

# Die Folliculiniden der Deutschen Bucht I.

## *Magnifolliculina* n. g., eine interessante Formengruppe der Epifauna des Sandgrundes

GOTRAM UHLIG

*Biologische Anstalt Helgoland, Meeresstation, Helgoland*

**ABSTRACT:** The folliculinids of the German Bight I. *Magnifolliculina* n. g., an interesting taxonomic group of the epifauna of the sand bottom. Aggregations of extremely large Folliculinidae (Protozoa, Ciliata) attached to the inner side of empty mussel shells were often found in dredge collections obtained at several routine stations in the sandy regions near Helgoland. Some of these folliculinid species proved to belong to the same taxonomic group and are described here as members of a new genus, *Magnifolliculina*. The most pronounced and hitherto undescribed characteristic of this group is a peculiarly sculptured double lorica. In addition, larval free-swimming and sedentary individuals show a dimorphism of the macronucleus, which has never been observed in folliculinids before. A description is given of two new species, *Magnifolliculina alata* and *M. binalata*, based on structural differences in their loricas as well as on behavioral differences exhibited during lorica construction. A third form, *Magnifolliculina roestensis*, proved to be identical with *P. roestensis*, which by mistake had been included in the genus *Parafolliculina* by DONS (1931). Variability tests produced interesting information pointing to the existence of an almost continuous intra-generic evolutionary series. The dimorphism of the nuclei and its consequences for the taxonomy of the folliculinids are discussed in detail.

### EINLEITUNG

Im Rahmen einer Bearbeitung der benthischen Ciliatenfauna der Deutschen Bucht wurden seit Sommer 1962 zahlreiche Bodengreifer- und Dredgefänge aus dem Raum um Helgoland untersucht. Dabei fanden sich in den Proben verschiedener Sandstationen häufig leere Muschelschalen, auf denen sich verschiedene Folliculiniden angesiedelt hatten. Über das Auftreten dieser sedentären, gehäusebauenden Ciliaten in der Deutschen Bucht ist bis auf wenige Angaben (KAHL 1932) kaum etwas bekannt, wiewohl zahlreiche Beschreibungen aus den verschiedensten Meeresgebieten auf eine kosmopolitische Verbreitung hinweisen.

Unter den einzelnen, zum Teil noch unbekanntem Arten dieser merkwürdigen, nur auf die Innenseite von Muschelschalen beschränkten Epifauna des Sandgrundes galt einer Gruppe extrem großer Folliculiniden mein besonderes Interesse. Die Tiere weichen in wesentlichen Merkmalen von der Vielzahl bisher beschriebener Arten ab und lassen sich auf Grund ihrer eigentümlichen Gehäusearchitektur und eines ungewöhnlichen Dimorphismus des Makronucleus in kein derzeitiges System einordnen. Als eine

in sich geschlossene Formengruppe habe ich sie in einer neuen Gattung, *Magnifolliculina*, zusammengefaßt. Die Überprüfung der Literatur ergab, daß eine der hier beschriebenen Arten dieser Gattung mit der von DONS (1931) irrtümlicherweise der Gattung *Parafolliculina* zugeordneten *P. roestensis* identisch ist. Eine andere Form läßt sehr nahe Beziehungen zu *Valletofolliculina bicornis* ANDREWS & REINHARD 1953 erkennen.

Um einer berechtigten Forderung der modernen Ciliatentaxonomie zu entsprechen, habe ich im folgenden die detaillierte Beschreibung der einzelnen Arten dieser Gattung durch Angaben über Lebenszyklus, Gehäusebau, Gehäusevariabilität, Cytologie und Ökologie weitmöglichst ergänzt. Die in mehrfacher Hinsicht interessanten Befunde dürften künftige Untersuchungen an den Folliculiniden wesentlich beeinflussen.

## MATERIAL UND METHODEN

Die Muscheln stammen aus verschiedenen Sandgebieten nahe Helgoland, vornehmlich dem „Amphioxusgrund“ und der „Loreleybank“. Eine Besiedlung der Schalen läßt sich, dank einer mehr oder weniger intensiven Pigmentierung der meisten Folliculiniden, schon mit bloßem Auge erkennen. Gut besetzte Muscheln wurden in Kulturschalen (10 cm × 5 cm) gesammelt. Unter Durchfluß von frischem Seewasser und Vermeidung stärkerer Lichteinstrahlung lassen sich die Ciliaten mehrere Wochen, ja Monate hältern. Als Futter diente *Dunaliella* und *Cryptomonas*. Für detaillierte Studien wurde das Haftorganell („Fuß“) des Ciliaten mit einer feinen Nadel vorsichtig vom Gehäuse abgelöst, das unbeschädigte Tier mit einer Pipette aus dem Gehäuse gesaugt und in einer Objektkammer (sog. „Rotocompressor“, Biol. Inst. Philadelphia) unter dem Mikroskop untersucht. Die Gehäuse lassen sich mit verdünnter Salzsäure ohne Beschädigung bequem von den Muschelschalen ablösen; nur so ist eine sorgfältige Analyse der Gehäusearchitektur möglich.

