinnerte uns daran, daß moderne Forschung nicht erst seit heute beginnt, sondern aus ihrem jeweiligen wissenschaftlichen und gesellschaftlichen Zusammenhang stets neu formuliert wird. Die Geburtsstadt von Ehrenberg hat mit der Eröffnung einer eigenen Ausstellung für ihren Ehrenbürger diesen Zusammenhang uns anschaulich gemacht. Drei eindrucksvolle Festvorträge widmeten sich dem Leben und Werk Ehrenbergs, der diesmal beispielhaft für viele große Naturforscher stand, auf deren Leistungen wir aufbauen können. Dieser Festschrift wünsche ich nicht nur ein stilles Dasein auf den Bücherregalen. Sie ist wert, viele Leser zu finden, insbesondere unter den jüngeren Menschen, deren Traum es ist, einmal den Weg eines Wissenschaftlers gehen zu dürfen.

Im Januar 1996 Hans Machemer, Bochum

Vorwort

Am 19. April 1795 wurde der große Naturforscher und Mikroskopiker Christian Gottfried Ehrenberg in Delitzsch (bei Leipzig) geboren. Anläßlich seines 200. Geburtstags ehrte im vergangenen Jahr die Stadt das Andenken an ihren noch heute berühmten Sohn mit Festakten und Ausstellungen. Aus dem gleichen Anlaß hielt die Deutsche Gesellschaft für Protozoologie in der Zeit vom 9. bis 11. März 1995 ihre 14. Wissenschaftliche Jahrestagung in der Geburtsstadt Ehrenbergs ab. Diese Tagung wurde auf Einladung der Stadt in den Räumlichkeiten ihres Rathauses durchgeführt, wofür die Damen und Herren des Rates der Stadt eigens für drei Tage ihren Sitzungssaal räumten. Geplant und ausgerichtet wurde die Tagung in Kooperation der Protozoologen der Universitäten Leipzig und Berlin.

Die äußeren Rahmenbedingungen für einen gelungenen Kongreßverlauf waren in idealer Weise gegeben. Eine rege Teilnahme der Mitglieder und zahlreicher Gäste – es wurden rund 120 Tagungsteilnehmer registriert – ließen das Treffen auch inhaltlich zum Erfolg werden. Insgesamt wurden 29 Kurzbeiträge sowie 20 Poster zu den Themenbereichen Ökologie und Verhalten, Systematik und Morphologie, Biochemie, Physiologie und Parasitologie vorgestellt. Hinzu kamen zwei spannende Plenarvorträge, zum einen zur Evolution des Energiestoffwechsels bei Protisten (Referent: Miklós Müller, New York, USA) und zum anderen über Varianzantigene afrikanischer Trypanosomen (Referent: Hans-Jürgen Risse, Berlin).

Ein Höhepunkt der Tagung war die Ehrenberg-Festsitzung, in der durch Vorträge von John O. Corliss (Albuquerque, USA), Klaus Hausmann (Berlin) und Wilhelm Foissner (Salzburg, Österreich) Biographisches, Wissenschaftshistorisches und Gegenwartsbedeutung von Ehrenbergs Wirken in keineswegs trockener, sondern bunter, kurzweiliger und treffender Weise dargeboten wurde.

Die Verleihung der Eduard-Reichenow-Medaille an J.O. Corliss in der Aula des Ehrenberg-Gymnasiums – musikalisch eingerahmt durch den Schulchor des Ehrenberg-Gymnasiums unter der Leitung von Frau Barbara Neupötsch

– geriet dann durch ein mitreißendes Potpourri aus deutschen und amerikanischen Volksliedern und Gospels zu einer wahren Hommage an JOC. Für ihn war dieser Kongreß, auch durch das große Interesse, das man ihm aus der Öffentlichkeit entgegenbrachte, ein herausragendes Ereignis, für uns deutsche Protozoologen eine weit über die nationale Bedeutung hinausgehende Jahrestagung.

Es lag daher nahe, die Kongreßbeiträge dieser Jubiläumstagung in einer Festschrift zusammenzufassen. Diese liegt nunmehr vor.

Für die hervorragende Unterstützung bei der Planung und Durchführung der Tagung möchten wir an dieser Stelle noch einmal namentlich folgenden Personen herzlich danken: den Bürgermeistern von Delitzsch, Herrn Heinz Bieniek und Herrn Theo Arnold, mit ihren Mitarbeitern, insbesondere Herrn Jürgen Stanzick; Frau Gisela Niklisch von der Tourist-Information mit ihren Helfern; den Mitarbeiterinnen des Instituts für Zoologie der Universität Leipzig, Frau Helke Gröger, Frau Alexandra Stechmann und Frau Dr. Petra Strzelczyk, sowie Herrn Dr. Lothar Britz, Leipzig, der die Initiative ergriffen hat, die Deutsche Gesellschaft für Protozoologie nach Delitzsch einzuladen. Schließlich sei der Universität Leipzig und der Freien Universität Berlin für großzügig gewährte finanzielle Unterstützung gedankt. Die vorliegende Festschrift wurde durch erhebliche Zuschüsse der Pressestelle der Universität Leipzig und der Stadt Delitzsch ermöglicht. Auch ihnen möchten wir an dieser Stelle recht herzlich danken.

Unser Dank gilt ebenso Frau Dipl. Biol. Helke Gröger für die engagierte redaktionelle Betreuung und dem Universitätsverlag für sein Interesse und Entgegenkommen.

Im Januar 1996

Martin Schlegel, Leipzig
Klaus Hausmann, Berlin

Tagungsprogramm

Donnerstag, 9. März 1995
vormittags

Eröffnung der Tagung

Plenarvortrag
M. Müller (New York, USA):
Evolution of energy generation systems

Wissenschaftliche Sitzung
Ökologie / Verhalten
Vorsitz: U.-G. Berninger (Bremen)

U. Schiefel & T. Weisse (Plön):
Abundanz, Biomasse und Populationsdynamik planktischer Ciliaten in oligotrophen Seen in British Columbia

W. Schönborn (Jena):
Änderung der Zeitmuster und der Energietransfers in Protozoengemeinschaften der Grenzschichten auf Substratoberflächen in Fließgewässern bei organischer Belastung

H. Arndt (Greifswald), A. P. Mylnikov (Borok, Rußland) & B. Barkow (Greifswald):
Erste Untersuchungen zur taxonomischen und ökologischen Diversität von heterotrophen Nanoflagellaten in den Brackgewässern um Rügen

T. Weisse (Plön):
Populationsdynamik und Bakterivorie planktischer Flagellaten in oligotrophen Seen in British Columbia

H. Müller (Konstanz):
Experimente zur Nahrungsselektion des heterotrophen Flagellaten *Paraphysomonas sp.* in Laborkulturen

nachmittags

M. Bonkowski, J. Alphei & S. Scheu (Göttingen):
Bedeutung von Protozoen in der Rhizosphäre der Waldgerste *(Hordelymus europaeus):* Einfluß auf Pflanzenwachstum, Nährstoffumsätze und mikrobielle Biomasse sowie Interaktionen mit Nematoden und Lumbriciden

U.-G. Berninger (Bremen):
Die vertikale Verteilung benthischer Ciliaten in Abhängigkeit vom Sauerstoff in marinen Sedimenten

Wissenschaftliche Sitzung
Systematik / Morphologie
Vorsitz: K. Eisler (Tübingen)

H. Berger, W. Foissner, H. Blatterer & F. Kohmann (Salzburg):
Ciliaten-Atlas: Auch den vierten Band können Sie nun kaufen!

N. Hülsmann (Berlin) & S. Gollasch (Hamburg):
Übersehen – oder verschleppt? Mediterrane und tropische Protisten in mitteleuropäischen Gewässern
Video-Präsentation

D.-Ch. Neugebauer (Bochum):
Lichtmikroskopische Beobachtung der Lage des Müller-Körpers von *Loxodes striatus* in vivo

W. Foissner (Salzburg) & J. Dragesco (Montpellier):
Die psammophilen Karyorelictiden Kentrophoros fistulosus und *Remanella multinucleata*

C. F. Bardele & T. Kurth (Tübingen):
Ultrastruktur und Morphogenese des cyrtophoriden Ciliaten *Chlamydodon*

Wissenschafttliche Sitzung
Biochemie
Vorsitz: H. J. Schmidt (Münster)

I. Huttenlauch (Göttingen):
Articuline bei *Pseudomicrothorax dubius* – eine neue Strukturproteinfamilie bei Protisten

G. Schermuly & M. Mulisch (Köln):
Chitinsynthese des heterotrichen Ciliaten *Enfolliculina uhligi*
Einfluß von Glykosylierungsinhibitoren

R. Abendschein, M. Dulz & H.-D. Görtz (Stuttgart):
Infektionen von *Paramecium bursaria* mit Hefen

abends

Verleihung der Eduard-Reichenow-Medaille an
Prof. Dr. J. O. Corliss, Albuquerque, New Mexico, USA
Ort: Aula des Ehrenberg-Gymnasiums
Musikalischer Rahmen: Chor des Ehrenberg-Gymnasiums
Leitung: Frau Barbara Neupötsch (Delitzsch)

Grußwort des Präsidenten der Deutschen Gesellschaft für Protozoologie Prof. Dr. H. Machemer

Inhalt

Die wissenschaftliche Protozoologie hat in Deutschland eine lange Tradition. Die Jahrestagung 1995 unserer jungen Gesellschaft erinnerte uns daran, daß moderne Forschung nicht erst seit heute beginnt, sondern aus ihrem jeweiligen wissenschaftlichen und gesellschaftlichen Zusammenhang stets neu formuliert wird. Die Geburtsstadt von Ehrenberg hat mit der Eröffnung einer eigenen Ausstellung für ihren Ehrenbürger diesen Zusammenhang uns anschaulich gemacht. Drei eindrucksvolle Festvorträge widmeten sich dem Leben und Werk Ehrenbergs, der diesmal beispielhaft für viele große Naturforscher stand, auf deren Leistungen wir aufbauen können. Dieser Festschrift wünsche ich nicht nur ein stilles Dasein auf den Bücherregalen. Sie ist wert, viele Leser zu finden, insbesondere unter den jüngeren Menschen, deren Traum es ist, einmal den Weg eines Wissenschaftlers gehen zu dürfen.

Im Januar 1996 Hans Machemer, Bochum

Vorwort

Am 19. April 1795 wurde der große Naturforscher und Mikroskopiker Christian Gottfried Ehrenberg in Delitzsch (bei Leipzig) geboren. Anläßlich seines 200. Geburtstags ehrte im vergangenen Jahr die Stadt das Andenken an ihren noch heute berühmten Sohn mit Festakten und Ausstellungen. Aus dem gleichen Anlaß hielt die Deutsche Gesellschaft für Protozoologie in der Zeit vom 9. bis 11. März 1995 ihre 14. Wissenschaftliche Jahrestagung in der Geburtsstadt Ehrenbergs ab. Diese Tagung wurde auf Einladung der Stadt in den Räumlichkeiten ihres Rathauses durchgeführt, wofür die Damen und Herren des Rates der Stadt eigens für drei Tage ihren Sitzungssaal räumten. Geplant und ausgerichtet wurde die Tagung in Kooperation der Protozoologen der Universitäten Leipzig und Berlin.

Die äußeren Rahmenbedingungen für einen gelungenen Kongreßverlauf waren in idealer Weise gegeben. Eine rege Teilnahme der Mitglieder und zahlreicher Gäste – es wurden rund 120 Tagungsteilnehmer registriert – ließen das Treffen auch inhaltlich zum Erfolg werden. Insgesamt wurden 29 Kurzbeiträge sowie 20 Poster zu den Themenbereichen Ökologie und Verhalten, Systematik und Morphologie, Biochemie, Physiologie und Parasitologie vorgestellt. Hinzu kamen zwei spannende Plenarvorträge, zum einen zur Evolution des Energiestoffwechsels bei Protisten (Referent: Miklós Müller, New York, USA) und zum anderen über Varianzantigene afrikanischer Trypanosomen (Referent: Hans-Jürgen Risse, Berlin).

Ein Höhepunkt der Tagung war die Ehrenberg-Festsitzung, in der durch Vorträge von John O. Corliss (Albuquerque, USA), Klaus Hausmann (Berlin) und Wilhelm Foissner (Salzburg, Österreich) Biographisches, Wissenschaftshistorisches und Gegenwartsbedeutung von Ehrenbergs Wirken in keineswegs trockener, sondern bunter, kurzweiliger und treffender Weise dargeboten wurde.

Die Verleihung der Eduard-Reichenow-Medaille an J.O. Corliss in der Aula des Ehrenberg-Gymnasiums – musikalisch eingerahmt durch den Schulchor des Ehrenberg-Gymnasiums unter der Leitung von Frau Barbara Neupötsch

– geriet dann durch ein mitreißendes Potpourri aus deutschen und amerikanischen Volksliedern und Gospels zu einer wahren Hommage an JOC. Für ihn war dieser Kongreß, auch durch das große Interesse, das man ihm aus der Öffentlichkeit entgegenbrachte, ein herausragendes Ereignis, für uns deutsche Protozoologen eine weit über die nationale Bedeutung hinausgehende Jahrestagung.

Es lag daher nahe, die Kongreßbeiträge dieser Jubiläumstagung in einer Festschrift zusammenzufassen. Diese liegt nunmehr vor.

Für die hervorragende Unterstützung bei der Planung und Durchführung der Tagung möchten wir an dieser Stelle noch einmal namentlich folgenden Personen herzlich danken: den Bürgermeistern von Delitzsch, Herrn Heinz Bieniek und Herrn Theo Arnold, mit ihren Mitarbeitern, insbesondere Herrn Jürgen Stanzick; Frau Gisela Niklisch von der Tourist-Information mit ihren Helfern; den Mitarbeiterinnen des Instituts für Zoologie der Universität Leipzig, Frau Helke Gröger, Frau Alexandra Stechmann und Frau Dr. Petra Strzelczyk, sowie Herrn Dr. Lothar Britz, Leipzig, der die Initiative ergriffen hat, die Deutsche Gesellschaft für Protozoologie nach Delitzsch einzuladen. Schließlich sei der Universität Leipzig und der Freien Universität Berlin für großzügig gewährte finanzielle Unterstützung gedankt. Die vorliegende Festschrift wurde durch erhebliche Zuschüsse der Pressestelle der Universität Leipzig und der Stadt Delitzsch ermöglicht. Auch ihnen möchten wir an dieser Stelle recht herzlich danken.

Unser Dank gilt ebenso Frau Dipl. Biol. Helke Gröger für die engagierte redaktionelle Betreuung und dem Universitätsverlag für sein Interesse und Entgegenkommen.

Im Januar 1996

Martin Schlegel, Leipzig
Klaus Hausmann, Berlin

Tagungsprogramm

Donnerstag, 9. März 1995
vormittags

Eröffnung der Tagung

Plenarvortrag
M. Müller (New York, USA):
Evolution of energy generation systems

Wissenschaftliche Sitzung
Ökologie / Verhalten
Vorsitz: U.-G. Berninger (Bremen)

U. Scheffel & T. Weisse (Plön):
Abundanz, Biomasse und Populationsdynamik planktischer Ciliaten in oligotrophen Seen in British Columbia

W. Schönborn (Jena):
Änderung der Zeitmuster und der Energietransfers in Protozoengemeinschaften der Grenzschichten auf Substratoberflächen in Fließgewässern bei organischer Belastung

H. Arndt (Greifswald), A. P. Mylnikov (Borok, Rußland) & B. Barkow (Greifswald):
Erste Untersuchungen zur taxonomischen und ökologischen Diversität von heterotrophen Nanoflagellaten in den Brackgewässern um Rügen

T. Weisse (Plön):
Populationsdynamik und Bakterivorie planktischer Flagellaten in oligotrophen Seen in British Columbia

H. Müller (Konstanz):
Experimente zur Nahrungsselektion des heterotrophen Flagellaten *Paraphysomonas sp.* in Laborkulturen

nachmittags

M. Bonkowski, J. Alphei & S. Scheu (Göttingen):
Bedeutung von Protozoen in der Rhizosphäre der Waldgerste *(Hordelymus europaeus)*: Einfluß auf Pflanzenwachstum, Nährstoffumsätze und mikrobielle Biomasse sowie Interaktionen mit Nematoden und Lumbriciden

U.-G. Berninger (Bremen):
Die vertikale Verteilung benthischer Ciliaten in Abhängigkeit vom Sauerstoff in marinen Sedimenten

Wissenschaftliche Sitzung
Systematik / Morphologie
Vorsitz: K. Eisler (Tübingen)

H. Berger, W. Foissner, H. Blatterer & F. Kohmann (Salzburg):
Ciliaten-Atlas: Auch den vierten Band können Sie nun kaufen!

N. Hülsmann (Berlin) & S. Gollasch (Hamburg):
Übersehen – oder verschleppt? Mediterrane und tropische Protisten in mitteleuropäischen Gewässern
Video-Präsentation

D.-Ch. Neugebauer (Bochum):
Lichtmikroskopische Beobachtung der Lage des Müller-Körpers von *Loxodes striatus* in vivo

W. Foissner (Salzburg) & J. Dragesco (Montpellier):
Die psammophilen Karyorelictiden Kentrophoros fistulosus und *Remanella multinucleata*

C. F. Bardele & T. Kurth (Tübingen):
Ultrastruktur und Morphogenese des cyrtophoriden Ciliaten *Chlamydodon*

Wissenschafttliche Sitzung
Biochemie
Vorsitz: H. J. Schmidt (Münster)

I. Huttenlauch (Göttingen):
Articuline bei *Pseudomicrothorax dubius* – eine neue Strukturproteinfamilie bei Protisten

G. Schermuly & M. Mulisch (Köln):
Chitinsynthese des heterotrichen Ciliaten *Enfolliculina uhligi*
Einfluß von Glykosylierungsinhibitoren

R. Abendschein, M. Dulz & H.-D. Gortz (Stuttgart):
Infektionen von *Paramecium bursaria* mit Hefen

abends

Verleihung der Eduard-Reichenow-Medaille an
Prof. Dr. J. O. Corliss, Albuquerque, New Mexico, USA
Ort: Aula des Ehrenberg-Gymnasiums
Musikalischer Rahmen: Chor des Ehrenberg-Gymnasiums
Leitung: Frau Barbara Neupötsch (Delitzsch)

Freitag, 10. März 1995
vormittags

Christian Gottfried Ehrenberg-Festsitzung
Vorsitz: C. F. Bardele (Tübingen)

Festvorträge

J. O. Corliss (Albuquerque, USA):
C. G. Ehrenberg: Biography of an exceptional protozoologist

K. Hausmann (Berlin):
Ehrenbergs „vollkommene Organismen" damals und heute

W. Foissner (Salzburg, Österreich):
C. G. Ehrenberg als Taxonom

mittags

Besuch des Schloss-Museums
Sonderausstellung: C. G. Ehrenberg
Führung: C. Moltrecht (Delitzsch)

nachmittags

Wissenschaftliche Sitzung
Physiologie
Vorsitz: D.-C. Neugebauer (Bochum)

C. Vank & H. Machemer (Bochum):
Bewegungsantworten der Marginalcirren von *Stylonychia mytilus* auf kleine elektrische Stufenreize

M. Spindler (Kiel):
Physiologische Anpassungen der planktischen Foraminifere *Neogloboquadrina pachyderma* (Ehrenberg, 1861) an die Lebensbedingungen im Meereis

C. Stock & W. Lueken (Osnabrück):
Spontane und induzierte side-stepping (‚avoiding') reactions beim marinen Hypotrichen *Euplotes vannus*

P. Ullrich & H. Machemer (Bochum):
Regulation der Cilienschlagrichtung bei *Didinium*

I. Balzer (Göttingen):
Photoperiodismus eines Einzellers: Cystenbildung bei *Gonyaulax polyedra*

H.-W. Kuhlmann, R. Bräucker & A. Schepers (Münster):
Porpostoma notatum: Ein Kristallbecher-bildender Scuticociliat mit negativ phototaktischer Orientierung

H. Plattner et al. (Konstanz):
Quenched-flow Analyse der Steuerung des Cilienschlages bei *Paramecium*

R. Hemmersbach, R. Donath, W. Briegleb (Köln) & D.-P. Hader (Erlangen):
Schwellenwerte bei der Graviperzeption

Posterdiskussion

Samstag, 11.März 1995
vormittags

Plenarvortrag
H.-J. Risse (Berlin):
Varianzantigene afrikanischer Trypanosomen
Strukturelle und funktionelle Probleme in der
Parasit-Wirt-Beziehung

Wissenschaftliche Sitzung
Parasitologie
Vorsitz: D. Steinhagen (Hannover)

P. Karanis & H. M. Seitz (Bonn):
Cryptosporidium und *Giardia* im Trinkwasser: erste Maßnahmen zur Eliminierung bei der Wasseraufbereitung

G. Ockert (Halle/Saale):
Zur humanmedizinischen Bedeutung amphizoischer Amöben

R. Michel (Koblenz) & K. Janitschke (Berlin):
Monoxenische und axenische Kultivierung von *Balamuthia mandrillaris* (Visvesvara, G. S. et al. 1993) (Leptomyxidae)

J. Hackstein et al. (Nijmegen):
Parasitic apicomplexans harbor a chlorophyll a-D1 complex, the potential target for therapeutic triazines

G. Schmahl, W. Raether & A. Obiekezie (Bochum):
Effekte eines asymmetrischen Triazinderivates, HOE 092V, auf die plasmodialen Entwicklungsstadien von *Henneguya latercapsulata* Landsberg, 1987 (Myxosporea, Myxozoa): Eine ultrastrukturelle Untersuchung

D. Steinhagen, N. Hemmer & S. Jendrysek (Hannover):
Kokzidiose des Karpfens: Pathohistologische Untersuchungen

mittags – Ende der Tagung

Posterausstellung

Blatterer, H. (Linz):
Verbessertes Verfahren bei der Berechnung des Mikro-Saprobien-indexmittels von Ciliaten (Ciliophora, Protozoa)

Curtenaz, S. (Münster):
Temporal patterns of gene expression in *Paramecium* studied by in situ hybridization

Donath, R. (Köln), Rieder, N. (Karlsruhe), Schierenberg, E. (Köln) & Hemmersbach, R. (Köln):
Das Müller'sche Organell von *Loxodes striatus* – ein Schwererezeptor?

Hoffmann, R., Michel, R. & Hoemann, D. (Koblenz):
Nachweis von Acanthamoeben, Naeglerien und anderen freilebenden Amöben während der Trinkwasseraufbereitung

Hubinger, G. & Mulisch, M. (Köln):
Die Rolle der extrusiven Vesikel für den Loricabau des marinen Ciliaten *Euplotes uhligi*

Krainer, K.-H. (Königstetten):
Taxonomische Untersuchungen an neuen und wenig bekannten Planktonciliaten (Protozoa: Ciliophora) aus Grundwasserbaggerteichen in Österreich

Kretschmann, G. (Stuttgart):
Mikroskopische Untersuchungen bei kontrolliertem Deckglasdruck

Kuhlmann, H.-W. (Münster):
Zur Verbreitung und Bedeutung von Phototaxis bei Ciliaten

Lueken, W. & Kruppel, T. (Osnabrück):
Rhythmische Laufgeschwindigkeitsschwankungen beim marinen Hypotrichen *Euplotes vannus* durch Serien spontaner Depolarisationen

NAGEL, U. & MACHEMER, H. (Bochum):
Wildtype and kin241 mutant of *Paramecium tetraurelia*: a comparison of electrophysiological and gravikinetic properties

OBERSCHMIDLEITNER, R. & AESCHT, E. (Linz):
Taxonomische Untersuchungen von Ciliaten in einer Kläranlage in Oberösterreich

PACKROFF, G. & MISCHKE, U. (Magdeburg):
Die Protozoen-Besiedlung im Pelagial von Tagebaurestseen im Lausitzer Braunkohlerevier – Erste Ergebnisse

PETZ, W., SONG, W. & WILBERT, N. (Salzburg):
Einige besondere Ciliaten aus dem antarktischen Meereis

SANTOS, I. & BARDELE, C. F. (Tübingen):
Licht- und rasterelektronenmikroskopische Untersuchung zur Morphologie des colpodiden Ciliaten *Platyophrya spumacola* Kahl, 1927

SCHMIDT, H. J. & BLACKBURN E. H. (Münster):
Telomere und das Telomerase RNA Gen von *Euplotes octocarinatus*

TIEDTKE, A. et al. (Münster):
Biochemische Analyse des Phagosomen-Lysosomen-Zyklus

TIETZE, D. (Göttingen):
Protozoen in Buchenwäldern: Interaktion mit der Mikroflora und Einfluß auf Stoffumsätze

WATZKE, D. & BRAUCKER, R. (Bochum):
Gravity response of *Paramecium caudatum* modified by iron-feeding

WIDERA, J. (Essen):
Protozoologische Studien zu den Auswirkungen von Regenentlastungen der Mischwasserkanalisation auf die Mikrobenthoszönosen eines Stadtbaches

ZIMMERMANN, H. (Hamburg):
Untersuchungen zur Besiedlung von Schwebstoffen in der Tide-Elbe

Tagungsteilnehmer

* = Mitglieder der Deutschen Gesellschaft für Protozoologie

Abendschein, Reinhard
Biologisches Institut
Pfaffenwaldring 57
70550 Stuttgart

*Aescht, Erna
Biologiezentrum
O.Ö. Landesmuseum
J.-W.-Klein-Str. 73
4040 Linz Austria

*Agatha, Sabine
Unzerstr. 4
22767 Hamburg

*Ammermann, Dieter
Zoologisches Institut
Abt. Zellbiologie
Auf der Morgenstelle 28
72076 Tübingen

*Arndt, Hartmut
Institut für Ökologie
Hiddensee
Schwedenhagen 6
18565 Kloster

Balzer, Ivonne
I. Zoologisches Institut
Berliner Str. 28
37073 Göttingen

*Bannert, Brigitte
Institut für Zoologie
AG Protozoologie
Königin-Luise-Str. 1-3
14195 Berlin

*Bardele, Christian F.
Zoologisches Institut
Spezielle Zoologie
Auf der Morgenstelle 28
72076 Tübingen

*Berger, Helmut
Institut für Zoologie
Hellbrunnerstr. 34
5020 Salzburg Austria

*Berninger, Ulrike-G.
Max-Planck Institut für
marine Mikrobiologie
Fahrenheitstr. 1
28359 Bremen

*Berthold, Aline
Zoologisches Institut
Hellbrunnerstr. 34
5020 Salzburg Austria

*Blatterer, Hubert
Amt d. O.Ö. Landesregierung
Stockhofstr. 40
4020 Linz Austria

Bonkowski, Michael
II. Zoologisches Institut
Abt. Ökologie
Berliner Str. 28
37073 Göttingen

*Bräuker, Richard
Lehrstuhl für Allg.
Zoologie & Neurobiol.
ND 6/25-30
44780 Bochum

Britz, Lothar
Wertheimer Str. 25
04207 Leipzig

*Burzlaff, Annett
Institut für Zoologie
AG Protozoologie
Königin-Luise-Str.1-3
14195 Berlin

*Carstens, Marina
Institut f. Polarökologie
Wischhofstr. 1-3
24149 Kiel

Coenen, Hildegard
II. Zoologisches Institut
Berliner Str. 28
37073 Göttingen

Corliss, John O.
P.O. Box 13191
Albuquerque, NM
87192 USA

Curtenaz, Sophie
Institut für Allgemeine
Zoologie & Genetik
Schloßplatz 5
48149 Münster

*Dieckmann, Josef
Privates Institut
Hiltroper Str. 27
48167 Münster

*Donath, Regine
DLR, Institut für Luft-
& Raumfahrtmedizin
PF 906058
51126 Köln

*Eisler, Klaus
Zoologisches Institut
Spezielle Zoologie
Auf der Morgenstelle 28
72076 Tübingen

*Ettl, Marina
Fachbereich Zoologie
AG Heinig
Auf den Lahnbergen
35032 Marburg

Eulitz, Dirk
Institut für Zoologie
AG Protozoologie
Königin-Luise-Str. 1-3
14195 Berlin

*Foissner, Wilhelm
Institut für Zoologie
Hellbrunnerstr. 34
5020 Salzburg Austria

*Friedhoff, Karl T.
Institut für Parasitologie
Bünteweg 17
30559 Hannover

*Görtz, Hans-Dieter
Biologisches Institut
Pfaffenwaldring 57
70550 Stuttgart

Gröger, Helke
Institut für Zoologie
Spezielle Zoologie
Talstr. 33
04103 Leipzig

*Guhl, Barbara
Staatliches Amt für
Wasser & Abfall
PF 101452
31114 Hildesheim

*Hackstein, Johannes
Dept. Microbiol. &
Evolutionary Biology
Toernooiveld 1
6525 Nijmegen
Netherlands

*Hanslik, Michael
NLÖ-Forschungsstelle Küste
An der Mühle 5
26548 Norderney

*Hartwig, Eike
Hofweg 57
22085 Hamburg

*Hausmann, Klaus
Institut für Zoologie
AG Protozoologie
Königin-Luise-Str. 1-3
14195 Berlin

*Heckmann, Klaus
Institut für Allgemeine
Zoologie & Genetik
Schloßplatz 5
48149 Münster

*Hemmersbach, Ruth
DLR, Institut für Luft-&
Raumfahrtmedizin
PF 906058
51126 Köln

Hoffmann, Ralf
Ernst-Rodenwaldt-Inst.
Med. Parasitologie
Viktoriastr. 11-13
56065 Koblenz

Hübinger, Gabriele
Zoologisches Institut
Exptl. Morphologie
Weyertal 119
50931 Köln

*Hülsmann, Norbert
Institut für Zoologie
AG Protozoologie
Königin-Luise-Str. 1-3
14195 Berlin

*Huttenlauch, Irm
Max-Planck-Institut
Biophys. Chemie
Am Faßberg
37077 Göttingen

Naduparambil Jacob
Zoologisches Institut
Abt. Zellbiologie
Auf der Morgenstelle 28
72076 Tübingen

Karanis, Panagiotis
Institut für Medizinische
Parasitologie
Sigmund-Freud Str. 25
53127 Bonn

Kiy, Thomas
Hoechst AG
Zentralforschung G 830
65926 Frankfurt

Köhler, Ralf
Lehrstuhl für Allg.
Zoologie & Neurobiol.
ND 6/25-30
44780 Bochum

*Krainer, Karl-Heinz
BIOLAB Thelnerfeld
Wienerstr. 45
3433 Königstetten Austria

Kretschmann, Gunther
Biologisches Institut
Pfaffenwaldring 57
70550 Stuttgart

*Kuhlmann, H.-W.
Institut für Allgemeine
Zoologie & Genetik
Schloßplatz 5
48149 Münster

Lederle, Christian
Limnologische Station
der TU München
Hofmark 3
82393 Iffeldorf

*Lueken, Wolfgang
FB Biologie/Chemie
Barbarastr. 11
49069 Osnabrück

*Machemer, Hans
Lehrstuhl für Allg.
Zoologie & Neurobiol.
ND 6/25-30
44780 Bochum

*Meisterfeld, Ralf
Institut für Zoologie
Kopernikusstr. 16
52056 Aachen

*Michel, Rolf
Ernst-Rodenwaldt-Inst.
Viktoriastr. 11-13
56065 Koblenz

Müller, Andreas
Treckinghauser Str. 27
58515 Lüdenscheid

*Müller, Helga
Limnologisches Institut
PF 5560
78434 Konstanz

Müller, Miklós
Rockefeller University
1230 York Avenue
New York 10021 USA

*Mulisch, Maria
Zoologisches Institut
Exptl. Morphologie
Weyertal 119
509313 Köln

*Nagel, Ute
Lehrstuhl für
Allg. Zoologie & Neurobiol.
ND 6/28
44780 Bochum

*Neugebauer, Dorothea
Lehrstuhl für Allg.
Zoologie & Neurobiol.
ND 6/25-30
44780 Bochum

Oberschmidleitner, R.
Biologiezentrum
O.Ö. Landesmuseum
J.-W.-Kleinstr. 73
4040 Linz Austria

Ockert, Günter
Institut für Hygiene
Franckeplatz 1 (Haus 36)
06097 Halle/Saale

*Packroff, Gabriele
UFZ-Institut für
Gewässerforschung
Am Biederitzer Busch 12
39114 Magdeburg

*Patel, Anant
Inst. f. Technologie/FAL
Bundesallee 50
38116 Braunschweig

*Petz, Wolfgang
Zoologisches Institut
Hellbrunnerstr. 3
5020 Salzburg Austria

*Platt-Rohloff, Liane
Institut für Zoologie
AG Protozoologie
Königin-Luise-Str. 1-3
14195 Berlin

*Plattner, Helmut
Biologische Fakultät
PF 5560
78434 Konstanz

*Radek, Renate
Institut für Zoologie
AG Protozoologie
Königin-Luise-Str. 1-3
14195 Berlin

*Risse, Hans-Jörg
Institut für Veterinär-Biochemie
Oertzenweg 19b
14163 Berlin

Rösel, Joachim
Institut für Zoolgie
AG Protozoologie
Königin-Luise-Str. 1-3
14195 Berlin

*Röttger, Rudolf
Institut für Allgemeine
Mikrobiologie
Am Bot.Garten 9
24118 Kiel

Rohloff, Lutz-H.
Institut für Zoologie
AG Insektenparasitologie
Königin-Luise-Str. 1-3
14195 Berlin

*Saatkamp, Jens
Lehrstuhl für Allgemeine
Zoologie & Neurobiol.
ND 6/25-30
44780 Bochum

Santos, Isabella
Zoologisches Institut
Spezielle Zoologie
Auf der Morgenstelle 28
72076 Tübingen

Scheffel, Ulrike
Max-Planck-Institut für
Limnologie
PF 165
24302 Plön

*Schermuly, Gabriele
Zoologisches Institut
Exptl. Morphologie
Weyertal 119
50931 Köln

*Schlegel, Martin
Institut für Zoologie
Spezielle Zoologie
Talstr. 33
04103 Leipzig

*Schmahl, G.
Lehrstuhl für Spezielle
Zoologie & Parasitologie
PF 102148
44780 Bochum

*Schmidt, Helmut J.
Institut für Allgemeine
Zoologie & Genetik
Schloßplatz 5
48149 Münster

Schneider, Dieter
Fachbereich Zoologie
AG Heinig
Auf den Lahnbergen
35032 Marburg

*Schönborn, Wilfried
Institut für Ökologie
AG Limnologie
Winzerlaer Str. 10
07745 Jena

Schröter, Dagmar
Institut für Zoologie
Kopernikusstr. 16
52056 Aachen

*Slopianka, Egon
Alte Molkerei 4e
26810 WOL-Ihrhove

*Spindler, Michael
Institut für Polarökologie
Wischhofstr. 1-3
24148 Kiel

Stechmann, Alexandra
Institut für Zoologie
Spezielle Zoologie
Talstr. 33
04103 Leipzig

*Steinhagen, Dieter
FB Fischkrankheiten
& Fischhaltung
Bünteweg 17
30559 Hannover

Stock, Christian
FB Biologie/Chemie
Barbarastr. 11
49069 Osnabrück

Strüder-Kypke, M.
Institut für Zoologie
AG Protozoologie
Königin-Luise Str. 1-3
14195 Berlin

Strzelczyk, Petra
Institut für Zoologie
Spezielle Zoologie
Talstr. 33
04103 Leipzig

*Tiedtke, Arno
Institut für Allgemeine
Zoologie & Genetik
Schloßplatz 5
48149 Münster

Tietze, Dagmar
II. Zoologisches Institut
Berliner Str. 28
37073 Göttingen

*Uhlig, Gotram
Zu den Brüchen 3
59427 Unna

*Ullrich, Petra
Lehrstuhl für Allg.
Zoologie & Neurobiol.
ND 6/25-30
44780 Bochum

Vank, Christiane
Lehrstuhl für Allg.
Zoologie & Neurobiol.
ND 6/25-30
44780 Bochum

*Voß, Hans-Jürgen
Privates Institut
Am Dornbusch 42
46244 Bottrop

*Wanner, Manfred
Institut für Zoologie
Kopernikusstr. 16
52056 Aachen

*Weisse, Thomas
Max-Planck-Institut für
Limnologie
PF 165
24302 Plön

*Widera, Jörg
Institut für Ökologie
PF 103764
45117 Essen

*Zimmermann, Heike
Institut für Hydrobiologie &
Fischereiwissenschaft
Zeiseweg 9
22159 Hamburg

Hauptvorträge

Christian Gottfried Ehrenberg (1795-1876): glimpses into the personal life of this most exemplary early protistologist

John O. Corliss
P. O. Box 13191, Albuquerque, New Mexico, 87192, USA

Summary

The great German protozoologist of the first half of the 19th century, **Christian Gottfried Ehrenberg**, was born near Leipzig in the little town of Delitzsch, in 1795. The present brief biography stresses aspects of his personal life, a full and active one culminating in his death at the age of 81, in Berlin. He received a medical degree from the University of Berlin at the age of 23, but he never practiced medicine; rather, he preferred a career as a naturalist and, especially, as a botanist and zoologist. Except for two or three quite lengthy collecting expeditions (during the decade 1820-1830) to North Africa, the Near East, and Russia and Siberia, Ehrenberg seldom again left Berlin for any long period of time after reaching the age of 35. He was twice married; and, in his old age, his daughter Clara was his closest companion and scientific assistant. Of an engaging personality, he was popular with people of all classes; he seemed delighted to explain and interpret natural phenomena in ways understandable to commoners of the time, while also enjoying the favor of the royal court. He was a gifted scholar and an indefatigible worker until the end of his long career. Although some of his conceptual ideas were later rejected, Ehrenberg must be heralded as the founder of modern taxonomic protozoology. His major works are still cited today. He received many honors during his lifetime, and his distinguished name will be forever honored in the annals of protozoology.

Introduction

Christian Gottfried Ehrenberg was born on Easter Sunday, 19 April 1795, in the town of Delitzsch, Germany, in a house, on Hallesche Straße, the facade of which is still standing today (Fig.1). His monumental contributions to the biological field of study known for the past century as protozoology or protistology are highly worth celebrating on this 200th birthday of his. It is

sometimes difficult today to appreciate the great scarcity of information available on microorganisms of any kind in the time of Ehrenberg. Even the words protozoology, microbiology, protozoa, algae, and bacteria did not exist, in any language, in those times. And it is far easier to add information to an area of science than to found that field in the first place, which is essentially C. G. Ehrenberg's lasting claim to fame – that is, establishing the field of taxonomic protozoology (although it is true that he had several distinguished predecessors as astute observers of protozoa, notably Antony van Leeuwenhoek, Louis Joblot, and, above all, Otto Friderich Müller (Corliss 1978-1979, 1986, 1992)).

Other colleagues publishing in this volume (e.g., see Foissner in this volume, Hausmann in this volume) address the topics of Ehrenberg's major taxonomic discoveries in the world of the Infusoria sensu lato (including descriptions of 350 new species, replete with nomenclatural details) and of his outstanding conceptual contributions, especially those concerned with the organization of the protozoan body. The latter ideas embrace his celebrated „Polygastrica Theory", in which he considered protozoa and many algae to be not cells but metazoa in miniature (the long-lasting effect of this notion has been reviewed in Corliss 1989). These two subjects are also repeatedly covered in the literature of the past 118 years (e.g., see such scattered papers, books, and notes as these: Bolling 1976, Bütschli 1887-1889, Churchill 1989, Cole 1926, Corliss 1978-1979, 1979, 1992, Dobell 1923, Hanstein 1877, Kent 1880, Laue 1895, Lopez-Ochoterena & Madrazo-Garibay 1979, Nordenskiold 1928, Woodruff 1938, Zölffel & Hausmann 1990). Less frequently does one find information on his non-scientific life (although see Bolling 1976, Dobell 1923, Hanstein 1877, Laue 1895, Zölffel & Hausmann 1990).

Thus, my objective here is to attempt to present a few glimpses into the personal life of this great giant among giants in the early years of protozoology, emphasizing more intimate biographical facts rather than the impact of his ideas and his taxonomic works on subsequent developments in the field. Yet, in the space available to me, I can mention only selected highlights of his long life and busy career. And, of course, one cannot completely separate his scientific activities from various aspects of his more private life.

Early years of his life

As mentioned above, Christian Gottfried was born on an Easter Sunday, in April 1795. His father was a municipal official; his mother, the daughter of the innkeeper at „The Red Lion", a inn no longer standing in Delitzsch. Sent to the well known Schul-Pforta, near Naumburg, the young man had a classical

education typical of the times. He excelled in foreign languages, but always seemed to have enough free hours to study natural history in the countryside surrounding his home town.

At the age of 20, he was sent by his father to Leipzig University to study theology. Not happy in such a field, he got out of it (but with the penalty of having to deliver a formal sermon!) and traveled to Berlin to take up medicine. After two short years at the University there, he received his medical degree. His inaugural dissertation was concerned with various fungi that he had collected around Berlin. He never practiced medicine, but soon became recognized as an authority in botany and zoology. He was a rather fetching young man (Fig. 2) with an engaging personality, and he always cut a fine figure in formal attire.

Ehrenberg's early, as well as subsequent, studies on fungal organisms, interestingly enough, served as one of the reasons he became so popular with the vast non-scientific populace throughout Germany. In those days, a good deal of superstition surrounded mysterious „signs" which we know today to have been such simple things, as, for example, bread or communion wafers that had become moldy. People believed, when the coloring was red, that it represented blood – and divine blood at that. They even worried about „red snow," until the latter phenomenon was revealed by the inquisitive young Gottfried as being caused by a bloom of algae. Still another superstition was related to the awesome lighting up, at certain seasons, of the waters of the sea, when a ship's prow plowed through them. The natural scientist of Delitzsch came to the rescue once again, disposing of the sailors' worrisome fears by identifying the phosphorescence as being caused by minute living organisms, including dinoflagellates.

Knowledgeable in meteorology as well as biology, Ehrenberg was also able to explain to people about different kinds of winds and how they could deposit microorganisms (via cysts and spores) onto local soils and waters from far distant lands. Thus was he able to placate various of the people's superstitious beliefs and terrors and gain their trust: he was performing a valuable public service generally not rendered by scientists of the time.

Having called Christian Gottfried Ehrenberg a „giant among giants," I must nevertheless remind the reader that, no matter how imposing a figure he presents in his portraits, with all his medals, etc. (e.g., see Figs. 3–4, 7–8), the man was in fact not particularly physically impressive in life. He stood scarcely five feet (= 150 cm or 1.5 m) in height and was graced with „benevolent and almost childlike features" (Dobell 1923). At the age of three, he suffered from small pox, leaving his face a bit scarred. He always stood up when peering through his fairly primitive (even for the times) monocular

microscope, one that he first used as a premedical student and refused to replace with a later higher-powered model in subsequent years. He favored dress clothes for everyday wear, complete with top hat. In later life, he had cataracts in both eyes; an operation in 1867, nine years before his death, helped but little, if any. He grew to depend heavily on his ever-loving youngest daughter Clara, who even, on occasion, made microscopical observations on his behalf.

Years of satisfying his wanderlust

At the still tender age of 25, restless with wanderlust, Ehrenberg and a young botanical friend, W. F. Hemprich, accepted an invitation to go on a lengthy archeological trip to the Near East („West Asia") and North Africa as the expedition's naturalists. In many ways, the entire venture was a miserable failure; poor Hemprich even died of fever (in his friend's arms) along the coast of Ethiopia. Gottfried himself became seriously ill twice from „swamp fever" (no doubt malaria) and finally had to return, by a tortuous route, to Berlin, arriving home some six years after the beginning of his extended trip (the official archeological expedition had returned long before), only to learn that his father had passed away during his absence. On the other hand, the thousands of specimens so industriously collected (especially from the Red Sea) were considered invaluable; and the royal family, as well as hundreds of commoners at all levels of society, hailed his far travels as an immense success. Newspapers treated Ehrenberg as a hero. Yet goodly numbers of the specimens were either lost or ruined or sent out to various naturalists (after slow reception by post) who were rivals of the indefatigible man from Delitzsch with respect to amassing impressive collections of such materials. Nevertheless, Gottfried was already enjoying widespread fame by the age of 30, a good dozen years before the appearance of his immense folio on infusorians as complete or perfect organisms (Ehrenberg 1838), his crowning accomplishment as far as protozoology proper is concerned (Bütschli 1887-1889, Cole 1926, Dobell 1925, Kent 1880, Nordenskiold 1925, Woodruff 1938). Two tales might be told, albeit very briefly, of interesting adventures experienced during the fateful journey referred to above. One concerns a side trip that Ehrenberg and Hemprich made while on the Sinai peninsula. They came across an old monastery in the mountains there and were invited to stay for a day or two. But when the head of the order learned that our scholar could read the old inscriptions on ancient parchments better than the monks (who presumably had toiled over the scrolls for years) themselves could, the warmth of their host's hospitality quickly cooled! On another, later occasion, some time after Hemprich's untimely demise, when Ehrenberg himself fell ill for the second time, he managed to find a ship that transported him as far as Cairo. But from there across the vast Sahara Desert, he was obliged to travel for days strapped onto a camel's back! Eventually, with the help of some friends, he reached Trieste and, weeks later, Berlin. How he subsequently lived to the ripe old age of 81 remains a bit of a mystery: he must have enjoyed a very strong constitution and possessed a great deal of stamina.

Middle years of his life

Apparently, Ehrenberg's wanderlust became quite satisfied in due time, and he seldom traveled out of Berlin after his youthful years. A major exception, however, was his joining, on invitation again, a most enlightening excursion through Russia and Siberia, a trip organized in 1829 by the greatest natural philosopher of the times, Alexander von Humboldt, a highly distinguished German scientist some 26 years Ehrenberg's senior. Gottfried did make other – but very brief – trips out of the country, mostly to receive medals or other such honors (he became member of some 70 learned societies over his lifetime!). Paris and London were visited several times; and, on his last trip to England (in 1847), he made the personal acquaintance of young Charles Darwin (and even met Queen Victoria, who later was said to have described him in rather unflattering tones as „a typical German," at Cambridge University), although he never accepted or supported Darwin's theory of evolution. Incidentally, he was also opposed to the cell theory, being developed at that time in his own country. And Ehrenberg steadfastly refused to believe that microorganisms could ever be implicated as causative agents of diseases in humans. On the other hand, his had always been an important early voice against the theory of abiogenesis („spontaneous generation"), a hypothesis still persistently popular in many circles during much of the 19th century.
At the age of 36, to go back a bit in time, Ehrenberg married young Julie Rose, a daughter of the Danish consul at Wismar. Following her death, some dozen years later, he next married a niece of the well-known chemist Mitscherlich. With Julie, he had had five offspring, four daughters and a son, his only children. In his old age, as mentioned above, his devoted youngest daughter Clara became his closest companion and helper, even in his scientific work. One is touchingly reminded here of Antony van Leeuwenhoek's faithful daughter Maria who, about 150 years earlier, had played a very similar role in the life of her aging father (Corliss 1975, Dobell 1932).

Major scientific contributions

In Berlin, for some years Ehrenberg labored over production of his masterpiece of 1838 (Ehrenberg 1838), as mentioned above (see frond cover). He was an

excellent draftsman as well as learned in languages. Recall that his oversized, 548-page tome was written in Latin, French, and German, and that he prepared all the figures himself! The accompanying atlas consisted of 64 colored plates, some of which are still today to be found reproduced in books and papers or even on the covers of modern scientific journals (e.g., the March 1993 cover of the *Molecular Biology of the Cell;* and see Figs. 5, 6). His drawings of ciliated protozoa are particularly striking, accurate in many details. Beyond the monograph, Ehrenberg also spent many years on, but never quite finished, his systematic analyses of the plant and animal specimens collected during the (otherwise) nearly disastrous Eastern expedition. He was kept busy, too, publishing other (shorter) papers, lecturing on non-medical subjects to botanists, zoologists, and geologists, stubbornly arguing with critics over his Polygastrica Theory (which he never abandoned), and giving popular demonstrations at the royal palace. It was some years later that he published his major contributions on fossil organisms, including protists (see below).

Later years of his life

Although made a Professor in the medical faculty in 1839, Ehrenberg took little interest in medicine *per se*. He was Dean of the Faculty on occasion and even became Rector of the entire University some years later. But he enjoyed most working on his natural history collections. A cheerful and empathetic soul with an engaging personality, he nevertheless preferred laboring alone: he developed no particular „school" or following of students. Still, no one could help but admire the unflagging industry of this scholarly and tireless scientist, and he had many friends and supporters (as well as, however, not a few detractors).

It is unfortunate that so many historians of science, including even that great „architect of protozoology" (Dobell 1951), Otto Bütschli of Heidelberg, seem to have overlooked Ehrenberg's basic scientific contributions to the previously practically nonexistent field of paleoprotistology (Bütschli 1887–1889). Indeed, I consider him to be the founding father of that field (Corliss 1992). A prolific writer, as always, his first monograph in that broad area was entitled „*Mikrogeologie*" (Ehrenberg 1854), published 16 years after his „*Infusionsthierchen*" and containing 193 pages of text. In 1873 and 1876 (the latter date the year of his death), a total of 191 more pages appeared on similar subjects (Ehrenberg 1873, 1876). We must keep in mind that Ehrenberg was, amazingly, a geologist, geographer, meteorologist, archeologist, and even anthropologist as well as an accomplished bacteriologist, protistologist, botanist, and zoologist! To this list one might add a linguist of note, a poet, and

an artist: a true scholar to the core. His biological field of expertise, it should be realized, was primarily in systematics (α-taxonomy), with collecting, identifying, and cataloguing his principal activities, whether the organisms involved were bacteria, protists, plants, animals, or fungi. (Foissner in this volume). It is said that he preferred to think of himself as more of a natural philosopher or philosophical generalist; but history has not agreed with him in that respect. At the same time, it is grossly unfair to Ehrenberg's industry and continued productiveness in later life to say that not long after appearance of his 1838 monograph, when he was 43 years old, „he withdrew entirely from all research work" (Nordenskiold 1928).

Final year and his many honors and tributes

Active until the end of his life, Professor Ehrenberg died peacefully on 27 June 1876, a scant two months following his 81st birthday. A loner in his scientific work, as mentioned above, he left no students to carry on in his stead. Recognized throughout the world of the day as a naturalist and as a protozoologist sensu lato, he enjoyed many decorations, honors, and prizes bestowed in recognition of his great achievements (see list in Laue 1895). I wonder if perhaps the Leeuwenhoek Medal was not his most prized one? He became a member of the Berlin Academy at the age of 32, and of the Royal Society of London, as a Foreign Member, 10 years later. When he was 65 years old, the esteemed Institut de France honored him with membership, despite his polemics with their own celebrated protozoologist of the time, Félix Dujardin, an arch rival indeed with respect to their competing schemes of overall protozoan classification and Ehrenberg's dubious theory of miniature organs within the bodies of protists.

The year following Ehrenberg's passing, botanist J. Hanstein issued a long – and a second somewhat shorter (cited here: Hanstein 1877) – obituary notice on the great scientist, who was his father-in-law. Nearly 20 years later, another kinsman, Max Loue, using notes carefully kept by the ever-faithful daughter Clara, also published a very comprehensive biography of this early founding father of protozoology, including a complete list of all of Ehrenberg's publications and diverse honors (Laue 1895).

To conclude this brief historical sketch on a more personal note, I was deeply touched, in September of 1991, when I was given the rare opportunity, as a resident of the Southwest of the United States of America, of visiting the cemetery in the eastern section of the city of Berlin, Germany, where Ehrenberg's grave is still to be found (Zoellel & Hausmann 1990) (Figs. 9,10). I gazed with awe upon the simple granite stone, in silence paying my respects to an exemplary „philosopher in little things" (Woodruff 1938), a

person known to me only through his prolific protistological publications of some 150 years earlier. It may be fitting to recite here the inscription found on his gravestone and now on the memorial silver „200th birthday" coin struck by the city of Delitzsch as well, lines originally composed by Christian Gottfried Ehrenberg himself: „Der Welten Kleines auch ist wunderbar und groß, und aus dem Kleinen bauen sich die Welten."

Acknowledgments

I am indebted to Prof. Dr. Klaus Hausmann of Berlin for the figures used in this paper, for his guiding me to Ehrenberg's grave site in 1991, and for his general counsel and encouragement during the course of my investigation into details in the life of this great early protistologist. I wish to thank my daughter Joan C. Bartel of Toronto, Canada, for her aid in translating certain difficult (for me!) passages in Hanstein's paper of 1877. Finally, I must mention my special gratitude to the Deutschen Gesellschaft für Protozoologie and the Freie Universität Berlin for providing me with the financial support that made possible the long trip from America to Germany in early March 1995, and to Bürgermeister Heinz Bieniek for so graciously extending to me the warm hospitality of his lovely city of Delitzsch during my memorable visit there.

References

Bolling, R. (1976): Das Leben und das Werk Christian Gottfried Ehrenbergs. Veröffentlichungen zur Delitzscher Geschichte, 8: 9-70.

Bütschli, O. (1887-1889): Protozoa. Abt. III. Infusoria und System der Radiolaria. In: Bronn, H.G. (ed.): Klassen und Ordnung des Thier-Reichs. C. F. Winter, Leipzig, 1, pp. 1098-2035.

Churchill, F. B. (1989): The guts of the matter. Infusoria from Ehrenberg to Bütschli: 1838-1876. J. Hist. Biol., 22: 189-213.

Coll, F. J. (1926): The history of protozoology. University of London Press, London.

Corliss, J. O. (1975): Three centuries of protozoology: a brief tribute to its founding father, A. van Leeuwenhoek of Delft. J. Protozool., 22: 3-7.

Corliss, J. O. (1978-1979): A salute to fifty-four great microscopists of the past: a pictorial footnote to the history of protozoology. Pts I, II. Trans. Amer. Microsc. Soc., 97 (1978): 419-458; 98 (1979): 26-58.

Corliss, J. O. (1979): The ciliated protozoa: characterization, classification, and guide to the literature. 2. ed. Pergamon Press, Oxford and New York.

Corliss, J. O. (1986): The 200th anniversary of „O.F.M., 1786": a tribute to the first comprehensive taxonomic treatment of the protozoa. J. Protozool., 33: 475-478.

Corliss, J. O. (1989): The protozoon and the cell: a brief twentieth-century overview. J. Hist. Biol., 22: 307-323.

Corliss, J. O. (1992): Historically important events, discoveries, and works in protozoology from the mid-17th to the mid-20th century. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat., 42 (1991): 45-81.

Dobell, C. C. (1923): C. G. Ehrenberg (1795-1876). A biographical note. Parasitology, 15: 320-325.

Dobell, C. C. (1932): Antony van Leeuwenhoek and his „little animals." Swets & Zeitlinger, Amsterdam.

Dobell, C. C. (1951): In Memoriam. Otto Bütschli (1848-1920), „architect of protozoology." Isis, 42: 20-22.

Ehrenberg, C. G. (1838): Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Leipzig.

Ehrenberg, C. G. (1854): Mikrogeologie. Voss, Leipzig.

Ehrenberg, C. G. (1873): Mikrogeologische Studien über das kleinste Leben der Meeres-Tiefgründe aller Zonen und dessen geologischen Einfluss. Abh. Akad. Wiss. Berlin, (1872): 131-397.

Ehrenberg, C. G. (1876): Fortsetzung der mikrogeologischen Studien, als Gesamt-Uebersicht der mikroskopischen Paläontologie gleichartig analysierter Gebirgsarten der Erde, mit specieller Rücksicht auf den Polycystinenmergel von Barbados. Abh. Akad. Wiss. Berlin, (1875): 1-225.

Hanstein, J. (1877): Ehrenberg, Christian Gottfried... Allg. Deutsche Biogr., 5: 701-711.

Kent, W. S. (1880): A manual of the infusoria. Vol. 1. David Bogue, London.

Laue, M. (1895): Christian Gottfried Ehrenberg. Ein Vertreter deutscher Naturforschung im neunzehnten Jahrhundert, 1795- 1876. Berlin.

Lopez-Ochoterena, E. & Madrazo-Garibay, M. (1979): La contribución de C. G. Ehrenberg al conocimiento de los protozoarios de vida libre de México. An. Inst. Biol. Univ. Nat. Autón. México, 50, ser. Zoología (1): 739-742. [Reprinted in: Rev. Soc. Mex. Hist. Nat., 42 (1991): 391-393].

Nordenskiold, E. (1928): The history of biology. A. A. Knopf, New York.

Segura Vernis, L. R. (1992): Christian Gottfried Ehrenberg: su publicación de 1841 y las especies de foraminíferos de México nombradas por él. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat., 42 (1991): 7-11.

Woodruff, L. L. (1938): Philosophers in little things. Univ. Okla. Bull., No. 729: 21-33.

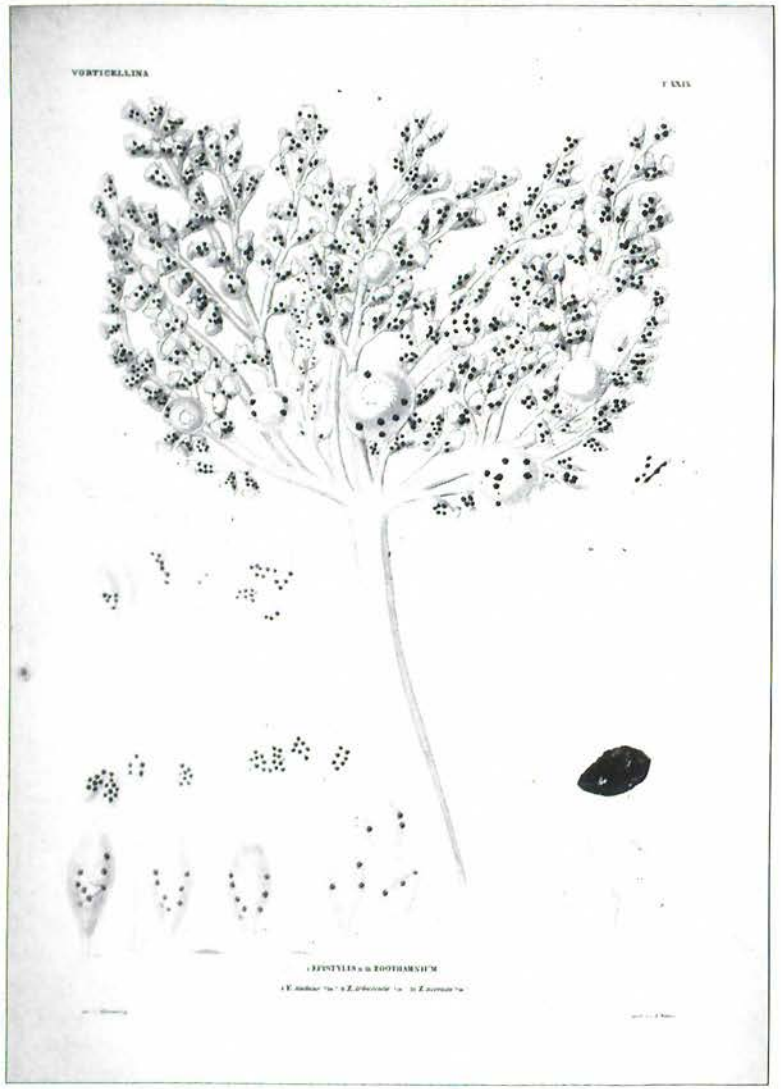
Zoller, M. & Hausmann, K. (1990): Christian Gottfried Ehrenberg, ein großer Protozoologe im 19. Jahrhundert. Mikrokosmos, 79: 289-295.