## DAS GEHÄUSE

Die Überprüfung mehrerer hundert, von Folliculiniden besetzten Muschelschalen lieferte ein reichhaltiges Material. Es fiel auf, daß die Gehäuse verschiedenartig ausgebildet waren, obwohl der Weichkörper selbst keine morphologischen Unterschiede aufwies. Der allen Gehäusen gemeinsame, einheitliche Grundbauplan ist in dreifacher Weise abgewandelt (Abb. 1).

### *Der Grundbauplan*

Das Gehäuse besteht aus zwei ineinandergefügten Bauelementen, einem äußeren und einem inneren Gehäuse. Außen- und Innengehäuse ruhen auf einer breiten Basalplatte, die vorn in Halsnähe sehr schmal ansetzt und hinten mit einer weiten Rundung abschließt. Wie die Querschnitte zeigen, bildet der äußere Rand der Basalplatte die Basis des Außengehäuses. Hier gehen die Seitenwände des Außengehäuses in einem

spitzen Winkel in die Basalplatte über. Dorsal ist am Vorderende des Gehäuses eine Öffnung für den nach außen mündenden Hals des Innengehäuses ausgespart.

Das Innengehäuse stellt das eigentliche Wohngehäuse dar. Es ist deutlich niedriger als das äußere Gehäuse. Der so zwischen beiden Gehäusen ausgebildete Hohlraum erscheint in der Seitenansicht in Form einer hellen Kalotte. Das in der hinteren Hälfte abgeflachte, im Querschnitt ovale Innengehäuse geht allmählich in einen kreisrunden

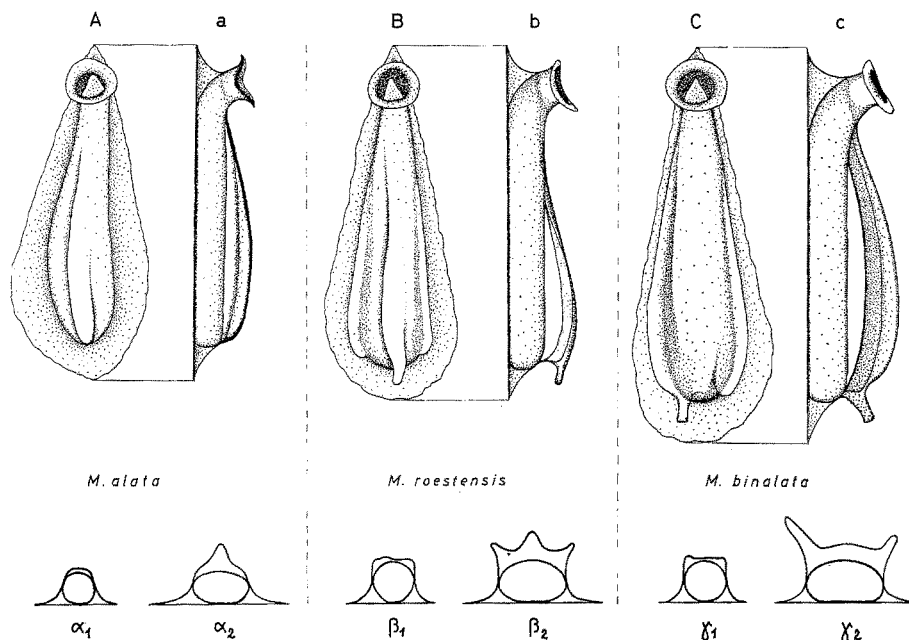


Abb. 1: Die Gehäuseform von *Magnifolliculina* n. g. A: Aufsicht, a: Seitenansicht,  $\alpha_1$ : vorderer,  $\alpha_2$ : hinterer Querschnitt von *M. alata*. Desgleichen *M. roestensis*: B, b,  $\beta_1$ ,  $\beta_2$  und *M. binalata*: C, c,  $\gamma_1$ ,  $\gamma_2$

Hals über, der sich im Winkel von etwa  $45^\circ$  von der Basis abhebt und durch die Aussparung im Außengehäuse tritt. Den Abschluß bildet ein auffällig breiter Kragen. Da in den meisten Fällen die Breite des Wohngehäuses mit der des Außengehäuses nahezu übereinstimmt, ist das Innengehäuse in der Aufsicht nur selten zu erkennen, stets aber in der Seitenansicht oder im Querschnitt. Präpariert man vorsichtig die Basalplatte ab, so lassen sich beide Gehäuse voneinander trennen; eine etwas festere Verbindung besteht nur im Bereich der Halsaussparung.

Es sei hervorgehoben, daß weder das Innen- noch das Außengehäuse irgendwelche inneren Membranen („Verschluß“ oder dergl.) besitzt. Die Seitenwände des Außengehäuses bilden vorn, gewissermaßen als Halsstütze einen spitzen Winkel. Auf diese Weise wird in der Aufsicht sehr leicht ein aus zwei Lateralmembranen bestehender „Verschluß“ vorgetäuscht.