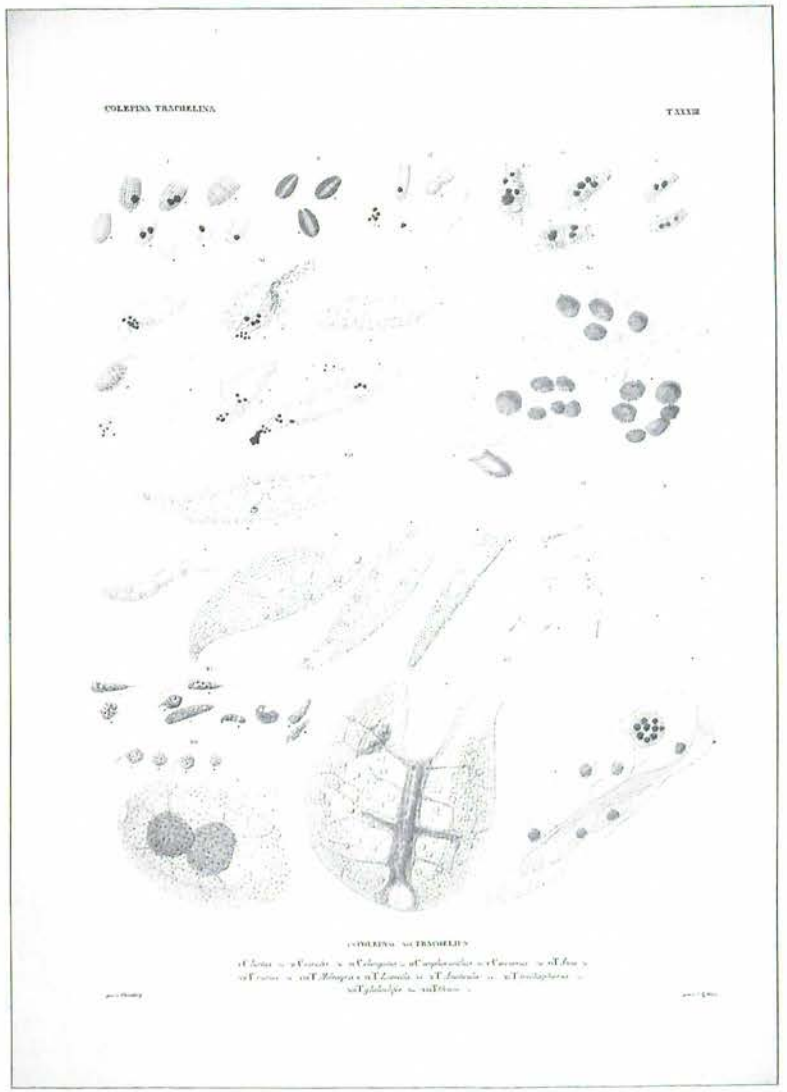
Fig. 1
The birthplace of Christian Gottfried Ehrenberg, on Hallesche Straße, Delitzsch, Germany.

Fig. 2
Dr. C. G. Ehrenberg as a young investigator.

Fig. 3
Portrait (by J. J. Schmeller) of Professor Ehrenberg in the year 1838.

Fig. 4
Portrait of the year 1842.





Figs. 5, 6 Plates of figures from Ehrenberg's 1838 Atlas.

Fig. 7
Relief of gravestone (the most common one).

Fig. 8
Photograph of Ehrenberg at age 74, seven years before his death.

Fig. 9
Photograph at the cemetery in (East) Berlin, where C. G. Ehrenberg is interred

Figs.10
The author photographing the simple granite stone

How to become an unforgettable taxonomist: Christian Gottfried Ehrenberg (1795-1876) reevaluated

Wilhelm Foissner
Universität Salzburg, Institut für Zoologie, Hellbrunnerstraße 34, A-5020 Salzburg, Austria

Why is C. G. Ehrenberg still remembered by so many taxonomists even today? This brief attempt at answering the question is based on a lecture held at the 14th annual meeting of the German Society of Protozoologists in Delitzsch (Germany), Ehrenberg's birthplace, in celebration of his 200th birthday. Other aspects of his life and scientific career are treated in Bolling (1976), Zolffel & Hausmann (1990), and in the contributions by Corliss and Hausmann (this volume).

Ehrenberg's life and work are a stimulating example of the rewards of diligence, conscientiousness, integrity and, to a certain extent, seclusion. While many of his contemporaries wasted their time on bickering and pretty intrigues, Ehrenberg worked, and it is his name that has lived on, the others are forgotten.

Ehrenberg published hundreds of original papers and three giant monographs during his long and busy life. The „Symbolae physicae" (1828), an unfinished édition deluxe comprising several volumes, summarize the results of his two collecting expeditions to North Africa and the Near East, two regions which were still poorly explored at the time. These books contain, inter alia, descriptions and beautiful coloured figures of new and rare invertebrates and vertebrates. In his second monograph, „Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen", Ehrenberg (1838) summarized his studies on the „animalcula infusoria". This voluminous, and in every sense of the word, huge (19 x 13 inches!) monograph, well known to all protistan taxonomists, contains 64 hand-coloured copperplates showing 553 infusorians and 170 rotators. Ehrenberg's (1854) third, final and equally monumental monograph was on microfossils collected worldwide and is based on 10,000 (!) slides, which are still maintained today. It includes 41 copperplates with 4000 figures, and is well known especially among paleontologists and diatom scientists.

There are, I believe, four reasons why Ehrenberg, the taxonomist, has become unforgettable:

1) Ehrenberg was one of the first professional protistologists with a firm and reputable academic position. There was, in fact, only one comparable precedessor, viz. O. F. Mueller (1786). Both profited from the unique opportunity to discover the still almost unknown microscopic world, including even very common genera like the diatoms *Amphora* and *Cocconeis* and the ciliates *Carchesium* and *Nassula*, simply because they were the first who studied these „animalcules" more carefully and from a scientific point of view. As far as I know, nobody has ever tried to count the number of new species and genera Ehrenberg described. They certainly number several thousand, encompassing practically all protists, like green algae, diatoms, ciliates, and flagellates. As an example, about 15 % (= 120) of the diatom genera known were discovered by Ehrenberg (Round et al. 1990).

2) Ehrenberg was a master at making accurate drawings showing only the things he actually saw, which is much more difficult than most people think! Furthermore, he had an artistic hand and usually illustrated each species with a multitude of lively figures, often making species recognizable simply by comparing the microscope view with his figures, much as in the monographs by F. Stein and A. Kahl, two of Ehrenberg's famous successors. A typical example is *Aspidisca turrita* (Figs. 1–3).

3) Ehrenberg was not only an excellent observer but also a giant of a monographer. He assessed and reviewed the literature published between 1700 and 1850 so carefully that later workers often used his monographs as the actual point of original reference. Indeed, Ehrenberg introduced a quality of revisions rarely found in the earlier, later, or even modern protozoological literature! Unfortunately, protozoologists today rarely produce revisions whose quality is comparable to the standard generally found, e. g. among botanists. Some obviously do not even know the simplest nomenclatural procedures and have little understand of how new species are to be properly described. It might therefore be useful to show how Ehrenberg went about it well over a century ago. First, the literature and synonymies are not merely mentioned but also carefully discussed. Second, the literature used for each species is clearly listed at the head of the description. Third, citation of literature is extremely accurate; I have rarely found a mistake! Anybody who has ever put together a voluminous list of references knows how difficult a task this is. Fourth, each species is characterized by a short, clear diagnosis. Unfortunately, this is still far from common in modern protozoological literature, where diagnosis (if any!) and description are frequently intermingled. Fifth, most of Ehrenberg's descriptions are characterized by his sincerity and integrity

based on profound and conscientious research both in the field and in the literature. Ehrenberg was neither a „splitter" nor a „lumper", nor did he „overlook" earlier descriptions or found new species on poor, old descriptions. Unfortunately, the same cannot always be said for previous, later, and even contemporary taxonomists. There are colleagues who will take 10 poorly described species from the literature and blithely make 10 new genera from them. Such practices certainly have contributed to the great loss of reputation of taxonomy over the past hundred years.

4) Having stated three steps along Ehrenberg's road to becoming an unforgettable taxonomist, let it be said that the fourth is not only inherent in all three, but probably the *prima causa:* diligence. Ehrenberg must have been an extremely busy worker, even considering his longevity, to prepare over 5000 figures and an almost equal number of text pages!

Ehrenberg, who was dean of the Berlin University several times, knew the significance of diligence to science. In one of his inaugural addresses he called upon the students to „fight the difficulties courageously, from wherever they may come, create talent by diligence, because talent springs from diligence. Where diligence and independent thinking are combined, there is hope that genius will conjoin to impart the true blessing!"

This encouraging view, expressing my own feelings, would seem to be an appropriate point on which to close these brief deliberations on the work of C. G. Ehrenberg, a great scientist and lover of the microscopic world.

References

Bolling, R. (1976): Das Leben und das Werk Christian Gottfried Ehrenbergs. Veröff. Kreismuseum Delitzsch, 8: 9-70.

Ehrenberg, C. G. (1828): Symbolae physicae, seu Icones et Descriptiones corporum naturalium novorum aut minus cognitorum, quae ex itineribus per Libyam, Aegyptum, Nubiam, Dongolam, Syriam, Arabiam et Habessiniam. 9 Volumes. Mittler, Berlin.

Ehrenberg, C. G. (1838): Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur. Voss, Leipzig, 548 pp.

Ehrenberg, C. G. (1854): Mikrogeologie. Das Erden und Felsen schaffende Wirken des unsichtbar kleinen selbständigen Lebens auf der Erde. Voss, Leipzig, 374 pp.

Foissner, W. (1994): Die Chinesenmütze (*Aspidisca turrita*) – ein seltsames Wimpertierchen. Mikrokosmos, 83: 175-179.

Mueller, O. F. (1786): Animalcula Infusoria Fluviatilia et Marina, quae Detexit, Systematice Descripsit et ad Vivum Delineari Curavit. Mölleri,

Hauniae, 567 pp.
Round, F. E., Crawford, R.M. & Mann, D.G. (1990): The diatoms. Cambridge Univ. Press, Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney, 747 pp.
Zoelffel, M. and Hausmann, K. (1990): Christian Gottfried Ehrenberg, ein großer Protozoologe im 19. Jahrhundert. Mikrokosmos, 79: 289-296.

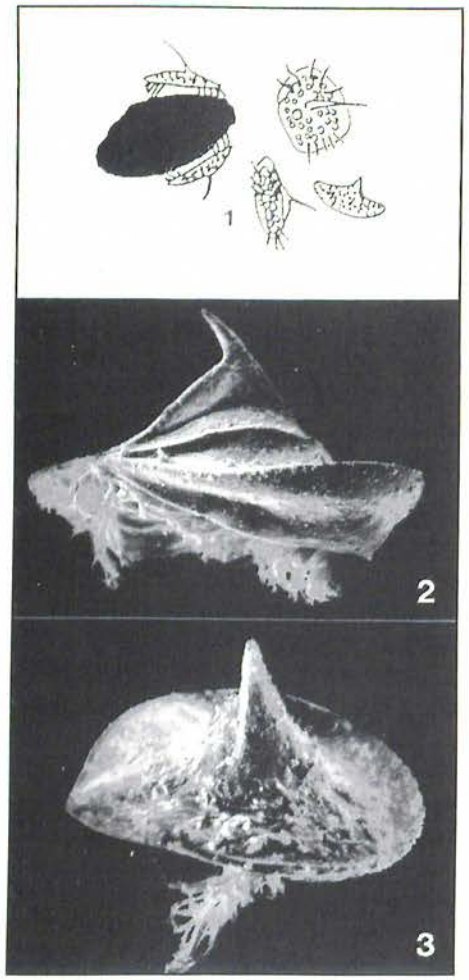


Fig. 1-3: *Aspidisca turrita* (Ehrenberg, 1851). 1: Original drawing from Ehrenberg (1838). This „Life-view" shows not only the typical dorsal thorn, but also the characteristic climbing on detritus particles. — 2, 3: New scanning electronmicroscopic pictures from *A. turrita* (from Foissner 1994) showing how striking Ehrenberg draw this species which is only 50 µm long.

Christian Gottfried Ehrenbergs „Vollkommene Organismen"

Klaus Hausmann
Freie Universität Berlin, Institut für Zoologie, AG Protozoologie, Königin-Luise-Str. 1-3, D –14195 Berlin

Die für Protozoologen zentrale Veröffentlichung aus dem Schaffen von Christian Gottfried Ehrenberg ist sicherlich das 1838 im Verlag von Leopold Voss, Leipzig, „Buchhändler der königlichen Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg", erschienene Werk „Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. – Ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur." Es ist im Folioformat angelegt, umfaßt, das einseitige „Verzeichniss der Druckfehler und einige Verbesserungen" einbezogen, 548 Seiten und wird durch einen „Atlas von vier und sechzig colorierten Kupfertafeln, gezeichnet vom Verfasser", illustriert (Abb. 1).
Dieses, allein von seinem äußeren Erscheinungsbild her schon überaus eindrückliche Prachtwerk fasziniert sofort beim ersten Aufblättern. Bevor der eigentliche Text beginnt, wird der Königlichen Hoheit, Friedrich Wilhelm, Kronprinz von Preussen, die gebührende Referenz erwiesen (Abb. 2). Von (zumindest schriftlich niedergelegter) tiefster Dankbarkeit und Verehrung geleitet, wurden wortreiche Sätze formuliert, mit denen die heute weltweit üblichen „Acknowledgements" wissenschaftlicher Arbeiten den Geldgebern gegenüber aber auch gar nichts mehr gemeinsam haben.
In der Vorrede listet Ehrenberg 21 Eigenschaften auf, die man seinerzeit den Einzellern zuschrieb:

1) Eine mutterlose Entstehung aus unorganischen Urstoffen oder aus faulen organischen Theilen.
2) Eine zufällige Form aus spielendem Uebermuth der bildenden Naturkraft.
3) Ein Bestehen ohne zusammenhaltende Oberfläche, ohne Haut.
4) Ein grenzenloser proteischer Formenwechsel des Körpers.
5) Eine Verwandlung, Metaschematismus, aller in alle andern Infusorienformen.

6) Ein Verwandlung derselben durch äussere Einflüsse in Pflanzen.
7) Ein Verschmelzen kleiner zu grösseren Formen durch Aneinanderreihen (Juxtaposition) mit oder ohne Zutritt einer gemeinsamen Oberhaut.
8) Ein einfaches Heranwachsen von Infusorienhaufen zu den Formen der wahren Pilze, Schimmel und Flechten.
9) Zusammensetzung aller Thiere und Pflanzen, ja des Menschen selbst aus einem Haufen von lebenden Infusorien.
10) Entwickelung aller Pflanzen und Thiere, auch des Menschen, aus einzelnen Spermatozoën.
11) Tragen von frei um ihre Axe rasch bewegten Rädern.
12) Bewegung ganz ohne Bewegungsorgane.
13) Ernährung ohne gesonderte Ernährungsorgane durch Aufsaugen, wie Schwamm oder Löschpapier.
14) Fortpflanzung ohne alle Befruchtung und Eibildung.
15) Besitz von Entwürfen, unvollendeten Scheinorganen, anstatt wahrer Organe.
16) Einschachtelung fünffacher und selbst aller Generationen der Organismen aller Zeiten ineinander, ja aller Menschen von ADAM an bis auf den einstigen letzten in einander und in ein erstes Infusorium.
17) Unverbrennlichkeit und Leben im Feuer und Licht.
18) Unzerstörbarkeit durch electrische Funken.
19) Leben im luftleeren Raume.
20) Zaubernde Wirksamkeit in die Ferne.
21) Wirkliches Wiederaufleben nach dem wirklichen Tode.

Es war ausgesprochenes Bestreben Ehrenbergs, zumindest etliche dieser meist durch nichts begründeten Behauptungen zu hinterfragen und nach dem damaligen Wissensstand zu bestätigen oder aber richtigzustellen. Nach dieser Vorrede werden in Art einer Zusammenfassung 30 Thesen aufgeführt, die im Verlaufe des Buches behandelt werden sollen. Aufgegriffen seien die folgenden, die auch noch heute eine gewisse Bedeutung haben:

1. Alle Infusorien sind hochorganisierte Organismen.
3. Viele Infusorien sind Kosmopoliten, also weltweit anzutreffen.
4. Andere sind aber auf bestimmte geographische Bereiche beschränkt.
5. Sie sind winzig klein.
6. Sie verursachen Wasserblüten.
7. Sie verursachen Meeresleuchten.
10. Die Infusorien haben die in der gesamten organischen Natur grösste zeugende Kraft.

11. Es liegt eine Selbstteilung vor, die gewissermassen an Unsterblichkeit und ewige Jugend grenzt.
15. Wahrscheinlich sind Sumpffieber, Pest und Cholera keine protozoären Erkrankungen.
16. Infusorien sind, soweit die Beobachtungen reichen, schlaflos.
19. Die Infusorien haben selbst Läuse und Eingeweidewürmer, und die Läuse der Infusorien haben wieder erkennbare Läuse.
20. Es gibt Winterschlaf durch Trocknis aus Frost und Sommerschlaf durch Trocknis aus Wärme. Aber wahrscheinlich liegen sie nur ohne Schlaf und Starrheit in Trägheit.
26. Es gibt keine Urzeugung.
30. Wie es einen Makrokosmos gibt, der nur mit besonderen optischen Instrumenten erfasst werden kann, gibt es einen Mikrokosmos, der ebenfalls nur mit Hilfe bestimmter optischer Instrumente wahrgenommen werden kann. Die kleinste Milchstrasse geht durch die Gattungen Monas, *Vibrio, Bacteria, Bodo.*

Daran schließt sich ein praktischer Teil mit Hinweisen zu Methoden des Sammelns, der Beobachtung und des Aufbewahrens der Infusorien an. Es handelt sich um allgemeine Anweisungen, wie man sie heute noch fast unverändert in neuerscheinenden Anleitungsbüchern zum Mikroskopieren von Einzellern lesen kann. Insbesondere wird auf den Gebrauch von Deckgläsern eingegangen, die eine Trübung der Objektivfrontlinsen durch Kondenswasser vermeiden sollen. Erstaunlicherweise wird auch damals schon die Konstruktion eines Rotorkompressors beschrieben, der ein Festlegen stark beweglicher Untersuchungsobjekte ermöglichen sollte.
Schließlich beginnt der Haupttext, der unvermittelt die Klassen der Magenthiere, die Polygastrica auflistet (Abb. 3). Genauso unvermittelt wird das System der mikroskopisch kleinen Magenthiere vorgestellt (Abb. 1). Der Nachweis der namengebenden Mägen oder auch Magenzellen erfolgte in der Regel durch Zugabe von Indigo, Carmin oder Saftgrün. Die Körperseite, auf der die Mundöffnung liegt, wird auch bei den Infusorien als die Ventralseite definiert.
Nun beginnt die Beschreibung von Lebenserscheinungen und Körperstrukturen, die späterhin als Argumente für Ehrenbergs Vorstellung von den vollkommenen Organismen eingesetzt werden.
Die Geißeln der Flagellaten werden als Rüssel mit Tast-, Greif- und Lokomotionsfunktion interpretiert. Die beiden ersten Funktionsarten sind auch heute immer wieder einmal in der Diskussion, allerdings nicht ohne Widerspruch. Die Lokomotionsfunktion ist evident. Weitere Bewegungsein-

richtungen sind Muskeln, wie sie für *Stentor* oder *Vorticella* beschrieben werden. Im Gegensatz zu den Flagellen der Geißeltiere wurden die Wimpern der Ciliaten – wahrscheinlich auf Grund ihrer relativ kleinen Dimensionen und schnellen Bewegung – als etwas anderes empfunden und nur im Zusammenhang mit Fortbewegung und Erzeugung von Wasserströmungen gesehen. Für *Paramecium aurelia* hat Ehrenberg 2640 und für *Stylonichia mytilus* 170 dieser Zellstrukturen abgezählt. Weiterhin werden Pseudopodien als Lokomotionseinrichtungen dargestellt.

Das Gleiten der Diatomeen bereitete schon damals – wie auch heute noch – Kopfzerbrechen. Ohne Bewegungsstrukturen erkennen zu können, beschreibt Ehrenberg die teilweise recht schnellen Rangierbewegungen bestimmter penater Diatomeen.

Der sogenannte Ernährungsorganismus spielt eine ganz dominierende Rolle in der Besprechung der Infusionsthierchen. Immer wieder ist von den Mägen oder Magenzellen die Rede. Für den Ciliaten *Nassula* wird sogar das Vorhandensein von unterschiedlich gefärbten Verdauungssäften beschrieben. Diese unterschiedlichen Färbungen der Nahrungsvakuolen werden heute auf unterschiedliche Abbaustadien der Algennahrung zurückgeführt.

Der Geschlechtsorganismus ist nach Ansicht Ehrenbergs stets mehr oder minder gut ausgeprägt. In der Regel können grünliche Eier (= Chloroplasten, Zoochlorellen oder Zooxanthellen, Samendrüsen (= Kerne) und Samenblasen (= kontraktile Vakuolen) beobachtet werden.

Die Existenz von Empfindungsorganen stand für ihn außer Zweifel. Die Augenflecken der photosynthetisch aktiven Einzeller galten als ein Beweis dafür. Und auch bei einem Ciliaten, nämlich *Ophryoglena*, wird ein hier schwärzlicher Augenfleck beschrieben (Abb. 5), der heute unter der Bezeichnung Lieberkühn'sches Organell bekannt ist.

Offenbar bedeutete es in Ehrenbergs Augen kein so großes Problem, daß es mehr oder minder unmöglich war, bei den Infusorien überzeugend ein Nervensystem zu entdecken; hier und da ist allerdings doch von Nervenmassen oder -strängen die Rede. Daß ein Gefäßsystem nicht erkennbar war, wurde auf die winzigen Dimensionen eines solchen Zirkulationssystems und auf die nicht ausreichende Qualität der zur Verfügung stehenden Mikroskope zurückgeführt.

Dieses sind die wesentlichen Kriterien, die Ehrenberg dazu veranlaßt haben, in den Infusionsthierchen vollkommene Organismen zu erblicken, insofern vollkommen, als sie seiner Meinung nach einen gleichen Bauplan haben wie die mit dem unbewaffneten Auge erkennbaren Tiere, eben nur erheblich kleiner dimensioniert sind.

Interessant ist es in diesem Zusammenhang noch, zu erwähnen, daß am Ende des Buches in einem 12-seitigen Anhang eine „Übersichtliche Entwickelung der Kenntniss von den Ernährungsorganen der Infusorien" gegeben wird. Ganz besonders intensiv wird auf die ungeheure Vielzahl der verschiedenen, teilweise wirklich bizarren Infusionen (= Aufgüsse) eingegangen, die im Laufe der Erforschung der Infusionthierchen erprobt wurden.

Das ausführliche Register gibt übrigens ein beredtes Zeugnis von der Wertigkeit bestimmter Begriffe und damit Anschauungsweisen wieder. Dominierende Stichworte mit überdurchschnittlich vielen Verweisen sind, wie nicht anders zu erwarten ist, Termini wie Augen, Darm, Mägen, Eier und Samen.

Nach diesen grundsätzlichen Ausführungen setzt der ausführliche, sich über einige hundert Seiten erstreckende spezielle Teil des Buches ein, in dem mit einer bemerkenswerten Akribie und Sorgfältigkeit eine ungeheure Vielzahl von Einzellern teils wiederbeschrieben, teils neubeschrieben wird. Besonders interessant ist die bisweilen amüsante, oftmals zumindest ungewöhnliche deutsche Namensfindung, die in der Regel eine Übersetzung der lateinischen Gattungs- und Artbezeichnung darstellt. Die Würdigung der Tätigkeit Ehrenbergs als Taxonom ist die Thematik eines anderen Artikels dieser Festschrift.

Auf den Illustrations-Atlas, der neben dem Textband verdientermaßen immer wieder besondere Beachtung findet, soll noch etwas näher eingegangen werden. Die vierundsechzig Kupfertafeln sind nicht nur von einer bewundernswerten Exaktheit in der Wiedergabe selbst feinster Strukturdetails geprägt, sondern haben sicherlich auch künstlerische Aspekte aufzuweisen, was vielfach durch die struktur- und farbmäßig ausgeglichene Wiedergabe der Organismen und in verschiedenen Fällen durch die Gesamtkomposition der Motive in den Tafeln zum Ausdruck kommt. Ein Beispiel ist das Titelbild dieser Festschrift. Betrachtet man unter diesem Blickwinkel einmal die Bildtafeln der Haeckel'schen „Kunstformen der Natur", die sich mit Einzellern des Süßwassers beschäftigen, wird, wird man unwillkürlich etliche Anklänge an die Ehrenberg'sche Darstellungsweise erkennen.

Die Entstehungsgeschichte der Kupferstichtafeln ist möglicherweise nicht jedem geläufig. So soll abschließend kurz darauf eingegangen werden. Sie sind alle von Ehrenberg als Vorlage gezeichnet worden. Es wurde vielfach sowohl an den Abbildungen als auch an der Beschriftung redigiert (Abb. 5), bis die Tafeln schließlich druckreif waren. In diesem Zusammenhang sind zwei kleine Angaben auf jeder Tafel unten links und recht von größter Bedeutung (Abb. 6): links ist der Zeichner, also der Autor, vermerkt und rechts der Stecher, also der wissenschaftliche Illustrator. Der Vergleich einer Originalzeichenvorlage mit der letztlich gedruckten Bildtafel läßt erahnen, über welch

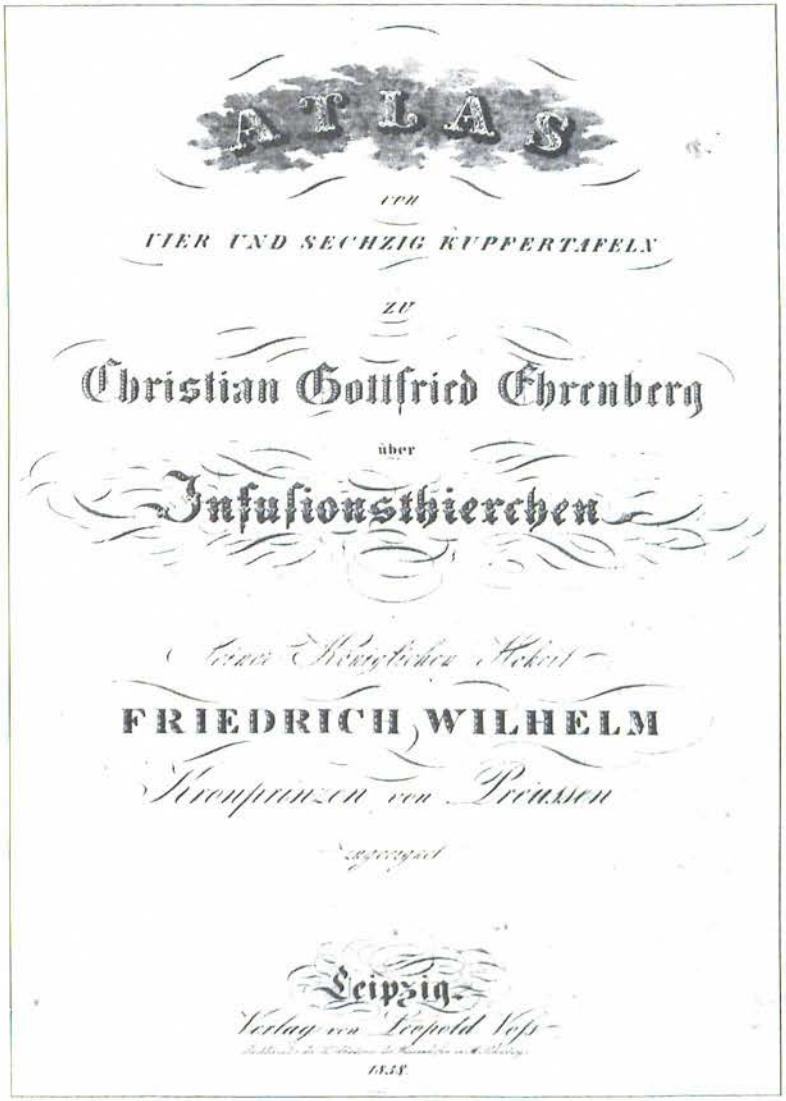
hohe Fertigkeiten und künstlerische Qualitäten die Stecher der damaligen Zeit verfügen mußten (Abb. 7).

Danksagung

Ich bedanke mich bei der Universitätsbibliothek der Universität Heidelberg, die mir vor vielen Jahren die Möglichkeit einräumte, eine Kopie der Infusionsthierchen im 1:1-Maßstab anzufertigen, die mir jetzt als Arbeitsgrundlage zur Verfügung stand. Herrn Axel Grambow, Berlin, bin ich zu Dank verpflichtet, da er mir seltene Bilddokumente aus der Redigierungsphase von Bildtafeln mit Originalanmerkungen von Ehrenberg zugängig machte.

Literatur

Ehrenberg, C.G. (1838): Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen – Ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur. Voss, Leipzig.


ATLAS

von

VIER UND SECHZIG KUPFERTAFELN

zu

Christian Gottfried Ehrenberg

über

Infusionsthierchen

Seiner Königlichen Hoheit

FRIEDRICH WILHELM

Kronprinzen von Preussen

zugeeignet

Leipzig

Verlag von Leopold Voss

1838.

Abb. 1
Titelblatt des Atlas der Kupferstichtafeln der Infusionsthierchen.

SEINER KÖNIGLICHEN HOHEIT,

FRIEDRICH WILHELM,

KRONPRINZEN VON PREUSSEN.

Wenn das kleinste Leben der Erde sich im übersichtlichen Bilde hier zunächst vor Ew. Königlichen Hoheit reichem Gemüthe tiefer und formenreicher entfaltet, als es bisher entfaltet vorlag, so glaubte ich damit vor dem Vaterlande und dem Königshause, welches auch in meinen geringen, bis durch Afrika's und Asiens Fluren geleiteten, Kräften auf die Wissenschaft fördernd wirkte, meinen ehrfurchtsvollsten Dank und den Dank der Wissenschaft auszusprechen.

Abb. 2
Anfangssequenz der überschwänglichen, an Friedrich Wilhelm, Kronprinz von Preussen, gerichteten Danksagung Ehrenbergs

Die Magenthiere
sind:

Saugwürmer mit vielen Magen, Selbsttheilung oder Knospenbildung;
Plattwürmer mit vielen Magen und Knospenbildung;
Quallen mit vielen Magen, Selbsttheilung oder Knospenbildung;
Räderthiere mit vielen Magen, Knospenbildung oder Selbsttheilung;
Strudelwürmer mit vielen Magen und Knospenbildung, ohne Scheingliederung;
Fadenwürmer mit Knospenbildung oder Scheingliederung und vereintem doppelten Geschlecht;
Spaltthiere ohne Gliederung und ohne Puls;

Schnecken ohne Herz und mit Selbsttheilung;
Insecten ohne Gliederung, ohne Gefässpulsation, mit vereintem doppelten Geschlecht, Knospenbildung oder Selbsttheilung;
Fische ohne Rückenmark, ohne Herz, mit vielen Magen, vereintem doppelten Geschlecht, Knospenbildung oder Selbsttheilung.

Abb. 3
Generelle Auflistung der Polygastrica, der Magenthiere.

Uebersicht der 22 Familien der Magenthiere:

- Darmlose, *Anenteria:*
  - Anhanglose (Fusslose), *Gymnica:*
    - Körperform beständig:
      - vollkommene Selbsttheilung
        - panzerlose — Monadina
        - gepanzerte — Cryptomonadina
      - unvollkommene Selbsttheilung (Moosstockbildung)
        - allseitige Selbsttheilung, mit Panzer (Kugelbildung) — Volvocina
        - einseitige Selbsttheilung (Fadenbildung)
          - panzerlose — Vibrionia
          - gepanzerte — Closterina
    - Körperform wechselnd
      - panzerlose — Astasiaea
      - gepanzerte — Dinobryina
  - Wechselflüssige, *Pseudopoda:*
    - panzerlose — Amoebaea
    - gepanzerte
      - vieltheiliger Fuss aus einzelner Oeffnung — Arcellina
      - einfacher Fuss aus einzelner oder jeder einzelnen Oeffnung — Bacillaria
  - Behaarte, *Epitricha:*
    - panzerlose — Cyclidina
    - gepanzerte — Peridinaea
- Darmführende, *Enterodela:*
  - Einmündige, *Anopisthia:*
    - panzerlose — Vorticellina
    - gepanzerte — Oplurydina
  - Gegenmündige, *Enantiotreta:*
    - panzerlose — Enchelia
    - gepanzerte — Colepina
  - Wechselmündige, *Allotreta:*
    - panzerlose
      - mit von einem Rüssel überragten Munde ohne Schwanz — Trachelina
      - mit vorderem Munde und schwanzartigem Bauchende — Ophryocercina
    - gepanzerte — Aspidiscina
  - Bauchmündige, *Catotreta:*
    - panzerlose
      - nur mit Wimpern bewegt — Colpodea
      - mit mehrfachen Bewegungsorganen — Oxytrichina
    - gepanzerte — Euplota

Abb. 4
Spezielle Zusammenstellung der seinerzeit bekannten 22 Familien der Infusions-Magenthiere

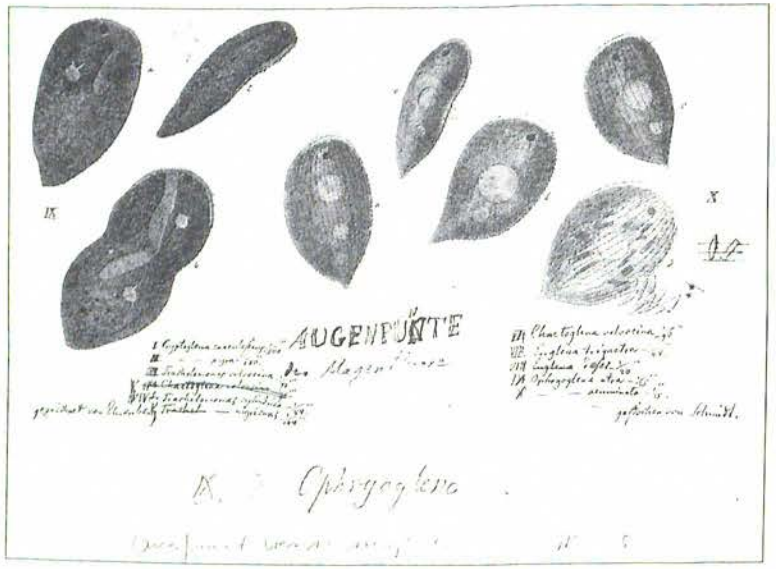


Abb. 5
Ausschnitt einer von Ehrenberg redaktionell bearbeiteten Bildtafel.

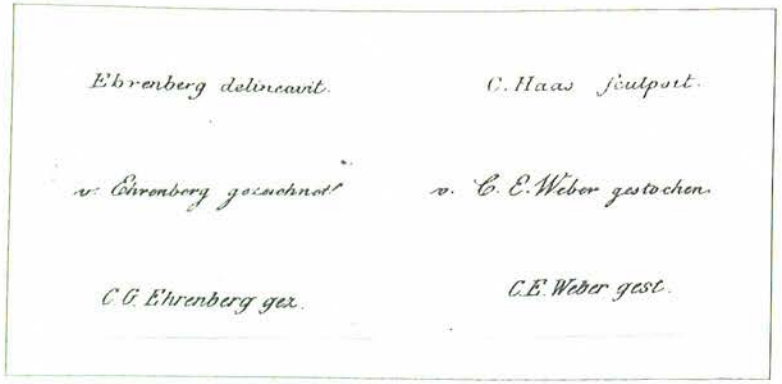


Abb. 6
Drei Beispiele zeigen: Auf den Bildtafeln ist jeweils unten links der Name des wissenschaftlichen Autors der Vorlagenzeichnung und rechts der Name des Kupferstechers vermerkt, der die Druckvorlage angefertigt hat.

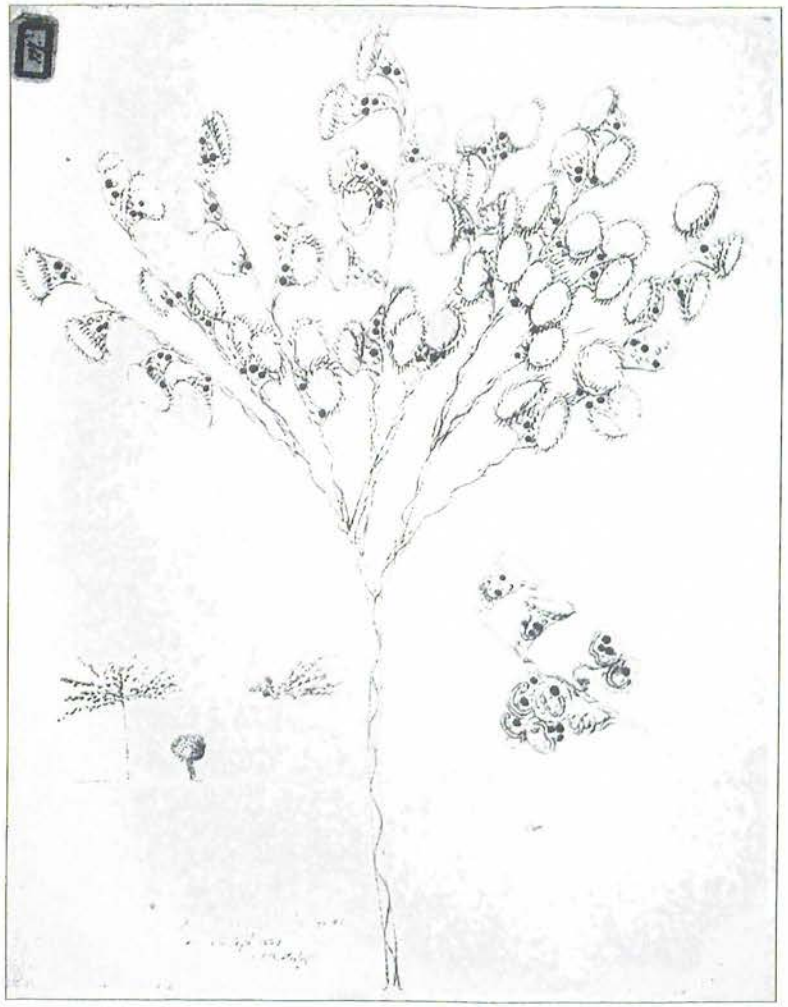


Abb. 7a
Vergleich einer Vorlagenteilzeichnung (a) mit der schließlich veröffentlichten Kupfertafel (b).

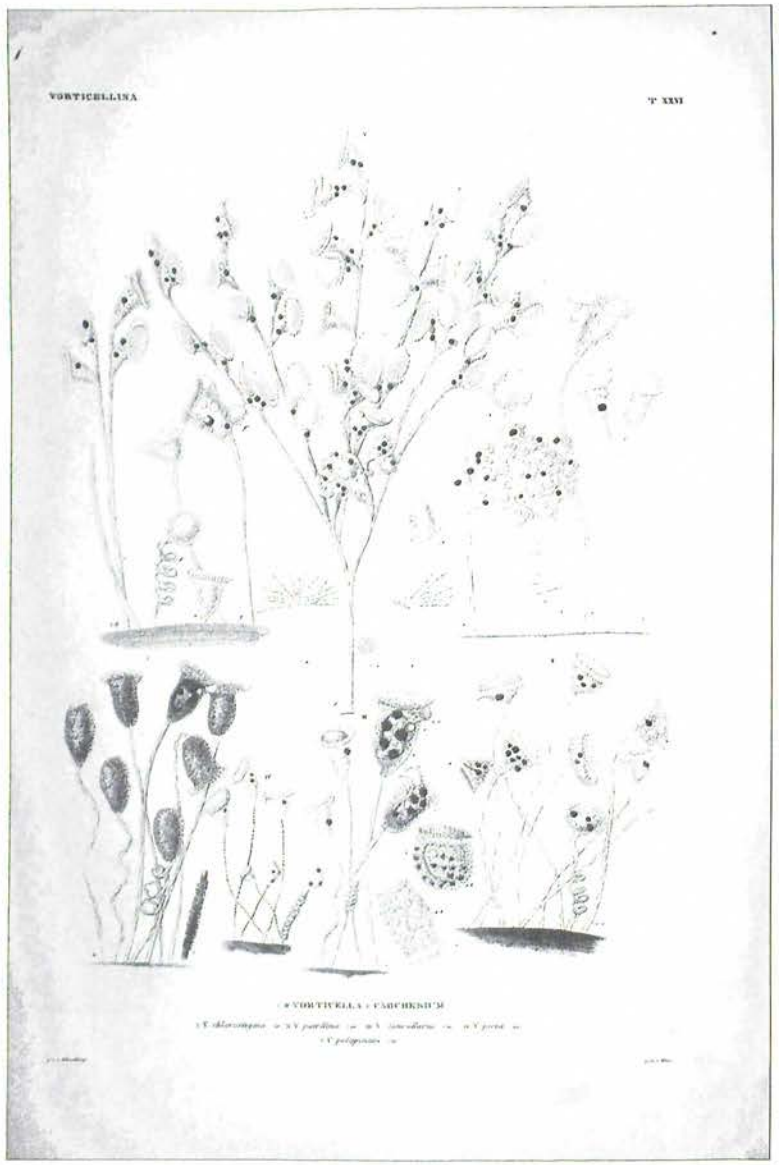


Abb. 7b

Energy metabolism of amitochondriate protists, an evolutionary puzzle*

MIKLÓS MÜLLER
The Rockefeller University, 1230 York Avenue, New York, NY 10021, USA

The typical eukaryotic cell is characterized by the presence of an extensive set of organelles, which serve various cellular functions. A number of these organelles are surrounded by membranes, thus in effect they represent separate compartments within the cell. This complex morphological organization, and the intracellular division of labor dependent on it, differentiates the eukaryotic organisms, including the vast world of unicellular protists, from the other two groups of living organisms, the prokaryotic eubacteria (Bacteria) and archaebacteria (Archaea).

The origin of the complex organization of the eukaryotic cell and that of its major components is a much discussed topic. Current views hold that the organizational level present in cells of organisms belonging to the late, „crown" groups of eukaryotes (alveolates, stramenopiles, plants, fungi, animals) has been attained gradually (CAVALIER-SMITH 1991, MARGULIS 1993). In essence, increasingly complex cell types arose in succession from a relatively simple, ancestral eukaryote during evolution (HÜLSMANN & HAUSMANN 1994). Detailed electron microscopic exploration of many protist species, which revealed a great diversity in cellular structures, contributed greatly to our understanding of this process (PATTERSON & SOGIN 1992). In this brief presentation, I wish to discuss one particular aspect of the protist world, notably the organization of their core or energy metabolism and comment on the difficulties we face in trying to reconstruct its evolution.

The main metabolic organelle of the „typical" eukaryotic cell is the mitochondrion, which serves as the „powerhouse" of the cell. It is the site of cellular respiration, a process in which most of chemical free energy of nutrients is conserved as ATP by electron transport linked phosphorylation. As it is well documented, mitochondria arose when ancestral eukaryotic cells integrated certain eubacterial endosymbionts, probably belonging to γ-purple proteobacteria (GRAY 1992, MARGULIS 1993). In fact, this event is regarded as one of the most important steps in the history of eukaryotic cells (MARGULIS

1993, Cavalier-Smith 1993, Heusmann & Hausmann 1994).

Although mitochondria are generally regarded as obligate components of the eukaryotic cell, protistologists noted quite some while ago some exections to this rule. These exceptions were greeted with the hope that they could lift the veil from the mystery of metabolic evolution of early eukaryotes. Two illustrations are given here. One is the giant, free-living amoeba *Pelomyxa palustris*: „Der formlose, amöbenähnliche, vielkernige Einzeller des Süßwassers, *Pelomyxa palustris* ist offenbar ein sehr ursprüngliches Tier, da es zwar echte Zellkerne, aber keine Mitochondrien, dafür aber symbiontische Bakterien besitzt. Es ist zu vermuten, daß ein solches Tier auch ursprüngliche Verhältnisse in der Gärung und der Atmung zeigt" (Leiner et al. 1968).[1] The other is the parasite *Entamoeba histolytica*, again without mitochondria: „Apart from disease-related considerations, *E. histolytica* grown axenically may be one of the most primitive organisms, a metabolic fossil" (Reeves 1984). These organisms clearly have a simple metabolic pattern, but of course this does not prove the ancestral nature of their metabolism since it could have arisen just as well by secondary loss of mitochondria.

Initially such organisms were regarded as unusual exceptions to the rule but by now it is evident that the presence of typical mitochondria is by no means a universal trait of the eukaryotic cell. Recent biochemical and cytological studies have clearly demonstrated that there are many protists, living in anaerobic and axonic habitats, which lack typical mitochondria (Fenchel & Finlay 1995). The biochemical term „amitochondriate" is used in a biochemical sense to designate these organisms. Such organisms are either free-living, present in the anoxic layers of the bottom sediment, the sapropel, of most limnic and marine water bodies or are parasites and symbionts, primarily in the gastrointestinal tract of metazoa. Habitats especially rich in amitochondriate protists are the intestines of certain roaches and termites and the rumen of the ruminants.

Regrettably the biochemistry and molecular biology of most of these species is little known. Information is restricted to a few parasitic and symbiotic species, due to two circumstances. First only those organisms have been studied extensively, which have significance for medicine or animal husbandry. Second, the few species that have been cultured without bacteria, providing suitable material for experimental work, are all parasitic. Although it is likely, it remains to be tested, whether the biochemical characteristics uncovered in the few well studied species are also present in other amitochondriate protists. I will illustrate first the overall metabolic properties of amitochondriate protists by discussing three species. These species exhibit two main types of metabolic organization, which differ in a number of biochemical properties

but mainly in the subcellular organization of their energy metabolism (Müller 1988, Coombs & Müller 1995). The diplomonad *Giardia lamblia* and the entamoebid *Entamoeba histolytica* are Type I organisms in which all steps of carbohydrate catabolism and energy conservation occur in the main cytosolic compartment of the cell. The parabasalid *Trichomonas vaginalis* belongs to Type II, characterized by the presence of a double membrane-bounded organelle of energy metabolism, the hydrogenosome (Müller 1993). Carbohydrate catabolism is compartmentalized between the cytosol and this organelle, just as it is compartmentalized between the cytosol and the mitochondrion in most eukaryotic cells. Pathways of carbohydrate catabolism have been reasonably completely deciphered in these species (for reviews see Reeves 1984, Jarroll et al. 1989, Müller 1989, 1991, Mendis & Schofield 1994, Coombs & Müller 1995). A number of enzymes participating in this process have been characterized, the primary structure of several has been established, and further data are rapidly accumulating.

Carbohydrate catabolism of these species is fermentative, thus carbohydrates used as energy substrate are never oxidized completely to CO_2 and H_2O. The metabolic end-products are organic compounds, among which acetate, lactate, ethanol, glycerol and other compounds can be detected in various combinations and proportions for various species. This means that these organisms cannot utilize the majority of the free energy contents of their nutrients, in other words they have a rather inefficient energy metabolism. Although most amitochondriate species tolerate oxygen, at least in low concentrations, and all respire when oxygen is available, this process never leads to a complete oxidation of carbohydrates. Their metabolism remains fermentative, although in most cases the proportions of the end-products change. This exclusively fermentative metabolism is clearly a correlate of the absence of mitochondria.

The absence of characteristic mitochondrial functions is well established. No functional tricarboxylic acid cycle, no cytochromes mediating electron transport, no cytochrome oxidase transferring the electrons to O_2, and no electron transport linked phosphorylation of ADP to ATP have been detected.

Amitochondriate protists share a number of metabolic properties, in addition to their common negative features due to the lack of mitochondria. These are:

a) an increased role of inorganic pyrophosphate in reactions where ATP is the usual substrate or product (Mertens 1993);

b) a major role of iron-sulfur centers in electron transport, including a number of ferredoxin linked reactions and in Type II organisms with hydrogenosomes the coupling of the reoxidation of ferredoxins with the formation of molecular hydrogen (Müller 1993);

c) a selective susceptibility to 5-nitroimidazole drugs (e.g. Metronidazole), the antiparasitic action of which depends on their reductive activation in a ferredoxin mediated reaction (Muller 1986);
d) energy conservation by substrate level phosphorylation only; and
e) lack or unusual nature of the regulation of carbohydrate catabolism.

Carbohydrate fermentation in the amitochondriate protists follows the well known Embden-Meyerhof pathway of glycolysis up till the step leading to the formation of phosphoenolpyruvate, a key intermediate of the process. In the ways they process this compound further and produce their organic metabolic end-products, Type I and Type II organisms reveal considerable differences, both in the enzymatic steps responsible for the conversions and in the subcellular location of the enzymes involved. In Type I organisms all steps are cytosolic, in Type II organisms glycolysis up to the formation of pyruvate is cytosolic, while the further metabolism of pyruvate occurs in the hydrogenosome (Muller 1993).

Major differences notwithstanding, a key feature unites all three species and separates them from the mitochondrion-containing eukaryotes. This is the process of oxidation of pyruvate to acetyl-CoA, a fundamental step in the energy metabolism of eukaryotes:

$$\text{Pyruvate} + \text{CoA} + X_{ox} <====> \text{Acetyl-CoA} + CO_2 + X_{red}$$

In amitochondriate protists this reaction is catalyzed by pyruvate:ferredoxin oxidoreductase (PFO), where the electron acceptor X is ferredoxin, an iron-sulfur protein of low molecular mass (6-12 kDa). In mitochondrion-containing organisms the enzyme responsible for this process is a complex of several enzymes, the pyruvate dehydrogenase (PDH) complex, with NAD^+ as its acceptor X. In spite of the formally identical overall reaction catalyzed by these two enzymes, they are fundamentally different (Table 1). The mechanism of the first step of the process is dependent on the same cofactor (thiamine pyrophosphate) but the rest of the reaction occurs by different paths. In the case of PFO all partial reactions are confined to one single enzyme, while PDH requires at least three separate enzymes to complete the process (Smith et al. 1994). PFO represents the major example of iron-sulfur proteins performing metabolic roles in amitochondriate protists, which in other organisms is executed by other types of enzymes.

PFO is known from many anaerobic bacteria and archaea and is closely related to bacterial pyruvate: flavodoxin oxidoreductase, an enzyme involved in N_2 fixation. In addition to mitochondria, PDH is present in various aerobic and facultative anaerobic bacteria. As to be expected from their deep functional differences, PFO and PDH are not related to each other. The sequence of *T. vaginalis* PFO (Hrdý & Muller 1995) demonstrates its close relationship to

the bacterial pyruvate: flavodoxin oxidoreductases (no bacterial PFO sequence is available) and reveals no homology to the available sequences for any of the enzymes comprising PDH. As mentioned above, PFO is located in the cytosolic compartment of Type I amitochondriate protists. In contrast, in Type II organisms this activity is a component of the hydrogenosomes (Muller 1993). Accordingly, the key enzyme differentiating amitochondriate protists from all mitochondriate organisms can be either cytosolic or organellar, depending on the group of organisms considered.

The further fate of its products is also different, depending on the metabolic type, i.e. the absence or presence of hydrogenosomes. Acetyl-CoA formed by PFO is metabolized further in the cytosol in Type I organisms by enzymes which are known from various prokaryotes but among eukaryotes only from Type I amitochondriates (Reeves 1984, Jarroll et al. 1989). In essence, the cytosolic pyruvate oxidation pathway in *G. lamblia* and *E. histolytica* represents an integrated system, not found yet in any other eukaryotic organism, and consists of several enzymes with close prokaryotic relationships.

Of no less interest is the case of Type II organisms, where one of the end-products is molecular hydrogen, a product formed only by a few eukaryotic organisms. This gas is formed in the hydrogenosomes (Muller 1993) by a simple metabolic pathway comprising PFO, discussed above, its acceptor ferredoxin (Fd), and hydrogenase, an iron-sulfur enzyme typically absent from eukaryotes but characteristic of various bacteria. This enzyme catalizes the following reaction:

$$\text{reduced Fd} + H^+ <====> \text{oxidized Fd} + 1/2\ H_2.$$

T. vaginalis hydrogenase is a close homolog of the enzyme found in the strict anaerobic bacterium, *Clostridium pasteurianum* (E. Bui and P. Johnson, personal communication). In essence then the metabolic fate of pyruvate in trichomonad hydrogenosomes is similar to that observed in anaerobic bacteria and is highly different from its metabolism in mitochondrion containing organisms.

In addition to PFO and hydrogenase, most of the other metabolic enzymes of the *T. vaginalis* hydrogenosome have been also sequenced. Whenever data are available for comparison, they were found to be more closely related to their eubacterial than to their archaebacterial homologs. Phylogenetic reconstruction of enzymes with sufficiently broad databases (adenylate kinase Lang et al. 1994) and malic enzyme (Hrdý & Muller 1995) placed them as an outgroup to the other eukaryotic enzymes, irrespective whether they were cytosolic or mitochondria. The lack of sufficient number of protist sequences makes a detailed evaluation of data on the remaining enzymes difficult. They clearly show, however, the great evolutionary distance of the trichomonad

hydrogenosomal enzymes from their homologs in other eukaryotes.

The biological properties of the trichomonad hydrogenosome deserve some further comments (Müller 1993). On electron micrographs these organelles appear similar to microbodies and before the existence of their double membrane has been clearly demonstrated, they were classified together with peroxisomes and glyoxysomes in the same organelle family. So far no DNA has been detected in these organelles and their membrane lacks cardiolipin, a typical constituent of mitochondrial membranes. The biogenesis of these hydrogenosomes is probably analogous to that of mitochondria. The hydrogenosomal enzymes are synthesized on cytoplasmic free ribosomes and posttranslationally imported into the organelle (Johnson et al. 1993). All hydrogenosomal enzymes sequenced have a processed amino-terminal leader sequence, which is significantly shorter than that of mitochondrial proproteins (Hrdý & Müller 1995). It is likely that the leader sequences are involved in the hydrogenosomal import of these proteins.

Trichomonad hydrogenosomes are thus clearly different from mitochondria in their enzymatic composition and metabolic activity. Although both mitochondria and hydrogenosomes oxidize pyruvate by the same overall reaction, the first effects this with enzymes characteristic of an aerobic process while in the second the process is more closely related to that found in anaerobic microorganisms. It was primarily this observation that prompted us to describe many years ago the hydrogenosome as the anaerobic equivalent of a mitochondrion (Müller 1980). In their biological characteristics they also show sufficient similarities to regard them as analogous structures. Whether this analogy reflects a genuine homology, a question paramount to our understanding of the orgin of this organelle, is much debated but remaines open.

The above summary emphasized several major metabolic differences between well studied amitochondriate and mitochondriate protists. These are of such extent that a real division of the protist world is warranted on their basis. Seveal aspects of this diversity found their way into taxonomy by providing diagnostic characters for major lineages (Patterson & Sogin 1992, Cavalier-Smith 1993). As will be shown below, there is no correlation between the different metabolic type and the evolutionary position of the organisms exhibiting them. The evolutionary history and taxonomic significance of metabolic organization thus present at the moment a rather complex and paradoxical picture.

Before exploring this issue, I wish to comment on the often raised point that the metabolic properties of amitochondriate protists are primitive, ergo ancestral (Lehner et al. 1968, Müller 1980, Reeves 1984). Certain of these

are clearly expressed by the term „amitochondriate", the absence of key functional characteristics of the mitochondrion. In this sense these protists can be regarded as mitochondriate ones without their mitochondria. The other side of the coin is, however, that an important functional characteristic of these organisms, their pyruvate oxidation, is catalized by an enzyme system never present in mitochondriate organisms.

These two aspects need to be discussed separately. Although due to the lack of mitochondria a number of biochemical properties are absent, the cytosolic fermentative processes are based on the same type of enzymatic reactions and depend on the same intermediates and cofactors in both mitochondriate and amitochondriate protists. The few glycolytic enzymes, which are unique to Type I glycolysis, and were not discussed above, are also present in certain late branching eukaryotes. The increased dependence on inorganic pyrophosphate corresponds to the requirements of anaerobic metabolism (Mertens 1993) but inorganic pyrophosphate does not preempt the central role of ATP as energy currency. Thus up to the pyruvate branchpoint the amitochondriate protists are typical eukaryotic cells without mitochondria, not much different from a mammalian red blood cell. They indeed lack a major cell organelle, but based on the characteristics of glycolysis, it is impossible to decide, whether this feature is primary or secondary.

It is worth recalling that anaerobic metabolism in multicellular animals, notably parasitic helminths, is not correlated with a lack of mitochondria. To the contrary, their mitochondria are adapted to the use of organic compounds as acceptors for their electron transport chain, thus the organisms still benefit by obtaining ATP though electron transport linked phosphorylation (Bryant & Behm 1989).

The system responsible for oxidation and further metabolism of pyruvate presents an entirely different question. Here we find a fundamentally different pathway, dependent on enzymes which clearly separate the amitochondriate protists from the mitochondriate ones (Müller 1988). This is the positive side of the amitochondriate condition and it is the history of these enzymes which holds the key to the origin of these organisms.

Before the phylogenetic diversity of amitochondriate protists became recognized, it was logical to assume that these organisms correspond to an ancestral mode of eukaryotic existence, and that their metabolism is that of the ancestral eukaryote. According to a plausible scenario, seriously entertained by several authors, including myself (Müller 1992), Type I metabolic organization represented the initial stage. Type II arose by the acquisition of hydrogenosomes by a Type I ancestor while the mitochondriate organisms originate by an endosymbiotic acquisition of the organelle by another lineage

of Type I organisms.

The origin of the unusual metabolism of the three species discussed above acquired special topicality as molecular phylogenetic studies, primarily rRNA data shed new light on the evolution and relationships of various protist groups (Sogin 1991, Schlegel 1994). The finding that two of the three species discussed above, *G. lamblia* and *T. vaginalis*, were found to be representatives of the earliest branches of the eukaryotic tree gave credence to the hypothesis that the metabolism of these organisms indeed reflect ancestral conditions, which characterized the „premitochondrial" eukaryotes.

Before examining this proposition, or in more general terms, the question of the evolutionary history of the amitochondriate condition among protists, we have to survey the protist world for species which have the characteristic features of amitochondriate organisms. As mentioned before, biochemical evidence is restricted to only a few species. A combination of the electron microscopic findings (lack of morphologically recognizable mitochondria or structures strongly resembling trichomonad hydrogenosomes), histochemical data (histochemical detection of hydrogenase activity in membrane bounded organelles), physiological observations (oxygen sensitivity, production of hydrogen or methane by methanogenic symbionts), and ecological findings (anoxic habitat) can provide guidance in assigning to certain species the „amitochondriate" epithet (Fenchel & Finlay 1995). Although some of these assignments might prove erroneous, their majority will probably be correct. Organisms, predicted in 1980 (Müller 1980) on the basis of ultrastructural and ecological considerations to be hydrogenosome-containing, indeed turned out to harbor them.