Die drei in Abbildung 1 dargestellten Formen unterscheiden sich im wesentlichen in der Ausbildung des Außengehäuses. Wie ein Vergleich der hinteren Querschnitte erkennen läßt, weist die Dorsalseite der Außengehäuse entweder eine, drei oder zwei

Ausbuchtungen auf. In der Aufsicht erscheinen diese Erhebungen als Längsrippen. Der verschiedenen Anzahl dieser Längsrippen entsprechend teilt sich die Formengruppe in folgende drei Arten auf.

*Magnifolliculina alata* n. sp. (Abb. 1A, a,  $\alpha$ ). Die Dorsalseite des Außengehäuses ist durch eine einfache, dachfirstartige Längsrippe gekennzeichnet. Die Längsrippe ist im hinteren Gehäuseteil stärker ausgeprägt, flacht sich nach vorn zu ab und läuft in Halsnähe aus. Im Querschnitt ist das Außengehäuse dreieckförmig. In der Aufsicht erscheint das an sich abgerundete Hinterende des Innengehäuses durch die Längsrippe leicht zugespitzt. Diese Art war im Helgoländer Material nur selten vertreten (etwa 4%). Wie die Ausmessung ergab, ist *M. alata* deutlich kleiner als die anderen Arten der Gattung. Hier die Maße:

	Extremwerte		Mittelwerte	Anzahl Individuen
Gesamtlänge (Aufsicht):	453 $\mu$	535 $\mu$	499 $\pm$ 26 $\mu$	9
Breite (Aufsicht):	105 $\mu$	126 $\mu$	115 $\pm$ 8 $\mu$	8
Kragendurchmesser (Aufsicht):	87 $\mu$	97 $\mu$	93 $\pm$ 3 $\mu$	8
Höhe Innengehäuse (Seite):	58 $\mu$	70 $\mu$	64 $\pm$ 4 $\mu$	8

*Magnifolliculina roestensis* (DONS) 1931 n. g. (Abb. 1B, b,  $\beta$ ; 2). Das Dach des Außengehäuses ist durch drei parallel verlaufende Längsrippen gekennzeichnet: Zwei relativ kurze Seitenrippen, dazwischen eine stets stärker ausgebildete Mittelrippe, die in ihrer Ausformung etwa der einfachen Längsrippe von *M. alata* entspricht. Die Mittelrippe trägt hinten häufig einen mehr oder weniger spitz auslaufenden, hohlen Zapfen, der jedoch auch weitgehendst reduziert sein kann. Auch die Seitenrippen zeigen mitunter in schwächerer Ausbildung derartige Fortsätze. Die Art läßt deutlich eine Tendenz zur Asymmetrie erkennen. In der Mehrzahl der Fälle weicht die Mittelrippe in Richtung Hals mehr oder weniger nach links ab, verläuft also nicht genau parallel zur Längsachse. Je stärker diese Linksdrift ausgeprägt ist, desto weniger tritt die linke Marginalrippe in Erscheinung – ohne jedoch völlig reduziert zu werden. Wie bei *M. alata* erscheint das an sich abgerundete Hinterende des Wohngehäuses in der Aufsicht leicht zugespitzt. Im Querschnitt ist das Außengehäuse rechteckförmig. Die Mehrzahl aller ausgemessenen Gehäuse – etwa 52% – ließen sich *M. roestensis* zuordnen. Es ergaben sich folgende Maße:

	Extremwerte		Mittelwerte	Anzahl Individuen
Gesamtlänge (Aufsicht):	488 $\mu$	950 $\mu$	627 $\pm$ 96 $\mu$	115
Breite (Aufsicht):	137 $\mu$	242 $\mu$	167 $\pm$ 20 $\mu$	112
Kragendurchmesser (Aufsicht):	90 $\mu$	172 $\mu$	119 $\pm$ 7 $\mu$	111
Höhe Innengehäuse (Seite):	61 $\mu$	108 $\mu$	83 $\pm$ 8 $\mu$	112

Maße nach DONS 1931 (*Parafolliculina roestensis*):

Gesamtlänge (Aufsicht):	800–1000 $\mu$
Breite (Aufsicht):	150– 250 $\mu$
Kragendurchmesser (Aufsicht):	130– 180 $\mu$

Es kann kaum ein Zweifel bestehen, daß diese Helgoländer Folliculinide mit der von DONS 1931 beschriebenen *Parafolliculina roestensis* identisch ist (Abb. 2). DONS fand seine Tiere bei den Lofoteninseln in 5 m Tiefe ebenfalls auf leeren Muschelschalen. Oberflächlich gesehen trifft seine Beschreibung auch für die Helgoländer Form zu. Allerdings soll nach DONS der Hals mit einem „Schließapparat“ versehen sein, der „aus zwei Membranen besteht, die die Halsöffnung wie Portieren zu schließen vermögen. Die Membranen setzen sich innerhalb des ganzen Wohnraumes als eine lose Wandbekleidung („Mantel“) bis in den Basalraum hinein fort“ (S. 174). In dieser Be-