Since the large scale taxonomy of protists is in flux, in the following vernacular terms are used to describe the systematic distribition of amitochondriate protists. No mitochondria or hydrogenosomes have been found in any microsporidian, archamoeba, diplomonad, retortomonad and entamoebid species, thus these are potentially Type I organisms. Of these only *G. lamblia* and *E. histolytica* have been studied in detail (Müller 1988, Coombs & Müller 1995). Hydrogenosomes are present in the parabasalid trichomonads and probably in the hypermatiginids, in *Psalteriomonas* species, amoebaflagellates of unknwon affinity and in certain ciliates and chytrid fungi. Of the latter, protists and fungi of the rumen have been biochemically explored (Brul & Stumm 1994, Prins et al. 1994) and are clearly Type II amitochondriates. *Psalteriomonas* and many free-living ciliates are likely to belong to this metabolic type.

When we superimpose the occurrence of proven and putative Type I and Type II amitochondriate organisms over the currently accepted phylogenetic

reconstruction of eukaryotes based on rRNA sequence data (Figure 1), two points are evident. First, it is clear that the first few branches of the tree consist of amitochondriate groups. This observation would be in agreement with the hypothetical premitochondrial status of these branches. Notable is that among the early branches, the parabasalids contain hydrogenosomes, i.e. belong to Type II. The second point is the presence of both Type I and Type II species in later branches. In fact Type II species appear also in two mitochondriate crown groups, the chytrid fungi and the ciliates. Analysis at a finer scale shows that the hydrogenosome-containing fungi and especially the ciliates branched off relatively late from their mitochondriate relatives (Doré & Stahl 1991, Embley & Finlay 1994). In fact among ciliates there are genera which contain both mitochondriate and hydrogenosome-containing species. These data argue forcefully for the derivation of some amitochondriate lineages secondarily from mitochondriate ancestors (Finlay & Fenchel 1989). The discordance between the evolutionary position and metabolic organization of the amitochondriate organisms is obvious. This casts serious doubt over the notion that the amitochondriate condition consistently reflects a condition present at premitochondrial stage of eukaryotic evolution, and even raises the possibility that no extant organism is primarily amitochondrial. The information at our hand is inadequate to resolve this question. Two alternative hypothetical scenarios can be proposed.

One states that all „amitochondriate" organisms descended from mitochondrion-containing ancestors and their metabolic simplification represents parallel events due to evolutionary pressure exerted by anaerobic conditions. If this is true, a number of questions still remain to be answered. How did all these organisms acquire independently the same anaerobic type pyruvate oxidizing system, why did some acquire this system as a cytosolic pathway while others converted their mitochondria to hydrogenosomes, and why did all these conversions, and reductions lead to the emergence of only two types of metabolic machinery?

The other possible explanation envisages different paths for the acquisition of similar metabolic types in different lineages. In early lineages, this would have occurred by retention or acquisition of the primitive mechanisms without the previous presence of mitochondria while in the later ones this event is secondary. Although this scenario would account for the concordance of the „primitive" traits of amitochondrial metabolism with the status of early branching organisms, it proposes separate evolutionary routes leading to similar endpoints and is clearly not parsimonious. It also poses the same questions, as the first scenario, at least for the later branches containing amitochondriate groups.

As stressed repeatedly, the biochemical and cytological data are clear only for a negligible number of amitochondriate organisms, while accumulating sequence data on metabolic enzymes do not provide a coherent picture yet. To resolve the intriguing question of the origin of amitochondriate metabolic types we need to accumulate biochemical and molecular data on a much broader taxonomic sample, including free-living species. There is ongoing research in several laboratories, which promises answers to at least some of these fascinating aspects of protist adaptation and evolution.

Acknowledgements

The author expresses his sincere thanks to the organizers of the meeting, Professor M. Schlegel and K. Hausmann and the president of the Society, Professor H. Machemer for their kind invitation to come to Delitzsch and deliver this lecture. He also thanks the local committee for organizing an excellent meeting and for their friendly welcome in the town of Gottfried C. Ehrenberg. Original research in author's laboratory is supported by National Institutes of Health grant AI 11942.

References

Only a selective list of references, primarily to reviews, can be given here. Those interested in further details are referred to the recent book by Fenchel and Finlay (1995), and to earlier reviews and book chapters by this author (Muller 1988, 1989, 1991, 1993, Coombs & Muller 1995). A review of this topic is being prepared by the author and is expected to be published in Microbiological Reviews.

Brul, S. & Stumm, C. K. (1994): Symbionts and organelles in anaerobic protozoa and fungi. Trends Ecol. Evol., 9: 319-324.

Bryant, C. & Behm, C. (1989): Biochemical Adaptation in Parasites. Chapman and Hall, London.

Cavalier-Smith, T. (1991): Archamoebae: the ancestral eukaryotes? BioSystems, 25: 25-38.

Cavalier-Smith, T. (1993): Kingdom protozoa and its 18 phyla. Microbiol. Rev., 57: 953-994.

Coombs, G. H. & Muller, M. (1995): Energy metabolism in anaerobic protozoa. In: Marr, J. J. & Muller, M. (eds.): Biochemistry and Molecular Biology of Parasitic Organisms. Academic Press, London, pp. 33-47.

Doré, J. & Stahl, D. A. (1991): Phylogeny of anaerobic rumen Chytridiomycetes inferred from small subunit ribosomal RNA sequence comparisons. Canad. J. Bot., 69: 1961-1971.

Embley, T. M. & Finlay, B. J. (1994): The use of small subunit rRNA sequences to unravel the relationships between anaerobic ciliates and their methanogen endosymbionts. Microbiology, 140: 225-235.

Fenchel, T. & Finlay, B. J. (1995): Ecology and Evolution in Anoxic Worlds. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.

Finlay, B. J. & Fenchel, T. (1989): Hydrogenosomes in some anaerobic protozoa resemble mitochondria. FEMS Microbiol. Lett., 65: 311-314.

Gray, M. W. (1992): The endosymbiont hypothesis revisted. Int. Rev. Cytol., 141: 233-357.

Hrdy, I. & Muller, M. (1995): Primary structure and eubacterial relationships of the pyruvate: ferredoxin oxidoreductase of the amitochondriate eukaryote, *Trichomonas vaginalis*. J. Mol. Evol., in press.

Hrdy, I. & Muller, M. (1995): Primary structure of the hydrogenosomal malic enzyme of *Trichomonas vaginalis* and its relationship to homologous enzymes. J. Eukar. Microbiol., 42: 593-603.

Huismann, N. & Hausmann, K. (1994): Towards a new perspective in protozoan evolution. Europ. J. Protistol., 30: 365-371.

Jarroll, E. L., Manning, P., Berrada, A., Hare, D. & Lindmark, D. G. (1989): Biochemistry and metabolism of *Giardia lamblia*. J. Protozool., 36: 190-197.

Johnson, P. J., Lahti, C. J. & Bradley, P. J. (1993): Biogenesis of the hydrogenosome in the anaerobic protist *Trichomonas vaginalis*. J. Parasitol., 79: 664-670.

Langi, S., Rozario, C. & Muller, M. (1994): Primary structure of the hydrogenosomal adenylate kinase of *Trichomonas vaginalis* and its phylogenetic relationships. Mol. Biochem. Parasitol., 66: 297-308.

Lüner, M., Schweikhardt, F., Blascke, G., König, K. & Fischer, M. (1968): Die Gärung und Atmung von *Pelomyxa palustris* Greeff. Biol. Zentralbl., 87: 567-591.

Margulis, L. (1993): Symbiosis in Cell Evolution, 2nd edn. W. H.Freeman, New York.

Mendis, A. H.W. & Schofield, P. J. (1994): Discussants report: *Giardia* biochemistry. In: Thompson, R. C. A., Reynoldson, J. A. & Lymbery, A.J. (eds.): *Giardia*: From Molecules to Disease. CAB International, Wallingford, UK, pp. 205-213.

Mertens, E. (1993): ATP versus pyrophosphate: Glycolysis revisited in parasitic protists. Parasitol. Today, 9: 122-126.

Muller, M. (1980): The hydrogenosome. Symp. Soc. Gen. Microbiol., 30: 127-142.

Muller, M. (1986): Reductive activation of nitroimidazoles in anaerobic

microorganisms. Biochem. Pharmacol., 35: 37-41.

Müller, M. (1988): Energy metabolism of protozoa without mitochondria. Ann. Rev. Microbiol., 42: 465-488.

Müller, M. (1989): Biochemistry of *Trichomonas vaginalis*. In: Honigberg, B.M. (ed.): Trichomonads parasitic in humans. Springer, New York, pp. 53-83.

Müller, M. (1991): Energy metabolism of anaerobic parasitic protists. In: Coombs, G. H. & North, M. J. (eds.): Biochemical Protozoology. Taylor and Francis, London, pp. 80-91.

Müller, M. (1992): Energy metabolism of ancestral eukaryotes: a hypothesis based on the biochemistry of amitochondrate parasitic protists. BioSystems, 28: 33-40.

Müller, M. (1993): The hydrogenosome. J. Gen. Microbiol., 139: 2879-2889.

Patterson, D. J. & Sogin, M. L. (1992): Eukaryote origins and protistan diversity. In: Hartman, H. & Matsuno, K. (eds.): The Origins and Evolution of the Cell. World Scientific, Singapore, pp. 13-46.

Prins, R. A., Marvin-Sikkema, F. D., Van Der Giezen, M. & Gottschal, J. C. (1994): Hydrogenosomes of the anaerobic fungus *Neocallimastix* sp. L2. In: Prins, R. A. & Stewart, C.S. (eds.): Micro-Organisms in Ruminant Nutrition. Nottingham University Press, Nottingham, pp. 179-194.

Reeves, R. E. (1984): Metabolism of *Entamoeba histolytica* Schaudinn, 1903. Adv. Parasitol., 23: 105-142.

Schlegel, M. (1994): Molecular phylogeny of eukaryotes. Trends Ecol. Evol., 9: 330-335.

Smith, E. T., Blamey, J. M. & Adams, M. W. W. (1994): Pyruvate ferredoxin oxidoreductases of the Hyperthermophilic archaeon, *Pyrococcus furiosus*, and the hyperthermophilic bacterium, *Thermotoga maritima*, have different catalytic mechanisms. Biochemistry, 33: 1008-1016.

Sogin, M. L. (1991): Early evolution and the origin of eukaryotes. Curr. Opin. Gen. Develop., 1: 457-463.

Footnote

1 The shapeless, ameba-like, multinucleate freshwater protist, *Pelomyxa palustris* is obviously a most ancestral animal, since it contains real nuclei but no mitochondria. It harbors, however, symbiotic bacteria. It is likely that such an animal will display ancestral traits in its fermentation and respiration (my translation – M.M.)

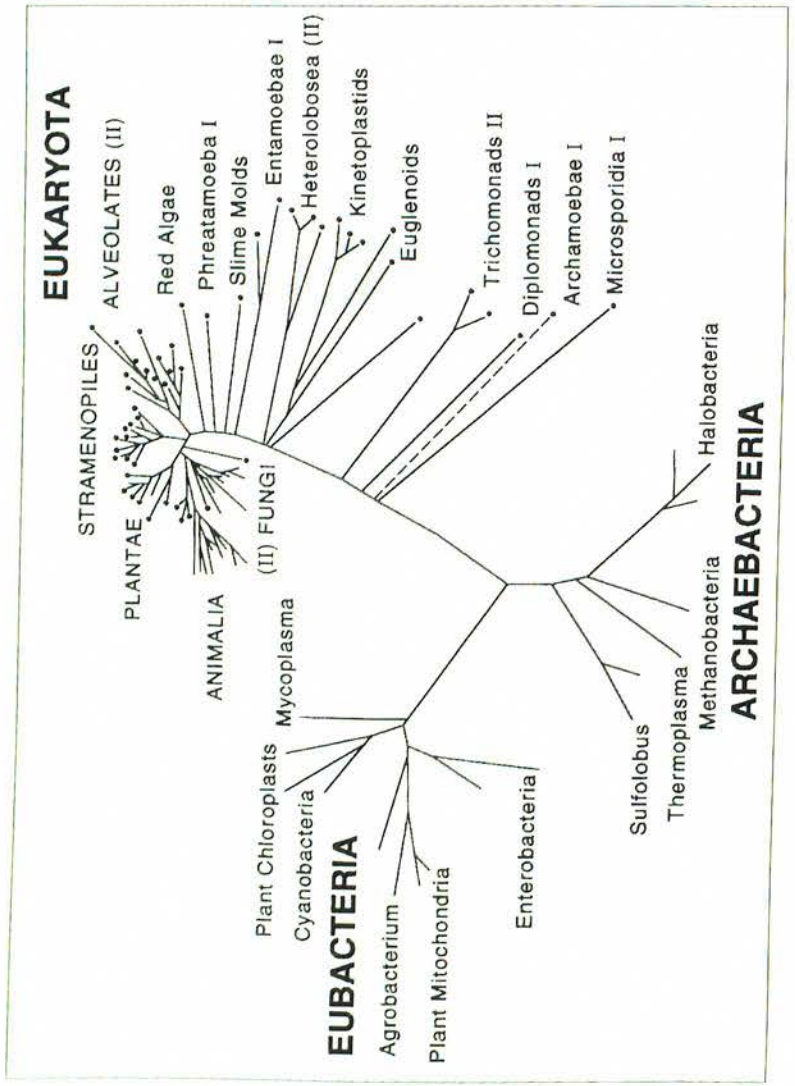
Table 1. Properties of pyruvate dehydrogenases

	PFO[1]	PDH[2]
Number of enzymes	1	≥3
Molecular mass	240 kDa	>1 MDa
Role of TPP	+	+
lipoamide	-	+
FeS centers	+	-
Electron acceptor (X_{ox})	Ferredoxin	NAD+
Reversibility	+	-
O_2 sensitivity	+	-

---

[1] PFO – pyruvate: ferrodoxin oxidoreductase; PDH – pyruvate dehydrogenase complex

Figure 1. Schematic phylogenetic tree based on small subunit rRNA sequences and the distribution of metabolic types. Modified composite of trees presented (Patterson & Sogin 1992 and other papers) by Sogin and coworkers. The position of archamoebae has not yet been established. Although the overall picture is robust, the detailed order of emergence of early branches is not. I and II designate the two amitochondriate metabolic types. Digits without parenthesis denote metabolic organization of whole branches, digits in parenthesis the presence of species with a specific metabolic type together with mitochondriate species. Question marks refer to likely but unknown metabolic types. Eukaryotic groups without comment are not known to have amitochondriate species.



Varianzantigene bei afrikanischen Trypanosomen – strukturelle und funktionelle Probleme der Parasit-Wirt-Beziehung

Hans-Jörg Risse
Institut für Veterinär-Biochemie, Freie Universität Berlin, Oertzenweg 19b, 14163 Berlin

Die Antigenvarianz bei afrikanischen Trypanosomen ist inzwischen ein so häufig zitiertes Beispiel für die Perfektion eines mikrobiellen Abwehrmechanismus gegen den Wirt geworden, daß sich in einem Kreise von Protozoologen, wie sie heute hier versammelt sind, eine ausführlichere Einleitung erübrigt. Auf der anderen Seite sind die physiologischen und molekularen Besonderheiten der Wirt-Parasit-Beziehungen so vielgestaltig, daß die Vortragszeit eine Begrenzung der Themen erzwingt, und daß es nicht möglich ist, erschöpfend über alle Befunde und Aspekte Auskunft zu geben. Ich möchte daher nach einer nur kurzen Einführung einen Abriß geben über einige unserer heutigen Vorstellungen von den molekularbiologischen Ursachen der Antigenvarianz, von Strukturproblemen bei der Architektur der Antigenschicht und von Reaktionsmöglichkeiten der Trypanosomen gegen externe Bindungspartner der Oberflächenantigene.

Trypanosomen (Abb.1) entgehen der Immunabwehr ihrer warmblütigen Wirtstiere durch wiederholtes Auswechseln ihrer Oberflächenantigene im Verlauf einer chronischen Erkrankung, dabei verändern sich jedesmal die nach außen hin exponierten immundeterminanten Strukturen, d.h. das „immunologische Gesicht" der Zellen. Eine vom Wirt gegen zuvor exponierte Epitope aufgebaute Immunantwort eliminiert zwar einen Teil der Parasiten, versagt jedoch gegen eine Population mit neuem Antigenbesatz. Baut sich gegen das neue Antigen wieder eine Immunantwort auf, so wiederholt sich der Vorgang. Der wellenförmige Verlauf der Parasitämie spiegelt die Bildung und die Immunlyse der jeweils neuen Antigentypen wieder (Abb.2). Auf diese Weise werden die Parasiten nur in seltenen Fällen völlig eliminiert. Der Antigen Wechsel ist darüberhinaus dafür verantwortlich, daß eine Vakzinierung gegen irgendwelche beliebig zusammengesetzten Antigenpräparationen von vornherein zum Scheitern verurteilt ist.

Die variablen Oberflächenantigene der Blutstromformen der Trypanosomen (auf die in der Tsetse Fliege lebenden Formen soll nicht eingegangen werden) sind Glykoproteine (VSG – Variant Surface Glycoproteins) und bedekken in einer homogenen Schicht die gesamte Oberfläche der Trypanosomen sowie das Flagellum (Abb. 3).

In den letzten 15 Jahren haben wir über die molekularbiologische Basis der Antigenvariation viel gelernt, vor allem aus Arbeiten der Gruppen um Cross, Borst, Donelson und zahlreichen anderen Arbeitskreisen (ref. u.a. in Cross 1990, Borst et al. 1994).

Beschreibt man die Situation zu einem beliebigen Zeitpunkt der Infektion, so erfolgt die Transkription eines VSG Gens aus einer definierten Position heraus, die immer in der Nähe der chromosomalen Telomeren liegt. Man bezeichnet diese Positionen als *„expression sites"*, und nur ein VSG Gen in dieser Position kann exprimiert werden – d.h. das Gen für ein jeweils auf Trypanosomen vorhandenes VSG liegt stets in einer solchen Position. In anderen Bereichen der trypanosomalen Chromosomen existiert ein Speicher von vielen VSG Genen, in jeder Zelle etwa 1000 unterschiedliche, die sich in einer Art Warteposition befinden und die nicht exprimiert werden. Die Umschaltung von der Expression eines VSG A zu einem immunologisch verschiedenen VSG B geschieht durch die Transposition jeweils einer Gen-Kopie des Speichers in eine „expression site" (Abb. 4). Dabei wird das zuvor dort liegende Gen eliminiert und die neue Kopie eingesetzt. Es gibt einige Modifikationen dieses Vorgangs, z. B. die Übertragung eines VSG Gens aus einer inaktiven telomeren Situation auf eine aktive oder die „Aktivierung" eines inaktiven telomeren Gens; auf einzelne Modifikationsmöglichkeiten soll hier aber nicht näher eingegangen werden.

Erfolgreicher Abschluß jedes Mechanismus' ist stets ein aktiv exprimierbares VSG-Gen in einer subtelomeren Position.

Über die Regulation des gesamten Vorganges wissen wir weniger. Weder ist bekannt, wie entschieden wird, welches der Speicher-Gene ausgewählt wird, noch wissen wir, was der eigentliche Auslöser ist, ob der Prozess einer Art autonomer interner Zeitprogrammierung folgt, wofür einige Befunde über das häufigere Auftreten bestimmter Varianten zu bestimmten Zeitphasen der Infektion sprechen oder ob ein externes Signal – z.B. vom Wirt her für den Start einer Antigenvariation bedeutungsvoll ist.

Inzwischen ist bekannt, daß es pro Zelle nicht nur eine „expression site" gibt, sondern mehrere – die experimentellen Befunde sprechen für 6 bis zu 20 solche Positionen – aber nur eine wird jeweils aktiv transkribiert; das wirft die Frage auf, wie dafür gesorgt wird, daß die anderen ruhig gestellt werden. Eine interessante Information hierzu liefert der Befund, daß in inaktiven „expression sites" eine DNA-Modifikation gefunden wurde, die verschwindet, wenn aktiv transkribiert wird (Bernards et al. 1984, Pays et al. 1984). Diese Modifikation besteht aus einer ungewöhnlichen DNA Base, die in Trypanosomen erstmals nachgewiesen wurde, nämlich ß-D-glucosyl hydroxymethyl uracil (Gommers-Ampt et al. 1993). Vielleicht spielt diese Base hier eine ähnliche Rolle wie methylierte Cytosine in höheren Zellen (die Gegenwart methylierter Cytosine hemmt dort die Transkription).

Die „expression site" und der Transkriptionsvorgang bergen aber weitere Überraschungen.

In eukaryonten Zellen liegt normalerweise benachbart zu der 5' Seite eines zu exprimierenden Gens eine Promotorregion, welche die korrekte Position und die Aktivität der RNA Polymerase steuert. Bei der „expression site" findet man nahe dem VSG Gen keine solche Region- dagegen liegt ein Promotor viel weiter „stromaufwärts", d.h. durch einen großen DNA -Abschnitt vom VSG Gen getrennt. Dieser Abschnitt ist nicht leer, sondern auf ihm liegen eine größere Zahl anderer – ca. 8-10- Gene. Wird die Transkription induziert, so wird zunächst ein großes Primärtranskript – eine Prä-m-RNA- hergestellt, auf der alle diese Gene realisiert sind – nicht nur das VSG Gen. Wir haben es hier zu tun mit einer „polycistronischen" Transkription, wie wir sie bei Prokaryonten häufig treffen, wie sie bei Eukaryonten aber zu den Ausnahmen gehört.

Die Regulation, welches der Gene nun tatsächlich zur Proteinsynthese herangezogen wird, erfolgt posttranskriptional durch entsprechende Spleißvorgänge, bei denen gezielt die unerwünschten Sequenzen herausgeschnitten werden. Solche selektiven Spleißvorgänge sind auch in anderen Eukaryonten weit verbreitet, man kennt sie z.B. von der Unterscheidung der Synthese membrangebundener oder sezernierter Formen des IgM in B-Lymphozyten.

Bei den Trypanosomen hat der Vorgang noch eine Besonderheit aufzuweisen: Analysiert man die Basensequenz einer VSG-mRNA vom 5'Ende her, so findet man, daß es dort eine Reihe von Basen stehen, für die auf der DNA des VSG Gens in der Nähe der „expression site" keine entsprechenden Sequenzen vorhanden sind. Diese Stücke – sie werden üblicherweise als „spliced leader" Sequenzen bezeichnet – entstehen durch Transkription von DNA Bereichen, die in anderen chromosomalen Regionen liegen. Erst während des Spleißvorgangs – d.h. auf der RNA-Ebene, wird nun das Primärtranskript dieser Sequenz an die der transkribierten VSG RNA-Sequenz angehängt, man bezeichnet diesen Prozess als „Trans-Spleißen". Was dahinter für eine Funktion steckt, ist noch nicht wirklich klar. Interessanterweise findet man das Trans-Spleißen bei allen Transkripten in den Trypanosomen, es ist

also keine Besonderheit für die Synthese der Varianzantigene.
Die zwischen Promotor und VSG Gen liegenden Gene nennt man ESAG's (expression-site associated genes (Übersicht in Borst et al. 1991)). Was bedeuten diese ESAG's? Ist ihre Funktion irgendwie mit der Expression der VSG's gekoppelt?
Die bisher aufgeklärten durch die ESAGs codierten Proteinstrukturen sind: 1. ein Rezeptor für Transferrin, (Schell et al. 1991) 2. ein Rezeptor für LDL (Coppens et al. 1987) und 3. eine Adenylat-Cyclase (Pays et al. 1989).
Das sind alles recht überraschende Befunde, und ein Zusammenhang zur Antigen Varianz ist auf den ersten Blick nicht offensichtlich. Rezeptoren für Wirts LDL sowie für Transferrin sind bei Trypanosomen in der Tat nachgewiesen worden – sie liegen ausschließlich im Bereich der Flagellartasche (der Einmündung des Flagellums in den Zellkörper), das ist generell die Region, wo die Zellen zu Endocytosevorgängen befähigt sind. Ist es vielleicht so, daß diese Rezeptoren – ähnlich wie die VSG's – als potentiell immunogene Strukturen im Verlauf einer Infektion wiederholt ausgetauscht werden, um die Induktion einer Immun-Antwort des Wirts gegen sie zu verhindern? Noch rätselhafter erscheint die Adenylatcyclase, denn es gibt bisher keinen Nachweis eines mit dem Adenylat-System gekoppelten Prozesses in Trypanosomen, geschweige genauere Kenntnis von einer Signalübertragung. Trotzdem hat man gewisse Hoffnungen, evtl. solche Proteine, die ja neben den VSG's auf der Oberfläche exponiert sind, als Antigene für Vakzinierungen zu nutzen – aber bisher gibt es keine wirklich hoffnungsvolle Erfolgsmeldung in dieser Richtung.
Wenn wir bis hierher zusammenfassen, können wir also sagen: Basis der AG Varianz ist ein Prozess, der auf der DNA-Ebene die unterschiedlichen Gene für die Varianz-Proteine in eine Transkriptions-aktive Position schafft und dort transkribiert. Die Regulation des gesamten Prozesses könnte dabei erfolgen bei der Transposition der Gen-Kopien, bei ihrer Insertion in der expression-site, bei der Transkription selbst, beim posttranskriptionalen Spleißen – und – last not least auch über die Stabilität der produzierten m-RNA. Über all diese Regulationsmechanismen wissen wir bisher zu wenig.
Ich möchte nun übergehen zu Strukturproblemen der fertigen VSG's. VSG's bedecken die gesamte Zelloberfläche – ihre molekulare Struktur muß also die Herstellung eines dichten flächig ausgebreiteten Belages erlauben. Alle Varianzantigene sind Glykoproteine, deren Molekulargewichte im Bereich von 50-65 kDa liegen, und die in der Membran über einen Glykolipidanker – nicht über eine hydrophobe AS-Sequenz – gebunden sind (Abb.5). Diese Lipidanker, die man inzwischen auch bei zahlreichen Membranproteinen in anderen Zellsystemen nachgewiesen hat (Ferguson et al. 1988), sind

Inositolphosphatide, bei denen die Fettsäuren (meist Myristinsäure) die Membran-Verankerung darstellen, und bei denen die Phosphatgruppe über einen Oligosaccharidteil und Ethanolamin mit dem C-Terminus des Proteinanteils verbunden ist.
Die Proteine enthalten eine Protease sensitive Stelle, die es erlaubt, eine N-terminal gelagerte Domäne abzutrennen bzw. von einer C-terminalen Domäne zu unterscheiden. Das hat zu einem kristallisierbaren N-terminalen Fragment und damit zur Möglichkeit von Röntgenstrukturanalysen geführt (Freymann et al. 1990). Aus solchen Experimenten und aus Untersuchungen zur Sekundärstruktur wissen wir, daß an der Zelloberfläche das VSG ein dimeres zylindrisches Molekül bildet, das etwa 10 nm lang ist und einen asymmetrischen Querschnitt von ca. 4 x 6 nm hat. Lange α-Helix-Bündel verleihen dem Molekül eine starre Längsstruktur, das nach außen aus ß-Faltblatt bzw. irregulär geformt Schleifen ein Art Pilzhaube trägt. Man stellt sich vor, daß auf der Zell-Oberfläche derartige Zylinder dicht nebeneinander gepackt sind und die Epitope, d.h. die durch Antikörper oder Immunzellen erkennbaren Strukturen in den äußeren Bereichen liegen. Die Kohlenhydratketten (KH) können intern gelagert sein oder auch nach außen exponiert- das ist bei unterschiedlichen Spezies sehr verschieden, so zeichnet sich *T.congolense* z.B. durch häufige exponierte KH aus, *T. brucei* zeigt dies selten.
Antigen-Varianz bedeutete: Immer wiederholtes Verändern der Oberflächen Antigene, die auch immer wieder die gesamte Oberflächein einer geschlossenen Schicht bedecken müssen. Das fordert aber, daß jedes der bei der Varianz neu gebildeten Proteine eine Struktur haben muß, die die entsprechende gleichartige räumliche Anordnung auf der Zelloberfläche gestattet.
Man könnte sich vorstellen, daß die unterschiedlichen VSG Proteine in ihrem Inneren alle ähnliche strukturgebende Sequenzen enthalten, die eine gleiche räumliche Anordnung gewährleisten und daß nur die exponierten, Epitop-tragenden Molekülanteile variiert werden. Man bekäme dann ein Moleküle mit einem konstanten und einem variablen Bereich – ähnlich wie wir das z.B. von der Struktur der Immunglobuline oder der T-Zell Rezeptoren kennen.
Untersucht man die AS-Sequenz von VSG's – und das ist bei vielen Clonen von *T.brucei* und wenigen von *T.congolense* getan – worden, so findet man für eine solche Vorstellung keine Unterstützung.
Die Sequenzen – ermittelt auf dem Weg über cDNA's zeigen, daß VSG's, die aus Zellklonen aufeinanderfolgender Parasitämie-Maxima einer Infektion gewonnen wurden, sich über die ganze Länge des Moleküls tiefgreifend in den Sequenzen unterscheiden und daß es keinerlei längere homologe Abschnitte gibt. Man findet zwar im Bereich der C-terminalen Fragmente grö-

fere Ähnlichkeiten als in den N-terminalen, aber man findet auf keinen Fall so etwas wie variable oder konstante Bereiche in der Art wie bei Immunglobulinen. Die Übereinstimmung zwischen AS-Sequenzen in irgendwelchen Positionen bei zwei VSG's von *T.congolense* liegt bei 20-30%, das ist ein Wert, wie wir ihn bei beliebigen, nicht verwandten Proteinen rein zufällig finden. Man steht also vor der Tatsache, daß Proteinketten von immerhin etwas über 400 AS Länge sich über ihre gesamte Sequenz unterscheiden und **trotzdem** die gleich Art von Raumstruktur ausbilden.

Bei *T.brucei* hat die Analyse einer größeren Anzahl von VSG Sequenzen gezeigt, daß man nach der Lokalisierung von konservierten Cystein-Resten im N-terminalen Fragment 3 Familien (A,B,C) definieren kann (CARRINGTON et al. 1991), deren einzelne Mitglieder jeweils in diesen Resten und deren Positionen übereinstimmen, ebenso hat man entsprechende Einordnungen in den C-terminalen Fragmenten durchführen können, wobei hier auch noch andere Parameter (z.B. Lage der Glykosylierungsstellen u.a.) herangezogen wurden. Die Befunde haben auch gezeigt, daß in den Proteinen Kombinationen verschiedener N- mit C-Domänen gefunden werden, d.h. daß es offenbar auf der Genebene zu Rekombinationen zwischen Genbereichen für unterschiedliche N- und C-Domänen kommen kann.

Von lediglich bisher 2 N-terminalen Domänen aus *T.brucei* (MiTat1.2 und IlTat 1.24) hat man Röntgenstrukturaufnahmen erstellt (BLUM et al. 1993) (Abb.6) und die räumliche Anordnung verglichen:

Man findet, daß beide Domänen sich sehr ähneln, beide enthalten die langen α-Helix-Bereiche, die dem Molekül seine gestreckte Gestalt verleihen, man kann auch mehrere übereinstimmende kleine helicale Anteile und Schleifen in beiden Vertretern finden – die räumlichen Strukturen sind zu etwa 60% identisch. Demgegenüber steht eine Sequenz-Homologie der AS Sequenzen von nur ca. 16% – d.h. im Bereich der AS ist eine Ähnlichkeit nicht nachweisbar.

Hieraus ist die Aussage abzuleiten, daß Proteine, die sich in ihrer Aminosäuresequenz tiefgreifend unterscheiden, dennoch gleichartige räumliche Strukturen aufbauen können, ähnliche Schlüsse hat man in jüngerer Zeit auch aus Untersuchungen an anderen Proteinfamilien gezogen.

Will man etwas über Prinzipien biologischer Prozesse oder biologisch aktiver Strukturen lernen, so ist es notwendig, gleichartige Untersuchungen bei unterschiedlichen Vertretern einer Klasse von Organismen durchzuführen. So hat man ähnliche Studien wie bei *T.brucei* auch bei *T.congolense* durchgeführt und dort gefunden, daß man auch diese Trypanosomen nach Familienähnlichkeiten zuordnen kann, daß aber im einzelnen auch deutliche Unterschiede in molekularen Details auftreten.

Die Cystein Reste sind in 5 Bereichen verteilt. In vieren davon ist, mit einer kleinen Ausnahme, die Anordnung der Cystein Reste in allen *T.congolense* Sequenzen – das sind drei aus unserer Arbeitsgruppe (RAUSCH et al. 1994), zwei aus der Gruppe von STRICKLER et al. 1987 – völlig gleich. Vergleicht man die Situation mit den bekannten Sequenzen aus *T.brucei*, so findet man ähnliche Verteilungen in einigen Typen –, sämtliche *T.congolense* Clone gehören danach zum B-Typ der VSG – (Abb.7), aber alle *brucei* Vertreter außer einem enthalten große Cystein Cluster an im C terminalen Abschnitt der Proteine – und das kommt bei *T.congolense* nicht vor. Das unterstreicht, daß es nicht **die** VSG Struktur gibt, sondern daß man auf Grund z.B. ähnlicher Verteilung von Cysteinresten Familien von VSG Molekülen findet, deren jeweilige Mitglieder über ähnliche konservierte Molekülanteile verfügen, und wohl deshalb eine ähnliche Tertiärstruktur bilden.

Obwohl wir weit davon entfernt sind, derzeit aus Primärstrukturen Tertiärstrukturen voraussagen zu können, wissen wir, daß es bei der Faltung von Proteinen Strukturmerkmale gibt, die durch die Eigenschaften spezieller AS-Reste bestimmt werden – z.B. können Cystein-Reste Disulfidbrücken bilden, die dann ringförmige Anordnungen definitiv festlegen; oder aber Prolin-Reste können reguläre Sekundärstrukturen wie Helices oder Faltblätter abbrechen oder aber hydrophobe Abschnitte können zur Zusammenlagerung und damit zur Ausbildung typischer Raumstrukturen im Inneren der Proteine führen. Wenn es gelingt, noch weitere N-terminale Domänen zu kristallisieren und dieselben Untersuchungen auf die C-terminalen Anteile auszudehnen, so könnte die Untersuchung zwischen dem Zusammenhang von AS-Sequenzen zu räumlichen Anordnungen wichtige Modelluntersuchungen für das Problem werden, welche strukturellen Parameter generell die Hauptverantwortung für die Raumstruktur eines fertigen Proteins tragen.

Letztlich kann eine definitive Aussage über eine Raumstruktur gegenwärtig nur über eine Röntgenstrukturanalyse getroffen werden – das war bisher ausschließlich möglich für die N-terminale Domäne **einer** Familie – die anderen sind bisher nicht kristallisiert worden.. Der Grund dafür liegt darin, daß man für die Kristallisation erhebliche Mengen des Proteins benötigt, und außerdem darin, daß sich manche Proteine hartnäckig Kristallisationsversuchen entziehen.

Gar nichts kann man bisher aussagen über die Struktur der C-terminalen Domäne, weil hier noch kein kristallisiertes Molekül vorliegt. Man weiß also auch nicht, ob Bereiche der C-terminalen Domäne sich noch einmal in Richtung Zelloberfläche hin falten oder dort exponiert sind.

Von der räumlichen Anordnung wird natürlich auch abhängen, welche Teile des Moleküls nach außen exponiert sind und von Immunzellen erkannt wer-

den können, d.h. gegen welche Epitope Antikörper gebildet werden. Wahrscheinlich kann man auch hierzu kein allgemein gültiges Bild finden, wahrscheinlich ist die Exposition der Epitope von einem individuellem VSG zum anderen verschieden. Interessant ist, daß bei *T.congolense* gezeigt wurde, daß AK's bevorzugt gegen Proteinanteile gerichtet sind und daß selbst exponierte KH-Anteile nicht immundeterminante Strukturen darstellen. Es gibt auch Hinweise, daß die Kohlenhydratreste einen Teil der als Epitope erkennbaren Peptidketten abdecken und so die Angriffsmöglichkeit für Immunzellen vermindern. Dafür spricht z.B., daß bei *T. congolense* monoklone AK's gegen KH-tragende VSG und gegen deglykosylierte AG's verschiedene Bindungsstellen, d.h. Epitope, erkennen.

Wir haben bisher immer nur die Funktion des VSG betrachtet im Hinblick auf die Abwehr des Parasiten gegen die Immunantwort.

Die Oberflächenschicht aus Varianzantigenen („surface coat") ist jedoch darüberhinaus Auslöser für eine ganz andere Art von Abwehrmöglichkeit. Jede Art von Abwehrmechanismus seitens des Wirts wird an den Zelloberflächen der Parasiten angreifen. Die Anlagerung irgendwelcher Komponenten, seien es Antikörper, seien es Komponenten des Complement-Systems oder sich anlagernde Wirtszellen (z.B. Phagocyten) stellt für den Parasiten eine potentielle Gefahr dar. Auf solche Anlagerungen können die Parasiten mit dem Abwerfen der belegten Zellmembranareale antworten. Markiert man die Liganden, so findet man nach der Bindungsreaktion die Markierung nur kurze Zeit auf der Zelloberfläche, danach verschwindet sie und erscheint in der Umgebung der Zellen in filamentös abgeschilferter Form (Frevert et al. 1988) (Abb. 8). Diese „Filopodien" zerfassen dann mit der Zeit in kleine Vesikel.

Voraussetzung für die Reaktion ist, daß die Bindung zu Vernetzungen führt, d. h. daß entweder ein Ligand mehrere Verbindungen ausprägt (Komplementsystem) oder daß Liganden nachträglich vernetzt werden, z. B. Antikörper mit einem sek. Antikörper oder Protein A.

Als eine vernetzte Bindung empfindet das Trypanosom auch den Angriff eines Makrophagen-Nicht obsoniert, d. h. mit AK belegte Trypanosom werden so gut wie gar nicht die Makrophagen angegriffen. Entfernt man jedoch der VSG coat, so werden die Trypanosomen begierig adsorbiert und phagocytiert. Nach einer solchen Mahlzeit sind die Makrophagen prall mit Trypanosomen gefüllt. Sind intakte Trypanosomen bereits mit Antikörpern belegt, so werden sie ebenfalls durch Makrophagen angegriffen, die betreffenden Bindungsareale werden jedoch abgeschilfert – d.h. den Makrophagen preisgegeben – die Bindung an die Pseudopodien geht dadurch verloren. Untersucht man Makrophagen danach, so findet man, daß sie praktisch

keine gesamten Trypanosomen aufgenommen haben sondern nur derartige kleine abgespaltene Membranvesikel (Shakibaei et al. 1992). Diese Reaktion funktioniert aber nur, solange die AK Konzentration nicht zu hoch ist, d.h. unter in vivo Bedingungen im Anfang der sich aufbauenden Immunreaktion. Man kann spekulieren, daß die Trypanosomen auf diese Weise die Überlebenszeit verlängern und damit die Chance für eine Antigenvarianz erhöhen. Allerdings sind diese Versuche in vitro durchgeführt worden, wir können nicht sagen, in welchem Ausmaß die Parasiten in vivo von dieser Abwehrfähigkeit profitieren.

Fassen wir zusammen: Die Oberflächenantigene der Trypanosomen sind die Träger der Antigen-Varianz. Varianz bedeutet, daß unterschiedliche Gene exprimiert werden, die zu Proteinen führen, welche zwar ihrer Sequenz nach sehr verschieden, ihrer Architektur nach jedoch ähnlich aufgebaut sind. Ursache hierfür ist wahrscheinlich die Konservierung bestimmter Basis-Bereiche, die die Hauptverantwortung für die dreidimensionale Struktur tragen. Diese Anordnung bestimmt auch, welche Epitope exponiert werden. In verschiedenen Varianten innerhalb einer chronischen Infektion werden verschiedene, nicht kreuzreagierende Epitope exponiert. Außerdem ist der surface coat mitverantwortlich für die Formstabilität der Zellen sowie für viele Interaktionen mit der Umgebung bzw. mit dem Wirtsorganismus – er kann möglicherweise auf Angriffe von Phagocyten oder Bestandteilen des Complement-Systems reagieren und hat auch vermutlich Funktionen bei Adhäsionsvorgängen zwischen Parasit und Wirtszellen.

Trotz der vielen neuen Erkenntnisse der letzten Jahre bleiben eine große Anzahl offener Fragen, vor allem im Bereich der Wechselbeziehungen zwischen Wirt und Trypanosomen. Wir wissen z.B. sehr wenig über die Erkennung von Signalen durch Trypanosomen, Signalen, die vom Wirt her kommen, z.B. in Form von Wachstumsfaktoren, hormonellen Einflüssen, Serumbestandteilen. Aber diese Kenntnisse werden notwendig sein, um vielleicht einmal wirkungsvoll in eine solche Infektion eingreifen zu können.

Ausgewählte Literatur zum Thema

Bernards, A., van Harten-Loosbroek, N. & Borst, P. (1984): Modification of telomeric DNA in *Trypanosoma brucei*: a role in antigenic variation. Nucleic Acids Res., 12: 4153 - 4170.

Blum, M. L., Down, J. A., Gurnett, A. M., Carrington, M., Turner, M. & Wiley, D. C. (1993): A structural motif in the variant surface glycoproteins of *Trypanosoma brucei*. Nature, 362: 603-609.

Borst, P. & Rudenko, G. (1994): Antigenic variation in African trypanosomes. Science, 264: 1872 - 1873.

Carrington, M., Miller, N., Blum, M., Roditi, I., Wiley, D. & Turner, M. (1991): Variant specific glycoprotein of *Trypanosoma brucei* consists of two domains each having an independently conserved pattern of cysteine residues. J. Mol. Biol., 221: 823 - 835.

Coppens, L., Opperdoes, F. R., Courtoy, P. J. & Baudhuin, P. (1987): Receptor mediated endocytosis in the bloodstream form of *Trypanosoma brucei*. J. Protozool., 34: 465 - 473.

Cross, G. A. M. (1990): Cellular and genetic aspects of antigenic variation in trypanosomes. Annu. Rev. Immunol., 8: 83 - 110.

Ferguson, M. A. J. & Williams, A. F. (1988): Cell surface anchoring of proteins via glycosyl-phosphatidylinositol structures. Annu. Rev. Biochem., 57: 285 - 320.

Frevert, U. & Reinwald, E. (1988): Formation of filopodia in *Trypanosoma congolense* by cross linking the variant surface antigen. J. Ultrastruct. Mol. Struct. Res., 99: 124 - 136.

Freymann, D., Down, J., Carrington, M., Roditi, I., Turner, M. & Wiley, D. (1990): 2.9 A resolution structure of the N-terminal domain of a variant surface glycoprotein from *Trypanosoma brucei*. J. Mol. Biol., 216: 141 - 160.

Gommers-Ampt, J. H., van Leeuwen, F., di Beer, J., Vliegenthardt, J. F. G., Dizdaroglou, M., Kowalak, J.A., Crain, P. F. & Borst, P. (1993): ß-D-glucosyl-hydroxymethyluracil; a novel modified base present in the DNA of the parasitic protozoon *T.brucei*. Cell, 75: 1129 - 1136.

Pays, E., Delauw, M. F., Laurent, M. & Steinert, M. (1981): Possible DNA modification in GC dinucleotides of *Trypanosoma brucei* telomeric sequences; relationship with antigen gene transcription. Nucleic Acids Res., 12: 5235 - 5247.

Pays, E., Tebabi, P., Pays, A., Coquelet, H., Revelard, P., Salmon, D. & Steinert, M. (1989): The genes and transcripts of an antigen gene expression site from *T.brucei*. Cell, 57: 835 - 845.

Rausch, S., Shayan, P., Salnikoff, J. & Reinwald, E. (1994): Sequence determination of three variable surface glycoproteins from *Trypanosoma congolense*, conserved sequence and structural motifs. Europ. J. Biochem., 223: 813–821.

Risse, H. J. (1988): Afrikanische Trypanosomen, Parasiten mit Überraschungseffekten. Naturwissenschaften, 75: 489–495.

Risse, H. J. (1995): Afrikanische Trypanosomen-Meister im Austricksen des Immunsystems. In: Hausmann, K. & Kremer, B. P. (eds.): Extremophile – Mikroorganismen in ausgefallenen Lebensräumen. Verlag Chemie, Weinheim, 2.Auflage, 361 - 380.

Schell, D., Evers, R., Preis, D., Ziegelbauer, K., Kiefer, H., Lottspeich, F., Corbnelissen, A.W. & Overath, P. (1991): A transferrin binding protein of *Trypanosoma brucei* is encoded by one of the genes in the variant surface glycoprotein gene expression site. EMBO J., 10: 1061–1066.

Shakibaei, M. & Frevert, U. (1992): Cell surface interactions between *Trypanosoma congolense* and macrophages during phagocytosis in vitro. J. Ultrastruct. Mol. Struct. Res., 99: 124–136.

Strickler, J. E., Binder, D. A., L'Italien, J. J., Shimamoto, G. T., Wait, S. W., Dalheim, L. J., Novotny, J., Radding, J. A., Konigsberg, W. H., Armstrong, M. Y. K., Richards, F. F. & Lalor, T. M. (1987): *Trypanosoma congolense* : Structure and molecular organization of the sureface glycoproteins of two early bloodstream variants. Biochemistry, 26: 796–805.

Abb. 1
Trypanosoma congolense Zellen, adhäriert an bovine Gefäßendothelzellen. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme, Vergr. ca. x 6000 (mit freundlicher Genehmigung von Dr. M. Shakibaei, Berlin).

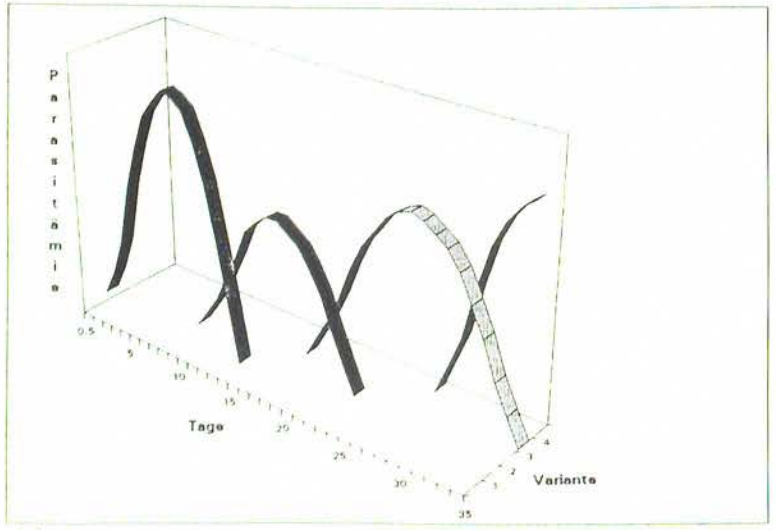


Abb. 2
Schematische Darstellung des wellenförmigen Parasitämie-Verlaufes bei einer chronischen Trypanosomen-Infektion (entnommen: Dissertation S. Rausch, FU Berlin 1992).

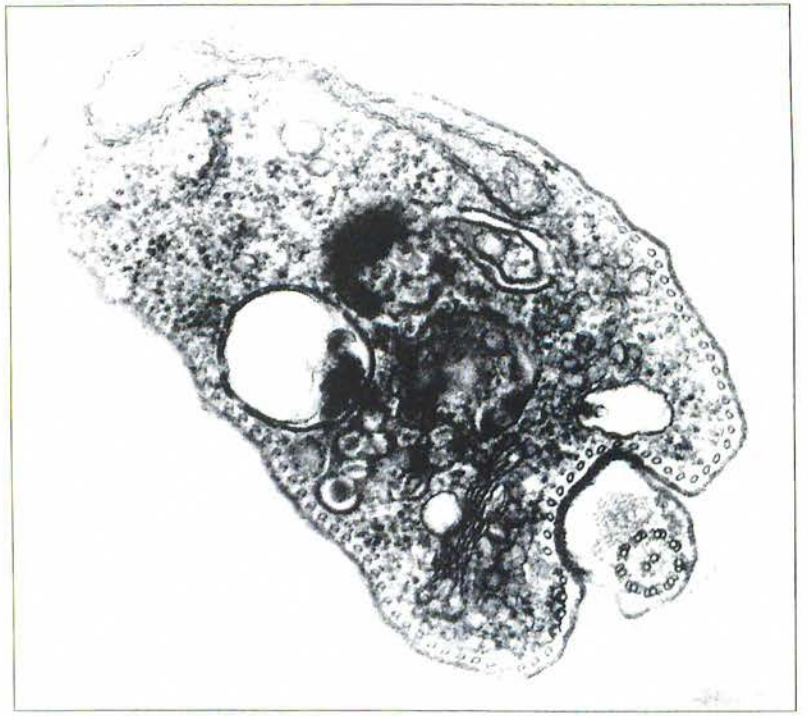


Abb. 3
Querschnitt durch eine *Trypanosoma congolense* Zelle. Elektronenmikroskopische Aufnahme, Vergr. ca. x 250 000 (mit freundlicher Genehmigung von Dr. M. Shakibaei, Berlin). Sowohl der Zellkörper als auch das Flagellum sind von einer dichten VSG-Schicht bedeckt.

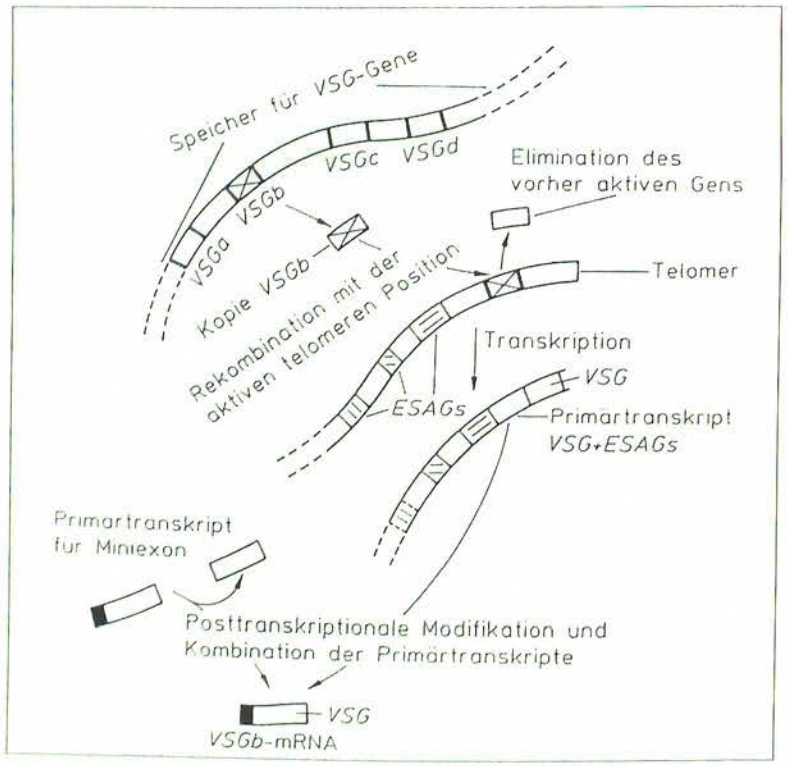


Abb. 4
Schematische Darstellung einer VSG-Gen-Aktivierung und Transkription entnommen aus Risse 1995 (mit Genehmigung des Verlags Chemie) Erklärung siehe Text.

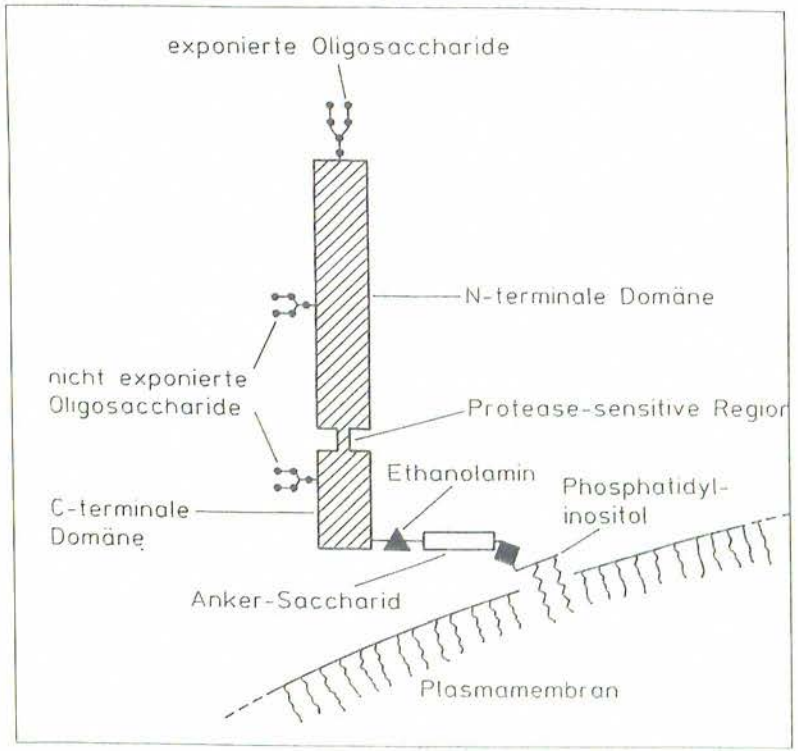


Abb. 5
Schematischer Aufbau eines VSG am Beispiel *Trypanosoma congolense*. Entnommen aus Risse 1995 – Originalzitat (Risse 1988) (mit Genehmigung des Verlags Chemie).

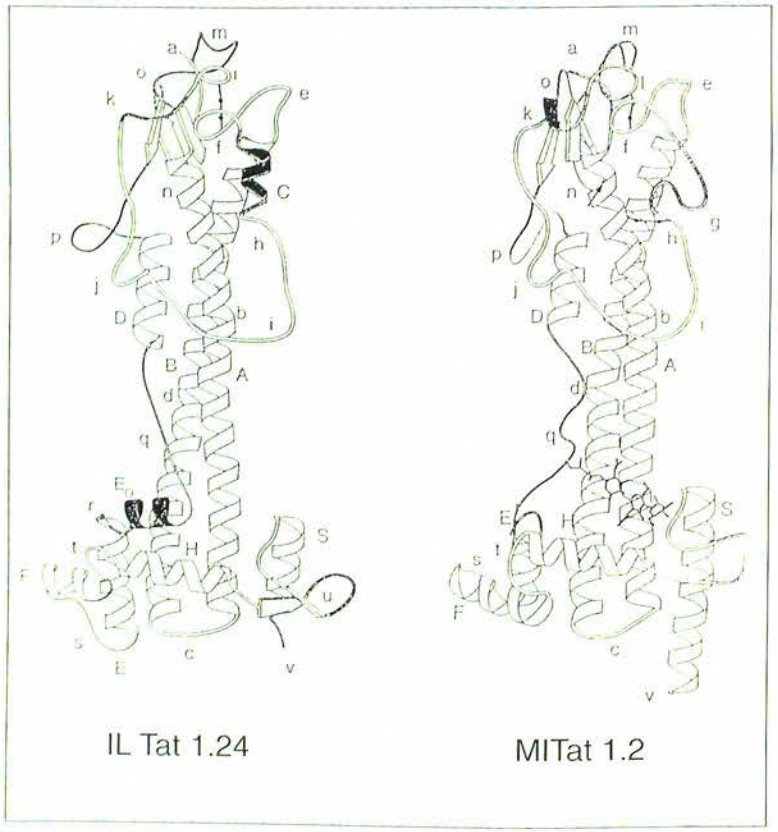


Abb.6
Vergleiche der räumlichen Struktur N-terminaler Domänen aus zwei VSG's (*T.brucei* ILTat 1.24 und *T.brucei* MITat 1.2) mit weitgehend heterogener Aminosäuresequenz (aus Blum et al. 1993, reprinted with permission from Nature – Copyright 1993 Macmillan Magazines Limited, and of the author).

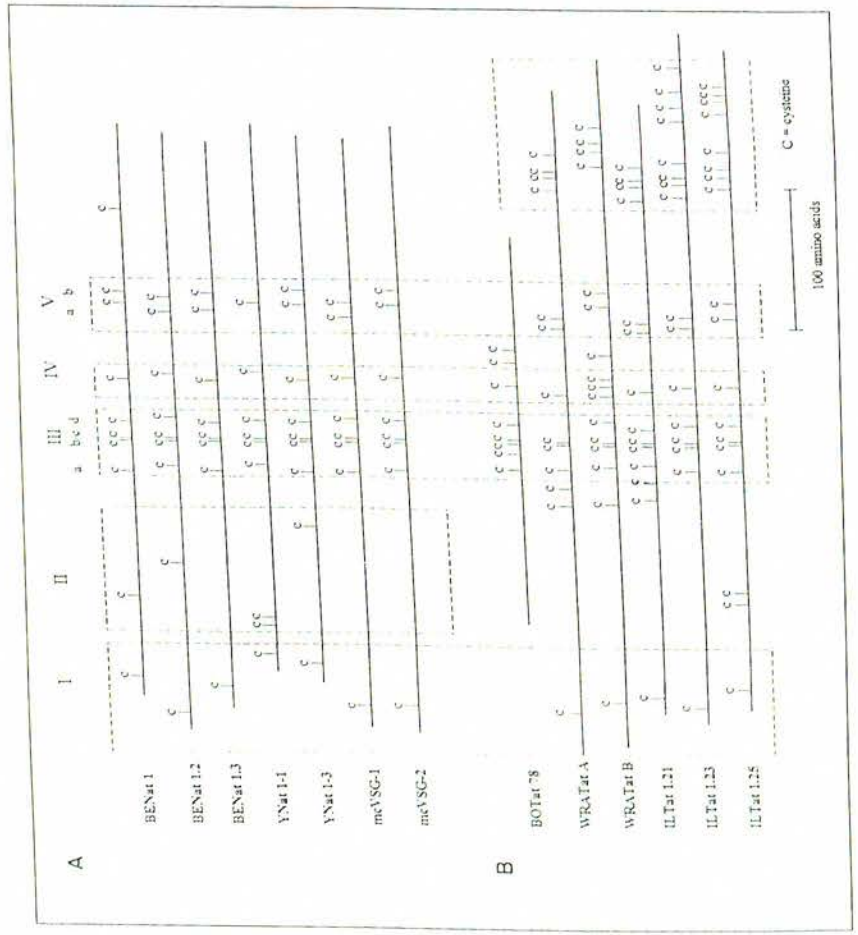


Abb.7
Grundmuster der Cystein –Verteilung in VSG's aus verschiedenen Trypanosomen-Stämmen bzw. Varianten. (aus Rausch et al. 1994, mit Genehmigung von Europ. J.Biochem. und des Autors) A – verschiedene Klone von *T.congolense*, B – verschiedene Klone von *T.brucei*. Die C's bezeichnen jeweils die Stellung der Cystein-Reste.