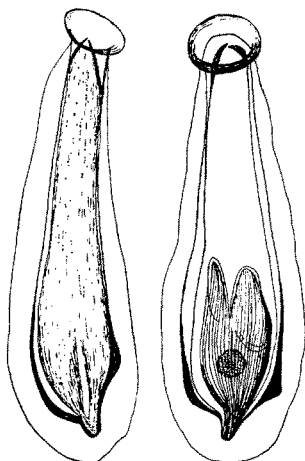


Abb. 2: *Parafolliculina roestensis* DONS 1931. Die vordere Zuspitzung der Basalplatte wurde fälschlicherweise als „Verschluß“ gedeutet. (Nach DONS)

schreibung ist die doppelte Gehäusenatur bereits angedeutet, ohne daß DONS dies richtig erkannt hätte. Die Funktion des vermeintlichen Schließapparates hat DONS nie beobachtet. ANDREWS (1953) gibt den Hinweis, DONS habe möglicherweise die Ränder der vorn spitz zulaufenden Basalplatte irrtümlicherweise als Schließmembranen angesprochen. Es wurde bereits angedeutet, daß derartige Lateralmembranen in der Aufsicht tatsächlich sehr leicht vorgetäuscht werden können (vgl. auch Abb. 7).

Wegen des vermeintlichen Schließapparates hat DONS seine Art der Gattung *Parafolliculina* zugeordnet. Da mehrere Merkmale nicht der Gattungsdiagnose von *Parafolliculina* entsprachen, stellte HADŽI (1951) die von DONS beschriebene Form in eine neue Gattung: *Perifolliculina*. Mit Recht weist HADŽI auf das bislang erstmalige Auftreten einer angeblich rechten und linken „Schließmembran“ hin; bei allen mit einem Verschluß ausgestatteten Folliculiniden fanden sich jeweils nur Dorsal- und Ventralmembranen. Nach DONS ist der Wohnraum „hinten mit einer zapfenförmigen Erweiterung versehen, in welchem Basalraume die Basalspitze des Tieres befestigt ist. Die Wand des Hauses ist dünn und glatt, besitzt aber gewöhnlich auf beiden Seiten des Basalraumes eine mehr oder weniger unregelmäßige Verdickung“ (S. 173). Seine Abbildungen (vgl. Abb. 2) machen deutlich, daß die „zapfenförmige Erweiterung“ die Mittelrippe, die seitlichen „unregelmäßigen Verdickungen“ die Lateralrippen darstellen. Auch hinsichtlich der Maße besteht weitgehende Übereinstimmung (siehe oben).

*Magnifolliculina binalata* n. sp. (Abb. 1C, c,  $\gamma$ ). Das flache Dach des Außengehäuses wird durch zwei Marginalrippen, einer linken und einer rechten, begrenzt. In der Vielzahl der Fälle endet die linke Marginalrippe – vergleichbar der Mittelrippe von *M. roestensis* beziehungsweise *M. alata* – mit einem Dornfortsatz. Auch hier kann dieser Zapfen weitgehend reduziert sein. Die rechte Marginalrippe geht stets in einer scharfen Kurve in das Außengehäuse über. Die beiden Marginalrippen sind nur in wenigen Ausnahmen gleichförmig gestaltet. Meist verleiht die stärker ausgebildete, linke Seitenrippe mit Zapfen dem ganzen Gehäuse ein asymmetrisches Gepräge. Bei kräftiger Ausformung sind beide Marginalrippen häufig flügelartig schräg nach außen gerichtet. Das Hinterende des Gehäuses ist abgerundet. Der Querschnitt des Außengehäuses ist ebenfalls rechteckförmig. Etwa 44% des untersuchten Materials ließ sich *Magnifolliculina binalata* zuordnen. Hier die Maße:

	Extremwerte		Mittelwerte	Anzahl Individuen
Gesamtlänge (Aufsicht):	585 $\mu$	885 $\mu$	685 $\pm$ 53 $\mu$	96
Breite (Aufsicht):	132 $\mu$	228 $\mu$	177 $\pm$ 17 $\mu$	98
Kragendurchmesser (Aufsicht):	98 $\mu$	134 $\mu$	119 $\pm$ 7 $\mu$	96
Höhe Innengehäuse (Seite):	61 $\mu$	116 $\mu$	83 $\pm$ 9 $\mu$	94

In einer seiner letzten Arbeiten beschrieb der erfolgreiche amerikanische Folliculiniden-Forscher ANDREWS zusammen mit REINHARD (1953) eine an der kalifornischen Küste (Tomales Bay) aus 25 bis 30 m Tiefe gedredgte, neue Folliculinide: *Valleto-*