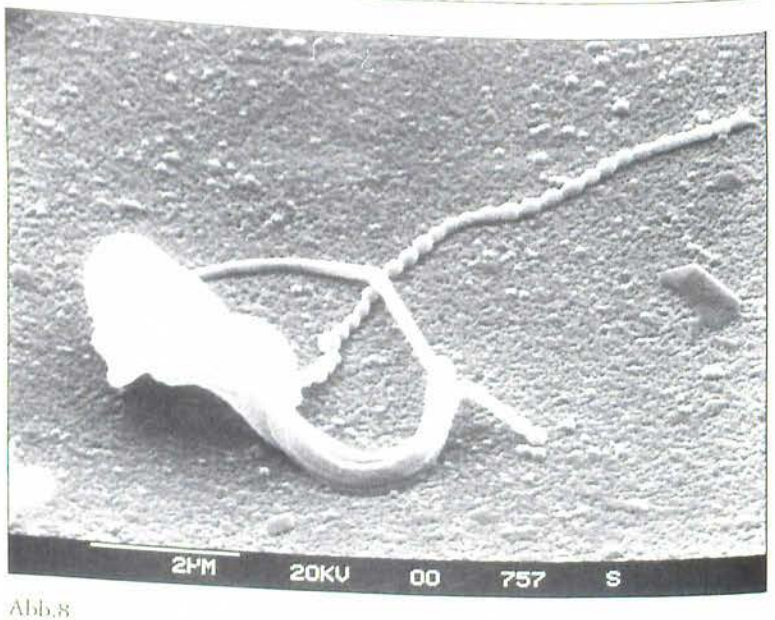


Abb.8
Bildung von Filopodien nach Kontakt eines Trypanosoms mit einem vernetzenden exogenen Liganden. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme, Vergr. ca. x 7000 (mit freundlicher Genehmigung von Dr. M. Shakibaei, Berlin)

Abstracts der Kurzvorträge

Infektion von *Paramecium bursaria* mit verschiedenen Hefen

Reinhard Abendschein, M. Dülz & Hans-Dieter Görtz
Biologisches Institut, Abteilung Zoologie, Universität Stuttgart, D-70550 Stuttgart

P. bursaria-Kulturen wurden von den endocytobiontischen Chlorella-Algen befreit und mit unterschiedlichen Hefen infiziert. Zur Herstellung der aposymbiontischen *P. bursaria* wurden mehrere Methoden getestet. Der Einsatz von Cycloheximid und ein von Pringsheim beschriebenes Verfahren mit halbgesättigter Gipslösung führten binnen kurzer Zeit zu aposymbiontischen Individuen.
Die Aposymbionten wurden in Hefesuspension inkubiert. Es konnten persistierende Infektionen von *P. bursaria* mit verschiedenen Hefespecies erzeugt werden. Die Hefezellen lagen jeweils einzeln innerhalb von Vakuolen im peripheren Cytoplasma vor. Die Anwesenheit von Hefen innerhalb von *P. bursaria* beeinflußte die Wachstumsrate der Wirtsorganismen unter den Kulturbedingungen nicht. Die etablierten Assoziationen konnten auch unter extremem Futtermangel nicht getrennt werden. Durch die Infektion von hefehaltigen *P. bursaria* mit homologen Zoochlorellen war es möglich, die endocytobiontischen Hefen zu verdrängen. Mit heterologen Zoochlorellen konnte lediglich in einem Fall die Verdrängung der endocytobiontischen Hefen aus der Symbiose beobachtet werden.

Overlooked – or introduced? Exotic marine protists in Central Europe

Norbert Hülsmann & Stephan Gollasch*
Institut für Zoologie, AG Protozoologie, Freie Universität, D-14195 Berlin, and *Zoologisches Institut und Museum, Universität Hamburg, D-20146 Hamburg

In a pilot study performed during summer 1994, ballast water of container vessels was examined for the occurrence of heterotropic free-living protists. The geographic origin of the water deballasted in German seaports is representative and reflects main regions such as the North and South Pacific, the Red Sea and the North Atlantic (Chesapeake Bay). The maximum timespan between ballasting and microscopical examination of living samples was eight weeks. The sampled material so far investigated contains 30 taxa

belonging to zooflagellates (7 species), amoeboid organisms (11) and ciliates (12). One strain (*Vannella*, Amoebozoa; from water ballasted in the Suez region) has to be considered as a new species so far undescribed.
In parallel investigations, different cultivation and enrichment techniques were used to maintain some strains as reference organisms for experimental survival studies, for in vitro introduction experiments, and for testing their possible biological role as risk-organisms harmful to indigenous biota. To these maintained strains belong the large ciliate *Condylostoma cf. magnum* and plasmodia of *Labyrinthula* spec., both from Baltimore / Chesapeake Bay. The latter strain is not identical with the indigenous species *Labyrinthula vitellina*, *L. macrocystis*, *L. coenocystis* and eight other native and undescribed Labyrinthula species, and must therefore be considered as introduced to German coastal waters. In experimental infection studies, this introduced species exhibits its ability to perforate chitinous cell walls of higher fungi and to act as (hyper-) parasite.

Porpostoma notatum: Ein Kristallbecher-bildender Scuticociliat mit negativ phototaktischer Orientierung

Hans-Werner Kuhlmann*, Richard Braucker** & Andreas G. Schepers*
*Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik der Universität Münster, Schloßplatz 5, D-48149 Münster, **Arbeitsgruppe. Zelluläre Erregungsphysiologie, Fakultät für Biologie, Ruhr-Universität, D-44780 Bochum.

Zellen des marinen Scuticociliaten *Porpostoma notatum* durchlaufen während ihrer asexuellen Reproduktion fünf charakteristische Stadien, welche sich sowohl bezüglich ihrer Morphologie als auch ihres Verhaltens mehr oder weniger deutlich voneinander unterscheiden. Die „Theronten", dieses sind ca. 130 – 190 µm lange, transparente, meist freischwimmende Zellen, stellen das nach einer Teilung voll ausdifferenzierte Stadium innerhalb des Lebenszyklus dar. Treffen Theronten auf eine geeignete Nahrungsquelle (z. B. verletzte Copepoden, Turbellarien, Anneliden), nehmen diese als „Trophonten" Nahrung auf und schwellen dabei auf das Vierfache ihrer ursprünglichen Größe an (Länge: 200 – 250 µm). Anschließend verlassen sie den Ort der Nahrungsaufnahme, runden sich zu eiförmigen, nun wieder freischwimmenden „Protomonten" ab und heften sich schließlich als „Tomonten", oft in kleinen Gruppen, an ein Substrat an. Dort umgeben sie sich mit einem Exkret, teilen sich ein- oder zweimal und bilden zwei bis vier „Tomiten", aus welchen neue Theronten hervorgehen. Bei 20 °C dauert der Lebenszyklus von *P. notatum* ca. drei Tage.

Mit Ausnahme der sich in Teilung befindenden Tomonten und der noch nicht ausdifferenzierten Tomiten besitzen alle Lebenszyklusstadien von *P. notatum* ein aus mehreren hundert Kristallplättchen aufgebautes, becherförmiges Organell. In sich teilenden Zellen und jungen Tomiten ist dieses Organell dagegen nur unvollständig enthalten. Das becherförmige Organell befindet sich rückseits der Oralhöhle in einer festen Position innerhalb der Zelle. Seine konkave Seite weist mit einer charakteristischen Abweichung von der Idealausrichtung zum anterioren Zellpol; die von den parallel angeordneten Kristallplättchen gebildete konvexe Seite weist in Richtung des posterioren Pols. Das *in vivo* vermessene Organell hat einen Durchmesser von ca. 5 – 8 µm und eine Tiefe von ca. 3 – 6 µm. Die einzelnen, plättchenförmigen Kristalle sind rechteckig oder quadratisch und haben eine Seitenlänge von ca. 1 µm. In für die Elektronenmikroskopie vorbereiteten Präparaten konnten die Kristallplättchen bislang nur in Ausnahmefällen dargestellt werden (Fixierung: 2,5% Glutaraldehyd in 100 mM PIPES, pH 7,2, anschl. 1% OsO_4; Entwässerung in Ethanol; Einbettung in Epon 812; Kontrastierung der Ultradünnschnitte mit 4% Uranylacetat und 0,2% Bleicitrat). An Stelle der Kristalle erkennt man im Präparat längliche „Löcher", deren räumliche Anordnung den Schluß nahelegt, daß es sich dabei um Orte handelt, an welchen sich ehemals die einzelnen Kristalle befunden haben. Die Breite der einzelnen Löcher beträgt im Einklang mit dieser Annahme etwa 1 µm; ihre Tiefe beträgt 80 – 100 nm. Insgesamt lassen sich in EM-Präparationen etwa 10 Schichten derartiger Löcher erkennen; sie sind jeweils von einer gleich starken Cytoplasmaschicht hinterlagert. Im Zentrum des becherförmigen Organells befinden sich mehrere Bündel fädiger, elektronendichter Strukturen.
Zur Funktion des becherförmigen Organells von *P. notatum* gibt es gegenwärtig keine gesicherten Erkenntnisse. Der Aufbau des Organells, insbesondere die Anordnung der alternierenden Kristall- und Cytoplasmaschichten, weist jedoch große Ähnlichkeiten mit im Tierreich verwirklichten, lichtreflektierenden Oberflächen auf (vgl. Land 1972). Zur Klärung der Frage, ob *P. notatum* grundsätzlich zu einer Lichtwahrnehmung in der Lage ist, wurden Theronten und Protomonten in eine horizontale Versuchskammer gegeben und unilateralem, weißen Licht der Stärke 10 klx ausgesetzt. Die Schwimmbewegungen der Zellen wurden mit Hilfe eines Videosystems aufgezeichnet, digitalisiert und mit Hilfe eines Computerprogramms ausgewertet. Während die Theronten eine weniger deutliche, entweder positive

oder negative Phototaxis zeigten, orientierten sich die Protomonten gezielt von der Lichtquelle weg (r-Wert: 0,7). In weiteren Versuchen gilt es nun zu klären, ob bzw. in welchem Maße die phototaktischen Reaktionen von *P. notatum* von der Präsenz des becherförmigen Organells in d/Berline abhängig sind.

References

Land, M.F. (1972): The physics and biology of animal relectors. Prog. Biophys. Mol. Biol., 24: 75-106.

Axenic and monoxenic cultivation of *Balamuthia mandrillaris* (Visvesvara et al. 1993) Leptomyxidae

Rolf Michel* & K. Janitschke**
* Ernst-Rodenwaldt-Institut, Med. Parasitologie, Viktoriastr. 11-13, D-56065 Koblenz, ** Bundesgesundheitsamt, Robert-Koch-Institut/Berlin

The leptomyxid amoeba *Balamuthia mandrillaris* a new agent of granulomatous amoebic encephalitis in humans and animals was isolated first at necroscopsy from the brain of an 8 month-old mandrill from the San Diego Zoo that died of meningoencephalitis (Visvesvara et al. 1990). This strain (CDC:VO 39) could be grown only on African green momkey kidney cell culture (E_6) but neither on non nutrient agar plates covered with a lawn of *E.coli* nor on other cell lines inoculated with the parasites. The original strain (CDC:VO 39) on E_6-cells kindly provided to one of us (KJ) was transferred in our laboratory from a culture with E_6 cell line to several other media used for growth of free living amoebae and parasites without any success. Only when the trophozoites were inoculated to NN-agar plates prepared with 8‰ sea salt (Wigand GmbH) they persisted for a long period of time showing their normal polymorphic shape without any multiplication. When they were grown on a lawn of *Phyllobacterium* sp. by adding the salt tolerant *Acanthamoeba* strain 312-1 (*A. quina/lugdunensis*) they multiplied readily so that they could be subcultivated continuously.

In order to grow *Balamuthia* axenically in a cell free medium the parasites were transferred from E_6 cell-culture to modified Chang-Medium (SCGYE-medium, De Jonckheere 1977) and on enriched Chang-Medium (Chang S) both of them prepared with a 8‰ sea salt solution.

After a time lag of adaption the parasites multiplied also readily at 30 – 36°C in these two media within tissue culture flasks (Lux). The doubling time of the trophozoites at 30°C were 32,59 h and 35,84 h in Chang + SS and Chang special + SS respectively with corresponding „specific growth coefficients" μ of 0.51 and 0.46. A growth curve for each of the two media is presented in Fig. 1. It is recommended to transfer the trophozoites to fresh medium every two weeks.

Conclusions: The media described above are suited for mass propagation of Balamuthia for biochemical, electronmicroscopic purposes, and for antigen production. If the media are suited for diagnostic purposes should be confirmed by inoculation with brain/tissue from infected laboratory animals. Since this thermophilic amoeba species has not been isolated from the environment up to now the need of a relative high salt concentration could be a hint for its natural occurence in brackish water of warm countries for example.

References

De Jonckheere, J. (1977): Use of an axenic medium for differentiation between pathogenic and nonpathogenic *Naegleria fowleri* isolates. Appl. Env. Microb., 33: 751.

Visvesvara, G. S., Martinez, A. J., Schuster, F. L., Leitch, G. J., Wallace, S. V., Sawyer, T. K. & Anderson, M. (1990): *Leptomyxid ameba*, a new agent of amebic meningoencephalitis in humans and animals. J. Clin. Microbiol., 28: 2750-2756.

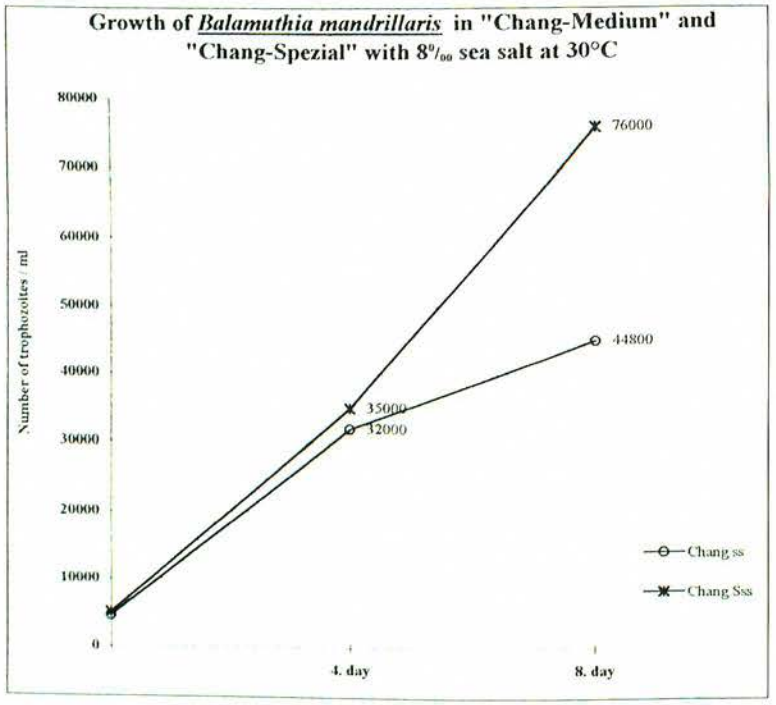


Fig. 1

Effect of inhibitors on chitin synthesis in the heterotrich ciliate *Eufolliculina uhligi*

Gabriele Schermuly & Maria Mulisch
Zoological Institute, Department of Experimental Morphology, University of Köln, Weyertal 119, D-50931 Köln

The sessile marine ciliate *Eufolliculina uhligi* lives inside a bottle-shaped lorica which consists mainly of β-chitin. A motile, non-feeding swarmer that is produced by division of the sessile cell (trophont) appears to deposit the chitin exocytotically during lorica formation.
Previous studies indicate that the trophont but not the swarmer synthesizes the chitin. The chitin is probably packed into vesicles and transported into the future swarmer during cell division. Analysis of vesicle material reveals a high content of N-Acetylglucosamine-rich glycoproteins (chitoproteins).
In order to find out whether these chitoproteins are involved in chitin synthesis of *E. uhligi*, we incubated trophonts with the chitin precursor N-Acetyl-D-[1-^{3}H]-glucosamine (^{3}H-GlcNAc) in combination with a) inhibitors of glycosylation, such as Tunicamycin (TM) and Monensin and b) inhibitors of chitin synthetase like Diflubenzuron (DFB).
TM (10 µg/ml) that inhibits the first step in N-linked glycosylation causes a 50% decrease in ^{3}H-GlcNAc incorporation into chitin. The carboxylic ionophore Monensin disrupts Golgi trafficking. Monensin (10^{-6} – 10^{-7} M) causes a 70% decrease in ^{3}H-GlcNAc incorporation into chitin. DFB is an inhibitor of various insect chitin synthetases and blocks ^{3}H-GlcNAc incorporation into chitin by 50%.
Our results support the idea that chitin synthesis in *E. uhligi* involves the Golgi apparatus and is linked to the glycoprotein pathway.

Effects of an asymmetric triazine derivative, HOE 092 V, on the plasmodial developmental stages of *Hennegyua laterocapsulata* Landsberg, 1987 (Myxozoa): An ultrastructural study

Günter Schmahl*, Wolfgang Raether** & Austin Obiekezie***
* Lehrstuhl für Spezielle Zoologie und Parasitologie, Ruhr-Universität Bochum, Postfach 102148, D-44780 Bochum, ** Hoechst AG, Postfach 800320, D-65926 Frankfurt, *** Institute of Oceanography, University of Calabar, CRS, Nigeria

In research for chemotherapy of fish parasitized by myxosporeans an asymmetric triazine derivative, HOE 092 V, 2-(3,5-α-dichloro-4-(4-methylsulfonylphenoxy)-phenyl)-1-methyl-hexahydro-1,2,4-triazine-3,5-dion, was tested in vivo against *Hemeguya laterocapsulata* parasitizing the skin of hybrid catfishes (*Clarias gariepinus x Heterobranchus bidorsalis*). Naturally infected catfish were incubated in water containing 0; 2.5; 5; 10 µg HOE 092 V/ml or the pure solvent for 3 h. After the treatment the plasmodia were studied by means of light and transmission electron microscopy. Starting with a dose of 2.5 µg HOE 092/ml, the pericyte's outer membrane was broken in places. In the multicellular stages the rough endoplasmic reticulum of the capsulogenic cells was enlarged. Treatment with 5 µg HOE 092 V/ml led to ruptures of the limiting outer membrane of the capsulogenic cells and to vacuolization of their peripheral cytoplasm. In nearly mature pansporoblasts, the cytoplasmic content of the valvogenic cells was destroyed to a large extent, and, in addition, a decrease in the number of spherical inclusions within the sporoplasm was observed. After treatment with 10 µg HOE 092 V/ml the degree of the damage increased and the sporoplasm of the nearly mature pansporoblast shrank. For all drug concentrations tested, a reduction in the number of ribosomes was observed in the advanced multicellular stages. Regarding these results, the medical bath containing low concentrations of HOE 092 V is a novel and easily managed mode of treatment against *H. laterocapsulata* and other myxozoan species.

Carp coccidiosis: Pathohistological observations

Dieter Steinhagen, Nicole Hemmer & Simone Jendryšek
Fish Diseases Resssearch Unit, School of Veterinary Medicine, PO Box 71 11 80, D-305 15 Hannover

Young carp from hatchery populations harbor massive infections with *Goussia carpelli*, the causative agent of enteritic coccidiosis in carp. During the development of *G. carpelli*, intestinal epithelium cells of laboratory infected carp showed an increased turnover compared to uninfected controls. The increaded proliferation of epithelial cells corresponded to parasite development and was noticed from early merogony at day 4 post infection (PI) to oocyst formation day 10 PI. Proliferating cells were identified in the tissue immunohistochemically by bromodeoxyuridine (BRDU) uptake and a monoclonal antibody. With increasing parasite load during merogony, the microvillar zone of infected epithelium cells degenerated, heavily infected

enterocytes deteriorated and fargoing epithelium losses occurred. In severe infections, the lamina propria was damaged, and an atrophy of mucosal folds resulted in the destruction of the mucosa relief. Regeneration of destroyed tissue started with a cover of naked lamina propria with squamous or cubic cells. As could be shown by BRDU-labeling, the regeneration originated from epithelium remnants in basal tissue regions. The cells had contact by desmosomes, few microvilli, a reduced number of cell organelles, an increased contents of ribosomes and no clear zonar arrangement of organelles and therefore were supposed to represent undifferentiated epithelium cells. With further development of the parasite during gamogony and sporogony, the tissue regenerated and the mucosal relief was restored. The juvenile epithelium differentiated into highly specialized columnar enterocytes. With the occurrence of oocysts pathological reactions had subsided.
Our studies revealed, that infections with the gut dwelling coccidian *Goussia carpelli* caused severe tissue damage in carp and therefore should be considered to be pathogenic for fish fry.

Spontaneous and induced side-stepping („avoiding") reactions in behaviour of the marine ciliate *Euplotes vannus* (Hypotrichida)

Christian Stock & Wolfgang Lueken
Fachbereich Biologie/Chemie, Barbarastr. 11, Universität Osnabrück, D-49069 Osnabrück

The aim of recording the locomotory behaviour of the marine ciliate *Euplotes vannus* was to find special, comparable behavioural elements, which occur in none-stimulated and chemically or sexually stimulated cells. We have found that the side-stepping reaction (SSR) is a behavioural element, that differs in dependence on the kind and grade of stimulation.
Walking in *Euplotes vannus* can be splitted into three geometric components, straight on segments, rightward arcs, and leftward arcs, that are connected to each other by motor reactions (Ricci et al. 1987). An exceptionally impulsive motor reaction is the SSR, during which the cell describes changes in direction within a very short time and with angles as high as 180°. Three kinds of SSRs have been distinguished: the spontaneous SSR, which is performed spontaneously, the induced SSR, which can be caused by chemical or mechanical stimulation, and the „mating SSR", which is induced by sexucell stimulation after mixing cells of two different mating types. The present

paper focusses on spontaneous and induced SSRs, but also consider „mating SSRs". Cells were observed in dark field, recorded with a video-camera, and data were digitized and analysed by the computer programs Biotrack 3, Wintrack 1.6, SigmaPlot and CorelDraw.

Fig. 1A shows a spontaneous SSR. The white ellipses symbolize the cell's size, their spatial intervals during 800 ms each indicate the velocity of the cell. It moves forward, stops, runs backwards on its track, rotates around ist posterior end and then creeps forward in another direction. In Fig. 1B chemically induced SSRs are shown. The cell was stimulated with the supernatant of a bacterial suspension, which elicits a lot of SSRs directly after its addition.

These obvious differences of spontaneous and induced SSRs have been analysed with respect to the frequency of appearance, the size of angles and the lenght of the backward movement. Induced SSRs (38-40 / min) are tenfold more frequent than spontaneous SSRs (3-5 / min). A second parameter is the angle described by the cell during ist change in direction (Fig. 2). Characteristic values for spontaneous SSRs are between 90° and 135°, the angles of induced SSRs are distributed between 30° and 60°. A special feature of induced SSRs is the curvature of backward movements (Fig. 3, solid line) during which the cell describes a segment of a circle. This contributes to the total angle of the measured directional change, because as longer the displacement during the backward movement as larger is the angle (Fig. 4).

Sexually stimulated cells (Fig. 5) perform a lot of SSRs and larger angles than chemically induced cells (cf. Fig. 1B).

The regulation of this behaviour by the membrane potential will be analysed next. Further investigations will also concern the movement of the cirri, that translate the membrane potential into the rotation around the posterior end.

References

Ricci et al. (1987): The ethogramm of *Euplotes crassus*, Ciliata, Hypotrichida, I. The wild type. Europ. J. Protistol., 23: 129-140.

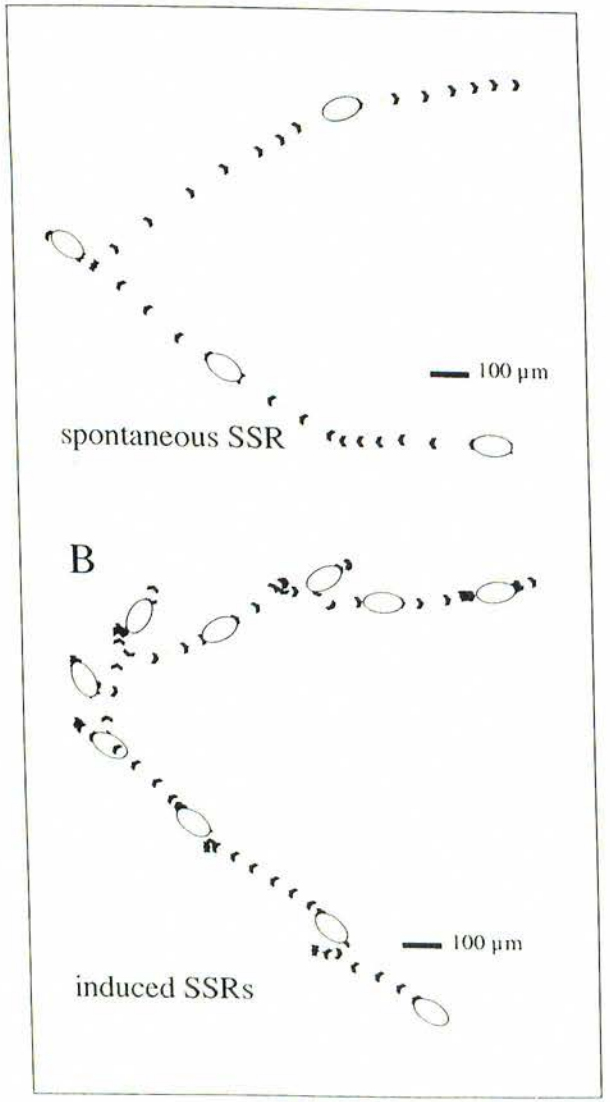


Fig. 1 A

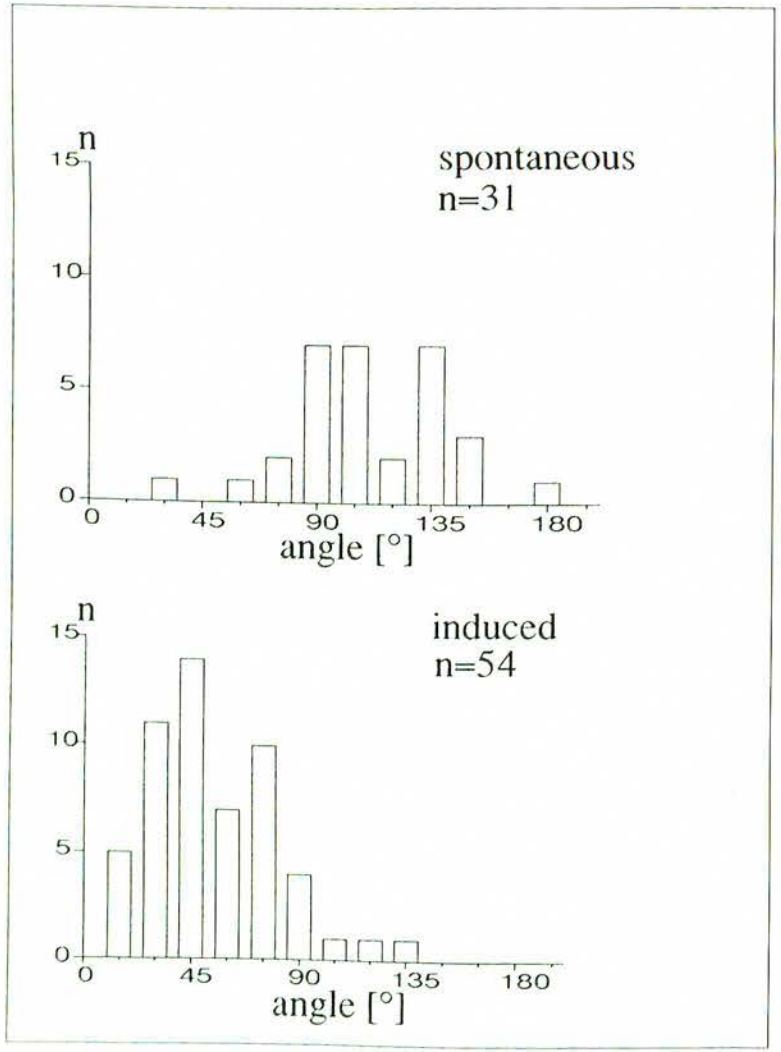


Fig. 2

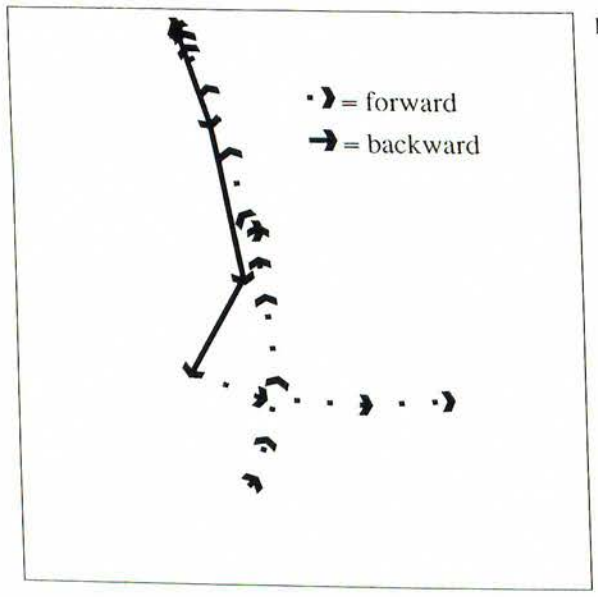


Fig. 3

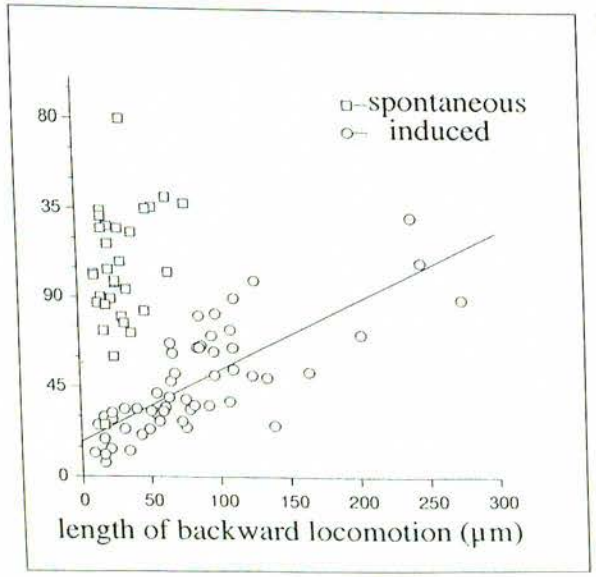


Fig. 4

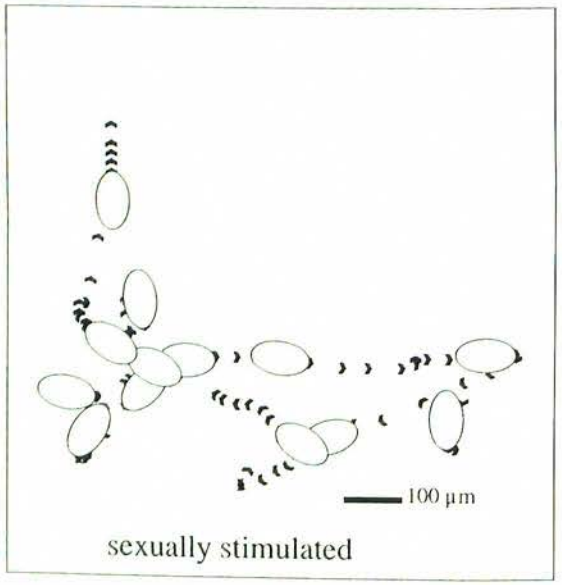


Fig. 5

Regulation of ciliary beat direction in *Didinium*

Petra Ullrich & Hans Machemer
Arbeitsgruppe Zelluläre Erregungsphysiologie, Fakultät für Biologie, Ruhr-Universität Bochum, D-44780 Bochum