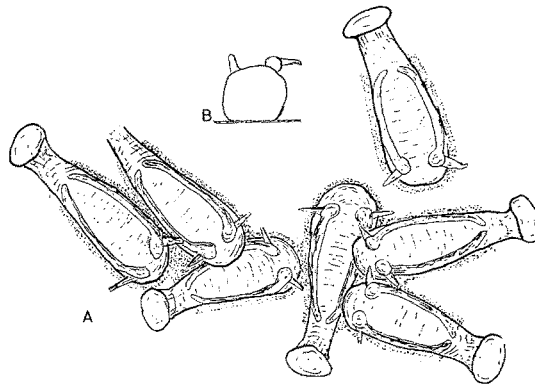


Abb. 3: *Valletofolliculina bicornis* ANDREWS & REINHARD 1953. A: Aufsicht auf eine Siedlungsgruppe, B: Querschnitt. (Nach ANDREWS & REINHARD)

*folliculina bicornis*. Auch diese Form fand sich auf der Innenseite leerer Muschelschalen und fiel den Autoren durch ihr auffällig skulpturiertes Gehäuse auf (Abb. 3). Schon bei oberflächlicher Betrachtung drängt sich der Vergleich mit der oben beschriebenen *Magnifolliculina binalata* auf. Das Gehäuse ruht ebenfalls auf einer breiten Basalplatte und ist durch zwei kräftige, in Halsrichtung konvergierende Seitenrippen („Wälle“) gekennzeichnet. Im Gegensatz zu *M. binalata* zeigen diese Rippen an den Hinterenden

leichte Anschwellungen mit je einem seitlich abstehenden Dornfortsatz („bicornis“). Der Hals des Gehäuses mündet in einen wesentlich breiteren Kragen als bei *M. binalata*. ANDREWS & REINHARD geben für *Valletofolliculina bicornis* folgende Maße:

	Extremwerte		Mittelwerte	Anzahl Individuen
Gesamtlänge (Aufsicht):	550 $\mu$	795 $\mu$	635 $\mu$	50
Breite (Aufsicht):	105 $\mu$	265 $\mu$	198 $\mu$	46
Kragendurchmesser (Aufsicht):	148 $\mu$	212 $\mu$	179 $\mu$	42

Trotz großer Ähnlichkeit läßt sich diese Form nicht ohne Vorbehalt mit den hier beschriebenen Formen in einer gemeinsamen Gattung vereinigen. ANDREWS & REINHARD (1953) geben keinen Hinweis auf die Existenz eines Doppelgehäuses. Wie DONS könnten auch die beiden Autoren das Innengehäuse übersehen haben; sie geben an, daß die Gehäuse nur schwer in der Seitenansicht zu beobachten seien. Andererseits haben ANDREWS & REINHARD Querschnitte hergestellt (Abb. 3B). Immerhin wäre es denkbar, daß bei der amerikanischen *V. bicornis* das Innengehäuse dem Außengehäuse direkt anliegt und so nur bei genauer Beobachtung zu erkennen ist; die zwischen Gehäuse und Lateralrippen eingeschaltete Trennwand könnte etwa so gedeutet werden. Ohne Klärung dieser Frage läßt sich hier leider keine Entscheidung fällen.

#### Variabilität

In Abbildung 4 ist in einem Häufigkeitspolygon die Verteilung der Gehäuselängen von insgesamt 220 Gehäusen dargestellt – eingeteilt in Längenklassen von 40  $\mu$ . Die voll ausgezeichnete Kurve bildet das Summenpolygon der drei arteigenen Einzelpolygone. Wie schon durch die starke Streuung (s. Maßtabelle) angezeigt wird, weist *M. roestensis* eine außerordentlich hohe Variabilität auf. Bei einem Maximum von 600  $\mu$  streuen die Maße in einem Bereich zwischen 460  $\mu$  und 980  $\mu$ . Die Kurve beginnt etwa in Höhe des Maximums für *M. alata* (400  $\mu$ ) und fällt etwa im Bereich des Maximums von *M. binalata* (640  $\mu$ ) stark ab. Andererseits beginnt die Kurve für *M. binalata* in Nähe des Maximums von *M. roestensis*.

Der Verlauf der Summenkurve legt den Verdacht nahe, daß die hier beschriebenen Gehäuseformen möglicherweise Größenvarianten darstellen, die mit zunehmender Größe von der einrippigen („*alata*“) über die dreirippige („*roestensis*“) in die zweirippige Form („*binalata*“) gleitend ineinander übergehen. Zwei wichtige Befunde sprechen gegen eine derartige Korrelation:

1. Nach einer Zellteilung entspricht das vom Vordertier erbaute, neue Gehäuse stets der mütterlichen Gehäuseform.
2. Halbiert man nach einer Teilung von *M. binalata* das Vordertier, so bauen beide Zellhälften ein verkleinertes, arteigenes, das heißt *binalata*-Gehäuse, obwohl die Länge des Gehäuses dann in den Größenbereich der einrippigen *M. alata* fällt.