The cilia of *Didinium* beat at resting potential (-35 mV) with a frequency of 14 Hz with the effective stroke directed to the posterior and left side of the cell. Experiments using the voltage-clamp-technique showed that hyperpolarizations up to -70 mV changed neither the frequency nor the direction of beating. Depolarizations of more than 5 mV caused a sudden increase in frequency to 26 Hz associated with a near 180° switch in beat direction (reversed beating; Mogami, Pernberg & Machemer 1990: Cell Calcium 11, 665-673). The beat angle (offset of the effective stroke from the longitudinal axis (posterior = 0°), measured in clockwise direction) was examined in the voltage range (5 mV) between the resting potential and the minimal depolarization to cause reversed beating. At resting potential the beat angle fluctuated between 20° and 60° (mean: 40°). Applying a sequence of small voltage steps, no gradual resetting of the beat angle occurred with rising depolarization. In all experiments the beat angle was in the range between 20° and 60° and ciliary inactivation took place at a threshold 2 to 4 mV positive to the resting potential. After the end of depolarizing voltage steps, frequency and beat angle decreased as a linear function of time. This indicates that the intraciliary Ca^{++} concentration regulates ciliary activity comparable to other ciliates, but the voltage-depentent activation of ciliary Ca channels is less well controlled in Didinium. (Supported by DARA, grant 50WB-93193)

Orientational responses of the marginal cirri of *Stylonychia mytilus* to small voltage signals

Christiane Vank & Hans Machemer
Arbeitsgruppe Zelluläre Erregungsphysiologie, Fakultät für Biologie, Ruhr-Universität Bochum, D-44780 Bochum

The marginal cirri of the hypotrich ciliate *Stylonychia mytilus* are predominantly motionless at resting potential with an orientation more or less perpendicular to the cell surface. Applications of small voltage steps under voltage clamp

conditions induced slow cyclic movements, which differ from the noncyclic movements (inclinations) evoked by slow voltage ramps (De Peyer & Machemer 1983). 40 – 60 ms after the onset of a 3 mV hyperpolarization of the marginal cirri started to perform a complete beating cycle. Microscopic analysis shows that they shifted toward the ventral side, moved in posterior-ventral direction and ended with an anteriad hift. The postures after these movements were nearly identical with those prior to the onset of the stimulus. Following a 3 mV depolarization, the cirri started to move during the first 20 ms of the stimulus. They performed an incomplete beating cycle with the posterior part missing. The movement started with an anterior and ventral shift, continued in a anterior direction and went back into focus. After completion of this, the marginal cirri pointed in an anterior direction. Responses of the cirri were measured by the angle φ (anterior: 0°, posterior: 180°) and the maximum angular shift ($\Delta\varphi_{max}$) was determined. The $\Delta\varphi_{max}$-values correlated positively with the offset from the resting angle. A *depolarization*-induced maximum angular shift grew with the resting angle. A *hyperpolarization*-induced maximum angular shift decreased with the rising resting angle. From these we data conclude that both depolarization and hyperpolarization tend to activate the marginal cirri, during their cyclic motion, to pass through a predetermined maximal orientation. (Supported by DARA, grant 50WB93193.)

Genetic characterization of clonal cultures of testate amoebae – a first approach using RAPD-PCR

Manfred Wanner & Joerg Naehring*
Institute of Biology II (Zoology), *Institute of Biology I (Botany), RWTH, D-52056 Aachen, Germany

Clonal cultures were used to test the influence of environmental factors on growth, shell size and morphology of terrestrial testate amoebae. Culture growth and shell morphology of all species investigated were highly variable under altered environmental conditions. However, same variability could repeatedly be obtained. This points to new possibilities in bioindication, but also implies consequences for taxonomical work based on shell characteristics. Therefore a genetic approach based on RAPD-PCR (Williams et al. 1990) was developed to complement ecological and taxonomical data. The pattern of amplified DNA fragments was highly reproducible if paired random oligonucleotide primers were used. Nearly all analyzed cultures (*Cyclopyxis kahli, Cyclopyxis eurystoma, Euglypha strigosa*, and *Trinema lineare*) gave specific fingerprints depending on clone, species and genus. However surprisingly, serveral cultures without visible eukaryotic contaminations showed similar patterns of amplified DNA fragments with and without amoebae. Therefore it is assumed that some for the corresponding amoeba clone specific bacterial derived DNA had been amplified. This problem could be circumvented by using isolated nuclei of testate amoebae treated with proteinase K for PCR. At present, different DNA-extraction protocols are tested, using these nuclei as a reference.

References

Williams et al. (1990): Nucl. Acids Res., 18: 6531-6535.

Abstracts der Poster

Improved technique to evaluate the saprobic index by using ciliates (Ciliophora, Protozoa)

Hubert Blatterer
Amt der Oberösterreichischen Landesregierung, Unterabteilung Gewässerschutz, Stockhofstraße 40, A-40210 Linz, Austria

Changes in organic pollution are not well reflected by the saprobic index (Pantle & Buck; Zelinka & Marvan) if confined to certain indicatorgroups (e. g. ciliates, macrozoobenthos). Resulting systematic errors have to be corrected. An improved method for ciliates is introduced. The modified index leads to a better graduation, especially in the critical water quality classes II and II-III. Guidelines for collecting samples and estimating abundances are given, as well as examples for a moderately polluted and a strongly polluted running water.

Prevalence of Acanthamoebae, Naegleriae and other free living amoebae in the course of potable water treatment in six treatment plants

Ralf Hoffmann, Rolf Michel & D. Hofmann
Ernst-Rodenwaldt-Institut / Koblenz, Postfach 7340, D-56065 Koblenz

In the course of a project sponsored by the „BMFT", we investigated the prevalence and behaviour of free living amoebae in six representative drinking water works. Three well water works utilizing the surface water of an adjacent river in order to enrich the well water and three dam water utilizing treatment plants were investigated for the occurrence of amoebae in the raw water, during different steps of treatment up to the pure water supply. Free living amoebae are distributed ubiquitous. Their natural habitat are substrates, consisting of biofilms of bacteria, fungi and/or algae, used as food organisms. In addition to their occurrence in natural environment, amoebae were found in distinct sanitary facilities like tap water, medicinal baths and dental units. Some species especially of the genera *Acanthamoeba* and *Naegleria* are known as pathogenic agents of human beings, causing acute or chronical meningoencephalitis. Recently, increasing numbers of cases Acanthamoeba caused keratitis of the human are identified. Moreover, free living amoebae can serve as vectors by harbouring legionellae, listeriae, pseudomonadae and other pathogenic and non pathogenic bacteria, contributing to distribution of these organisms. Within the amoebic trophozoites or cysts, the bacteria

can be protected against chlorine and other biocides in concentrations normally used for disinfection.

Watersamples of each treatment plant investigated were collected twice a year. The concentration of amoebae within water samples was determined as number of these protozoa per liter by filtration of decreasing volumes through 0.45µm nitrocellulose filters (acc. to CERVA 1971). The species composition of free living amoebae was determined after filtration of 1 and 0.1L water samples. In both cases, the filters were cultivated, the surface upside down, on 1.2% NN-agar (acc. to PAGE 1988) at temperatures from 30° to 40°C. Additionally, samples of sediments and biofilms were taken from available places and were cultured on NN-agar and within water-cultures. Virulence associated characteristics like thermophilic growth and selective growth in a liquid medium led to selection of potentially pathogenic strains among all isolated amoebae of the genus *Acanthamoeba* and *Naegleria*. In the course of our investigation it was shown, that the different steps of water treatment principially led to a decrease of the numbers of these protozoans found in raw water. In most cases, no amoebae could be detected in pure water samples. However, amoebae were isolated in rare cases also from pure water, that show one possible pathway how these protozoa might get into the distribution system. Consequently thermophilic Acanthamoebae could be isolated from the drinking water supply fed from one of the six treatment plants investigated by us. This is in agreement with observations of amoebae from tap water from several authors e.g. MERGERIAN (1983) and DERR HARFF et al. (1978). In streaming rivers and brooklets, we detected significant higher rates of amoebae than in calm dam water. Well water samples range from not detectable up to 80 amoebae per liter. In one case we even found *Naegleria australiensis*, an obligate pathogen to mice, in a well water sample. This thermophilic and pathogenic species we isolated from different sources of the three well waterworks investigated. 7 strains were derived from water samples, 17 strains from sediments, plants or mud. The numbers of thermophilic Acanthamoebae strains isolated were 31 and 75 respectively. The processing steps like flocculation/sedimentation and filtration led to an effective reduction of free living amoebae in most cases. We observed a seasonal relationship in the frequency of Naegleriae with more strains in the warm season as well as higher rates in other species. Finally, more investigations are neccessary to increase our knowledge of these protozoa in relation to the water treatment process.

References

CERVA, L. (1971): Studies of Limax Amoebae in a swimming Pool. Hydrobiologia, 38: 141-161.

DERR-HARF, C., MOLET, B., SCHREIBER, J. & KREMER, M. (1978): Épidémiologie des amibes libres dans les eaux de Strasbourg. Annales de Parasitologie (Paris), 53(5): 467-477.

MERGERIAN, H. (1983): Isolations of free-living amoebae from tap waters of Goettingen and County. Third Intern. Conference on small free-living amoebae, Fort Collins, Colorado USA.

PAGE, F.C. (1988): A new key to freshwater and soil gymnamoebae. Freshwater Biological Association, Scottish Marine Biological Association, Natural Environment Research Council.

Zur Verbreitung und Bedeutung von Phototaxis bei Ciliaten

HANS-WERNER KUHLMANN
Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik der Universität Münster, Schloßplatz 5, D-48149 Münster

Phototaxis, darunter versteht man die Orientierung frei beweglicher Zellen oder Organismen in Abhängigkeit von der Lichtrichtung, ist bislang für nur wenige Ciliaten bekannt. Bei diesen handelt es sich entweder um auffällig gefärbte Arten wie *Stentor niger* (TUFFRAU 1957) und *S. coeruleus* (SONG et al. 1980), um Stigma-bildende Arten mit lokalen Ansammlungen von farbigen Vesikeln wie *Chlamydodon* spec. (KUHLMANN & HEMMERSBACH-KRAUSE 1993a) und *Nassula citrea* (KUHLMANN & HEMMERSBACH-KRAUSE 1993b), um Arten mit dunklen Pigment- oder Kristallansammlungen wie *Strombidium oculatum* (FAURÉ-FREMIET 1948), *Fabrea salina* (COLOMBETTI et al. 1992) und Porpostoma notatum (KUHLMANN et al., siehe vorliegende Festschrift) oder um Arten mit einem „Lieberkühn'schen Organell" wie *Ophryoglena catenula* (KUHLMANN 1993), *O. utriculariae* (KUHLMANN unveröffentl.), *O. macrostoma* (KUHLMANN unveröff.) und *Ichthyophtirius multifiliis* (KUHLMANN unveröffentl.). Lediglich eine noch unbestimmte *Urotricha*-Art, welche sich diaphototaktisch orientieren kann (KUHLMANN unveröff.), besitzt keines der aufgeführten Merkmale.

Ob, bzw. in welchem Maße morphologische Besonderheiten für das phototaktische Verhalten von Ciliaten mit verantwortlich sind, ist derzeit noch nicht hinreichend geklärt. Der Befund, daß Stigmadefiziente Zellen der Gat-

tung *Chlamydodon* und ebenso durch Mikromanipulation vom „Lieberkühn'schen Organell" befreite Zellen dreier *Ophryoglena*-Arten ihre Fähigkeit zur Phototaxis temporär – in der Regel bis zur Neubildung der abhanden gekommenen Organelle – verlieren, spricht jedoch zumindest hinsichtlich der untersuchten Arten für eine solche Annahme.

Warum orientieren sich Ciliaten aber überhaupt phototaktisch? Ganz im Gegensatz zu den photoautotrophen Flagellaten ziehen die heterotrophen Ciliaten keinen unmittelbaren Nutzen aus einer zum Licht hin gerichteten Orientierung. Auch die biologische Bedeutung der negativen Phototaxis (wenn sie nicht, wie im Falle von *S. coeruleus*, dem Ausweichen vor zu intensiver Bestrahlung dient, Häder & Häder 1991) oder einer Diaphototaxis ist nicht sogleich zu erkennen. Der Schlüssel zur Beantwortung der Frage könnte darin liegen, daß zur Phototaxis befähigte Ciliaten in ganz besonderem Maße von *ihrem Fütterungszustand abhängige* Reaktionen zeigen (in vielen Fällen kommt es nach Futteraufnahme zu einem Wechsel der Orientierungsrichtung). In diesem Punkt unterscheiden sie sich von den Flagellaten, deren phototaktische Reaktionen qualitativ wie quantitativ in erster Linie von externen Parametern (z. B. der Intensität oder der Wellenlänge des Lichts) beeinflußt werden. Wenn aber der Fütterungszustand das Photoverhalten eines Ciliaten entscheidend bestimmt, dürfte die biologische Bedeutung des Phänomens vorrangig im Umfeld seiner (Räuber-) Beute-Beziehungen gesucht werden: Es wäre biologisch sinnvoll, wenn hungrige Zellen auf der Suche nach einer nicht gleichmäßig im Biotop verteilten Beute dorthin schwimmen würden, wo sie diese auch mit hoher Wahrscheinlichkeit antreffen würden. So folgen Theronten vieler *Ophryoglena*-Arten z. B. ihren potentiellen Beuteorganismen (Rotatorien, Turbellarien, Copepoden, etc.) zum Licht. Auch Urotricha könnte, indem die Zellen sich rechtwinklig zur Lichtrichtung orientieren, seiner Beute, nämlich kleinen Flagellaten, folgen; zumindest für marine Dinoflagellaten ist Diaphototaxis nachgewiesen worden (Eggersdorfer & Häder 1991). Stigma-bildende Ciliaten, spezialisiert auf ganz bestimmte Arten von Cyanobakterien, sollten dorthin schwimmen, wo diese Formen wachsen. Sobald die Nahrungsaufnahme aber erfolgt ist, sollte sich die Situation für alle hier genannten Ciliaten grundsätzlich ändern: Vorrangig dürften diese nun das Ziel verfolgen, mindestens bis zu ihre Reproduktion am Leben zu bleiben. Nahezu alle bisher bezüglich ihrer phototaktischen Reaktionen untersuchten Ciliaten-Arten zeigten in gut gefüttertem Zustand eine ausgeprägte negative Phototaxis, ein Umstand, den man dahingehend interpretieren könnte, daß in dunkleren Bereichen eines Gewässers die Anzahl potentieller Räuber vergleichsweise geringer sein könnte als in den hellen, oberflächennahen Gewässerschichten, oder aber daß die Chance eines Räubers, seine Beute erfolgreich zu ergreifen, dort geringer ist. Schließlich wäre es aber auch denkbar, daß phototaktisches Verhalten bei Ciliaten die Auffindung eines Konjugationspartners begünstigt. Sowohl für *Chlamydodon* spec. als auch für *Nassula citrea* konnte die Rate der innerhalb einer bestimmten Zeit gebildeten Konjugationspaare bei unidirektionaler Beleuchtung einer Experimentierkammer signifikant erhöht werden. Die Ursache für diesen Befund ist wahrscheinlich in der dabei auftretenden Photoakkumulation der Zellen zu suchen.

Literatur

Colombetti, G., Marangoni, R. & Machemer, H. (1992): Phototaxis in *Fabrea salina*. Med. Biol. Environm., 20: 93-100.

Eggersdorfer, B. & Häder, D.-P. (1991): Phototaxis, gravitaxis and vertical migrations in the marine dinoflagellates, *Peridinium faeroense* and *Amphidinium caterea*. Acta Protozool., 30: 63-71.

Fauré-Fremiet, E. (1948): Le rythme de marée du *Strombidium oculatum* Grüber. Bull. Biol. France-Belique, 82: 3-23.

Häder, D.-P. & Häder, M. H. (1991): Effects of solar radiation on motility in *Stentor coeruleus*. Photochem. Photobiol., 54: 423-428.

Kuhlmann, H.-W. (1993): Life cycle dependent phototactic orientation in *Ophryoglena catenula*. Europ. J. Protistol., 29: 344-352.

Kuhlmann, H.-W. & Hemmersbach-Krause, R. (1993a): Phototaxis in an „eyespot"-exposing ciliate. Naturwissenschaften, 80: 139-141.

Kuhlmann, H.-W. & Hemmersbach-Krause, R. (1993b): Phototaxis in the „stigma"-forming ciliate *Nassula citrea*. J. Photochem. Photobiol. B: Biol., 21: 191-195.

Song, P. S., Häder, D.-P. & Poff, K. L. (1980): Phototactic orientation by the ciliate, *Stentor coeruleus*. Phtotchem. Photobiol. 32: 781-786.

Tuffrau, M. (1957): Les facteurs essentiels du phototropis ne chez le cilié hétérotriche *Stentor niger*. Bull. Soc. Zool. de France, 82: 354-356.

Wild type and kin241 mutant of *Paramecium tetraurelia*: a comparison of electrophysiological and gravikinetic properties

Ute Nagel & Hans Machemer
Arbeitsgruppe Zelluläre Erregungsphysiologie, Ruhr-Universität Bochum, D-44780 Bochum

Mechanical stimulation of a *Paramecium* cell at the anterior end causes depolarization and similar stimulation at the posterior end leads to hyperpolarization. This differential response is due to the graded distribution of two types of mechanoreceptor channels (Ca^{2+}- and K^+-channels) along the longitudinal axis of the cell. We assume that reception of the gravity vector is mediated by these mechanoreceptor channels.
The monogenic mutant, kin241, is modified in terms of size, cortical pattern, and distribution of nuclei (Jerka-Dziadosz 1992). Because these properties are subject to an antero-posterior organizing principle, it is possible that also the distribution of the mechanoreceptor channels is affected by the mutation. The analysis of swimming behaviour reveals clear differences between wild type and mutant in swimming velocity, orientation in the field of gravity, sedimentation rate, and gravikinesis. Electrophysiological investigations show no significant differences in the basic electric properties (membrane potential, input resistance, capacity) of mutant and wild type. Possibly the mutation affects the properties of the mechanoreceptor channels or their distribution on the cell surface. (Supported by DARA, grant 50WB93193)

References

Jerka-Dziadosz, M. et al. (1992): Development, 115: 319-335.

A new species of the genus *Gastronauta* (Protozoa, Ciliophora) from activated sludge

Roland Oberschmidleitner & Erna Aescht
Biologiezentrum des Oberösterreichischen Landesmuseums, Johann-Wilhelm-Klein-Straße 73, A-4040 Linz, Austria

At the moment there are four well known *Gastronauta* species, which can be distinguished by the arrangement of the ventral kineties and the composition of the dorsal brush. *Gastronauta membranaceus* and *G. derouxi* have a non-ciliated postoral field. Their innermost kinety of the right postoral field bends anteriorly sharply to the left crossing the non-ciliated postoral field. The new species (description in preparation) has also a non ciliated postoral field but differs by two innermost kineties bent to the left. *Gastronauta clatratus* is clearly separated from these three species by a ciliated postoral field. The dorsal brush may consist of two short kineties, viz., one at anterior end in meridian and the other in anterior third near left margin of circumoral kinety like in *G. membranaceus*, or of four short kineties, viz., one at anterior end, one at posterior end, and two near anterior left margin as in *G. clatratus*. A dorsal brush consisting of 5-7 groups of spaced, paired basal bodies at anterior and left margin characterizes *G. derouxi*, whereas our species shows 3-5 groups of 2-6 basal bodies (total number is usually twelve, including one group of six kinetids). The most similar species, *G. derouxi*, has at present only been found in moss and soil. In the three samples, collected so far in the sewage treatment plant Asten near Linz (Upper Austria), the new species was eudominant (individual dominance > 10%) and showed a higher chloride tolerance compared to *G. membranaceus*, which also lives in fresh and brackish water. *Gastronauta fontzoui* was described by Chinese authors in 1943; if this species is cogeneric must be confirmed by a detailed rede-scription.

Gravity response of *Paramecium* modified by iron feeding

Daniela Watzke & Richard Bräucker
Arbeitsgruppe Zelluläre Erregungsphysiologie, Fakultät für Biologie, Ruhr-Universität, D-44780 Bochum

Paramecium shows a well known gravitactic behaviour. We assume that gravity induced active modulation of swimming velocity (gravikinesis) is mediated by the mechanical load of the cytoplasm acting on mechanoreceptor channels of the plasma membrane. Following iron-feeding the density of the cytoplasm was increased by at least 13%. In order to determine gravikinesis, upward and downward swimming rates, cell orientations and sedimentation rates were analyzed using computer-aided video analysis. Ingestion of iron-particles was completed after 20 minutes. Iron uptake increased the precision of graviorientation. During the first 15 minutes of recording (55 min. after beginning of iron-feeding) the swimming rates of iron-fed cells were larger than those of control samples. In both experimental groups the swimming rates decreased with time; swimming rates coincided 60 minutes after the

beginning of iron-feeding. In the control cells, the gravikinesis neutralized the effect of sedimentation. In the iron-fed cells sedimentation was more than compensated by gravikinesis. The iron-finduced potentiation of gravikinesis decreased with time. Evaluations show that gravikinesis in both iron-fed cells and control cells is a function of the orientation angle of the cell.

Protozoologische Studien zu den Auswirkungen von Regenentlastungen der Mischwasserkanalisation auf die Mikrobenthoszönosen eines Stadtbaches

Jörg Widera
Institut für Ökologie, Abteilung Hydrobiologie, Universität Essen, D-45117 Essen

Es ist bislang nur wenig über die unmittelbaren sowie die langfristigen Auswirkungen episodischer Einleitungen verdünnten Abwassers auf die Lebensgemeinschaften kleinerer Fließgewässer bekannt. Solche Entlastungsereignisse, die bei Starkregen erfolgen, um ein Überlaufen der Kanalisation zu verhindern, beeinträchtigen im urbanen Raum den Großteil aller Fließgewässer. Im Rahmen eines Forschungsprojektes werden die Protozoen eines Stadtbaches, vor allem die Ciliaten, aber auch Flagellaten und Sarcodinen hinsichtlich der Änderung ihres Artenspektrums und ihrer Abundanzen untersucht. Diese Studien werden unter Verwendung von in situ exponierten Glasobjektträgern am Schondelle-Olpkebach-System im Südwesten der Ruhrgebietsstadt Dortmund durchgeführt. Der Untersuchungsbereich liegt im Rhithral dieses carbonatischen Mittelgebirgsbaches. Dieses Gewässer weist oberhalb der Einleitung (= Regenüberlauf) eine weitgehend ungestörte Referenzstrecke auf. Die chemische und hydraulische Qualität der Entlastungsereignisse wird mittels eines on-line-Meßsystems erfaßt (Tab. 1). Hier wird exemplarisch eine Regenentlastung vom 1.7.1991 dargestellt. Sie traf auf eine sommerliche Niedrigwassersituation (~7 l/s) und dauerte 25 Minuten; es wurden 570 m³ Mischwasser mit bis zu 750 l/s in das Gewässer eingeleitet. Diese Entlastung kann als typisches, kurzes Sommerereignis angesehen werden. Der biochemische Sauerstoffbedarf (BSB^5) erreichte unterhalb des Regenüberlaufes Konzentrationen von bis zu 120 mg/L, die Maxima von Ammonium und gelöstem reaktiven Phosphat lagen bei 1,9 mg/l (NH_4) bzw. 1040 µg/l (PO_4). Die protozoologischen Daten (Tab.1) zeigen,

daß sich die Mikrobenthoszönosen der beiden Meßstellen signifikant unterscheiden. Die Zahl der Taxa ist zwar an beiden Meßstellen ähnlich, unterhalb des Regenüberlaufes ist die Zelldichte jedoch deutlich höher als an der Referenzstrecke. Die Zelldichten unterscheiden sich statistisch signifikant auf dem 5 % Fehlerniveau (Wilcoxon Matched-Pairs Signed-Ranks Test). An beiden Meßstellen stiegen die Abundanzen der Protisten nach der Entlastung an, sanken aber wenige Tage später wieder ab. Dies könnte durch stoffliche Einträge aus dem Oberlauf und dem Kanalsystem erklärt werden, die von den Protisten direkt bzw. über die trophische Ebene der Bakterien genutzt werden.
Nachdem diese entlastungsbedingt in das System eingetragenen „Nährstoffe" verbraucht sind, sinken die Abundanzen der Protisten wieder. Auffällig ist, daß die Protistengemeinschaft unterhalb des Regenüberlaufs von peritrichen Ciliaten dominiert wird. Dieser Unterschied ist auf dem 5 % Fehlerniveau statistisch signifikant. Die prägende Art ist hier *Charbesium polypinum*, eine typische, sich vorwiegend bakterivor ernährende Aufwuchsform belasteter Gewässer, die oft unterhalb von Regenüberläufen zu finden ist. Es läßt sich bereits aus diesen wenigen, exemplarisch dargestellten Daten schließen, daß die Regenentlastungen der Mischwasserkanalisation die Mikrobenthoszönosen des untersuchten Stadtbaches beeinflussen. Dieser Einfluß besteht sowohl in Langzeiteffekten, die ober- und unterhalb der Einleitung zur Ausbildung unterschiedlicher Protistengemeinschaften führen, als auch in entlastungsbedingten Abundanzänderungen. Im Rahmen der weiteren Bearbeitung des Themas sollen entlastungsbedingte Effekte von normalen, jahreszeitlichen Abundanzschwankungen und Wirkungen natürlicher, niederschlagsbedingter Hochwässer von denen der Regenentlastungen der Mischwasserkanalisation unterschieden werden.

Die Untersuchungen werden durch eine Sachbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft DFG (AZ: Schu 75/16-1) an Prof. Dr. H. Schuhmacher (Essen) gefördert.

Tab. 1: Ausgewählte Ergebnisse der protozoologischen Untersuchungen

	Messstelle 1: oberhalb des Regenüberlaufs					Messstelle 2: unterhalb des Regenüberlaufs				
	01.07	05.07	08.07	15.07	22.07	01.07	05.07	8.07	15.07	22.07
Flagellata cm^{-3}	41	68	90	72	91	87	64	103	43	47
Sarcodina cm^{-3}	6	12	28	14	4	2	1	3	15	1
Platyreda decambens cm^{-3}	2	4	5	2	10	6	6	2	5	5
Peritrichia cm^{-3}	12	82	1	5	15	135	187	200	48	98
Ciliata cm^{-3}	25	113	23	18	33	147	196	220	59	106
Summe d. Taxa	11	16	15	15	14	10	11	12	15	12
Summe der Zellen cm^{-3}	73	193	144	107	129	237	262	327	117	156
Kanalentlastung am 04.07.1994: Abschlagsvolumen: 370 m^3; Entlastungsdauer: 25 min.										

Register der Autoren

	Seite
Abendschein, R.	97
Aescht, E.	122
Blatterer, H.	117
Bräucker, R.	98, 123
Corliss, J. O.	31
Dülz, M.	97
Foissner, W.	47
Gollasch, S.	97
Görtz, H.-D.	97
Hausmann, K.	51
Hemmer, N.	104
Hoffmann, R.	117
Hofmann, D.	117
Hülsmann, N.	97
Janitschke, K.	100
Jendrysek, S.	104
Kühlmann, H.-W.	98, 119
Lueken, W.	105
Machemer, H.	111,122
Michel, R.	100, 117
Mulisch, M.	103
Müller, M.	63
Naehring, J.	112
Nagel, U.	122
Oberschmidtleitner, R.	122
Obiekezie, A.	103
Raether, W.	103
Risse, H. J.	77
Schepers, A. G.	98
Schermuly, G.	103
Schmahl, G.	103
Steinhagen, D.	104
Stock, C.	105
Ullrich, P.	111
Vank, C.	111
Wanner, M.	112
Watzke, D.	123
Widera, J.	124

ISBN 3-9290 31-92-2