Demnach scheint keine Beziehung zwischen Form und Größe der Gehäuse zu bestehen. Interessanterweise zeichnet sich jedoch phylogenetisch ein bemerkenswertes

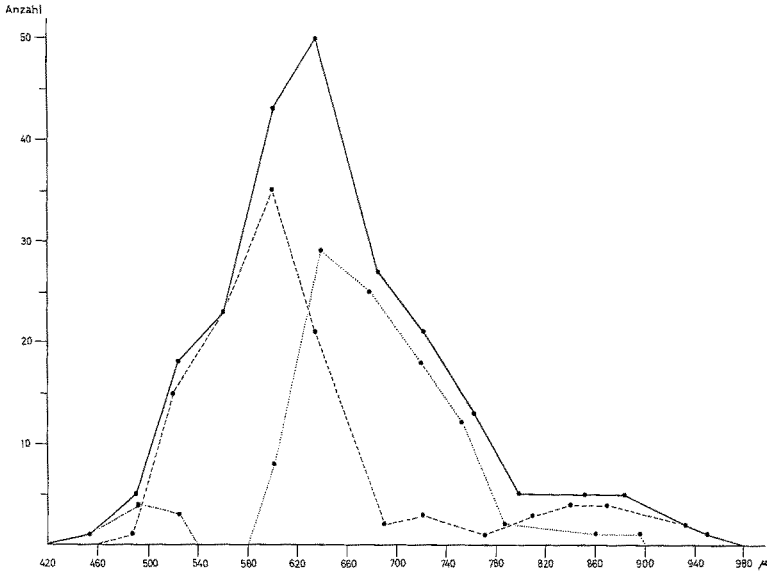


Abb. 4: Häufigkeitsverteilung der Gehäuselänge von *Magnifolliculina* in Größenklassen von 40  $\mu$ . Strich-Punkt-Kurve: *M. alata*; gestrichelte Kurve: *M. roestensis*; punktierte Kurve: *M. binalata*. Die ausgezogene Kurve stellt das Summenpolygon der drei Einzelpolygone dar

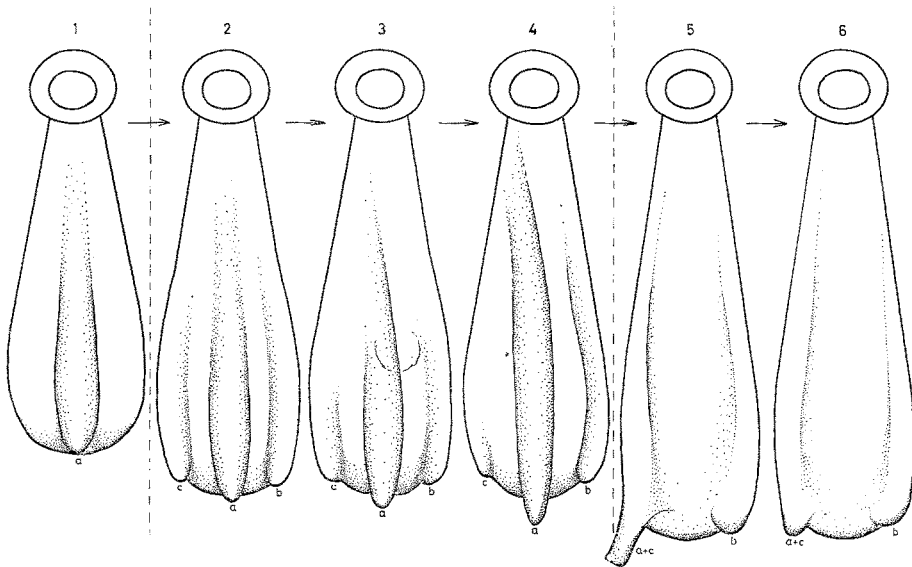


Abb. 5: Phylogenetische Entwicklungsreihe der Gattung *Magnifolliculina*. a: Primärrippe; b: rechte Seitenrippe; c: linke Seitenrippe. 1: *M. alata*; 2-4: *M. roestensis*; 5 und 6: *M. binalata*

Analogon ab: Der Größenverteilung in der Reihenfolge: *alata* – *roestensis* – *binalata* scheint eine fast lückenlose, durch Formenvergleich gewonnene Evolutionsreihe zu entsprechen (Abb. 5). Die nur mit einer Mittelrippe (a) versehene, symmetrische



*M. alata* (1) kann wohl als Primärform der Gattung angesprochen werden. Aus dieser Form dürfte sich die symmetrische *roestensis*-Form (2) entwickelt haben (eine geradlinige Mittelrippe *a*, zwei schwächer ausgebildete, gleichartige Seitenrippen *b* und *c*). Unter Reduktion der linken Seitenrippe (*c*), gleichzeitiger Verstärkung der rechten Seitenrippe (*b*) sowie linksseitiger Verlagerung der Mittelrippe (3 nach 4), leitet die asymmetrische, mit Dornfortsatz versehene *roestensis*-Form (4) zu der zweirippigen *binalata*-Form (5) über. Bei dieser ebenfalls asymmetrischen Form ist die linke Seitenrippe, wahrscheinlich infolge Vereinigung mit der reduzierten *c*-Rippe (*a*+*c*), verstärkt ausgebildet. Die asymmetrische *binalata*-Form tendiert schließlich wieder zur Bilateral-symmetrie durch Verstärkung der *b*-Rippe (6).

Es muß betont werden, daß selbst die Übergangsformen stets nur einer, durch die jeweilige Rippenzahl gekennzeichneten Art zuzuordnen sind. Es findet sich zum Beispiel keine *roestensis*-Übergangsform (4), deren *c*-Rippe etwa völlig reduziert wäre. Was die Anzahl der Rippen betrifft, so ist die Entwicklung, ausgehend von der einrippigen Form über drei nach zwei Rippen, offenbar sprunghaft erfolgt. Sollte es sich herausstellen, daß auch *Valletofolliculina bicornis* ANDREWS & REINHARD der hier gegebenen Gattungsdiagnose entspricht, so wäre sie wohl als vorläufiges Endglied dieser Entwicklungsreihe beizuordnen.

#### DER WEICHKÖRPER

Der Lebenskreis der Folliculiniden ist durch die Einschaltung einer Schwärmphase mit anschließendem Gehäusebau gekennzeichnet. Bei der Teilung verläßt das Vordertier als wurmförmiger, cytostomloser „Schwärmer“ das Gehäuse und baut nach einer gewissen Schwärmzeit an anderer Stelle ein neues Gehäuse. Das Hintertier

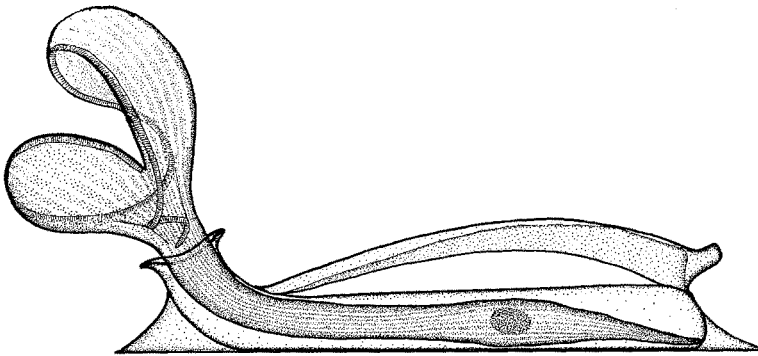


Abb. 6: *Magnifolliculina binalata* in gestrecktem Zustand, Seitenansicht

reorganisiert sich unmittelbar nach der Teilung im alten Gehäuse wieder zur vollentwickelten Folliculinide, das Vordertier erst nach vollendetem Gehäusebau. Wie bereits erwähnt, ist es bisher nicht gelungen, an den Weichkörpern selbst irgendwelche, den verschiedenen Gehäuseformen entsprechende, morphologische Unterschiede festzustellen.

len. Von der etwas geringeren Größe von *Magnifolliculina alata* abgesehen, gleichen sich die sedentären Tiere weitgehendst. Scheinbar geringfügige, dennoch markante Unterschiede ergeben sich für jede Art beim Gehäusebau. An anderer Stelle (UHLIG 1963) wurde bereits darauf hingewiesen, daß der Gehäusebau eine für jede Art charakteristische Verhaltensweise darstellt. Die Beschreibung der im Gehäuse wohnenden Tiere gilt demnach gleichermaßen für alle Tiere der drei Arten (Abb. 6 u. 7).

Wie alle Folliculiniden besitzt der Tierkörper ein Längsstreifenmuster, wobei schmale, helle Streifen (Cilienreihen) mit breiten Pigmentstreifen alternieren. Letztere sind dicht mit kleinen Pigmentgranula angefüllt. Die Färbung der lebenden Tiere reicht je nach Ernährungszustand von lichtem Blaugrün bis zu dichtem Rotviolet; sie ist im fixierten Zustand stets dunkel blaugrün.

Bislang wurde kaum beachtet, daß viele Folliculiniden bei Abtötung einen Farbumschlag zeigen. Im Leben unterschiedlich pigmentierte Arten (z. B. gelbe, rote oder grüne Formen) tendieren nach Abtötung ziemlich einheitlich nach blaugrün. Angaben über die Färbung einer Form sind demnach nur sinnvoll, wenn sie auf Beobachtungen am lebenden Tier zurückgehen. Leider trifft das bei einer Vielzahl in der Literatur beschriebener Formen nicht zu. Auch die Färbung der Gehäuse fällt vielfach sehr unterschiedlich aus und ist in besonderem Maße vom Alter der Gehäuse abhängig. Angaben der Gehäusefarben sind demnach sehr unzuverlässig.

Die Anzahl der Pigmentstreifen beziehungsweise Cilienreihen konnte an Hand einiger Photographien exakt ermittelt werden. Sie liegt zwischen 80 und 85 Streifen (4 Fälle).

Der Weichkörper ist mit einem kräftigen Fußorganell am hinteren, abgerundeten Ende des Innengehäuses festgeheftet. Auf äußere Einflüsse reagiert er sehr empfindlich durch andauernde Retraktion (Abb. 7). Die Streckung erfolgt sehr langsam. Erst bei völliger Streckung öffnen sich die apikal abgerundeten, außerordentlich breiten und stark gewölbten Peristomlappen. Der linke Peristomlappen ist stets etwas stärker und breiter ausgebildet als der rechte. Wie bei allen Folliculiniden beginnt das Membranellenband an der ventralen Basis des rechten Peristomflügels, zieht am inneren Rand über beide Flügel hinweg und senkt sich an der ventralen Basis des linken Flügels in zwei weiten Spiralen in das Zellinnere ein.

Im Gegensatz zu bisherigen Vorstellungen ist das Peristomfeld, also die Innenseite der Peristomflügel, nicht mit Cilien besetzt und zeigt demnach kein Streifenmuster. Lediglich in unmittelbarer Nachbarschaft zum Membranellenband verläuft parallel eine einzige Cilienreihe. Dieser Befund konnte auch an verschiedenen anderen Folliculiniden bestätigt werden.

Der Makronucleus ist bei den festsitzenden Tieren eingliedrig rund. Sein Durchmesser beträgt etwa  $30\ \mu$ . Die Zahl der Mikronuclei liegt zwischen 5 und 9, ihr Durchmesser beträgt etwa  $3\ \mu$ .

In ihrer Größe variieren die lebenden Tiere sehr stark. Auch extrem große Gehäuse können relativ kleine Tierkörper (Hungertiere, Hintertiere nach der Teilung) beherbergen. Dies gilt auch für Detailmessungen, zum Beispiel der Peristomflügel. Für taxonomische Zwecke sind derartige Angaben wenig sinnvoll.

Die Zellteilung verläuft in der für alle Folliculiniden charakteristischen Weise: Nach Einschmelzung der Peristomflügel entwickelt sich auf der Ventralseite innerhalb

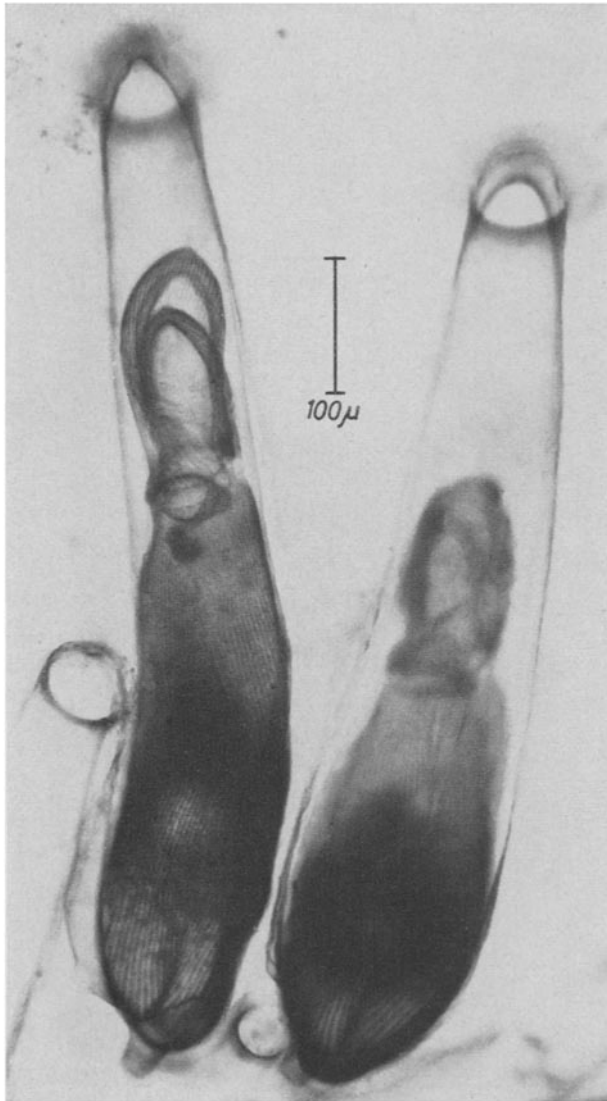


Abb. 7: *Magnifolliculina roestensis*, Lebendaufnahme, kontrahiert

eines breiten Anlagenbereiches zwei getrennte Membranellenband-Anlagen. Die kurze, apikal gelegene Anlage wird zur terminalen Membranellenspirale des Schwärmers, die extrem lange, hintere Anlage differenziert sich zum Peristomapparat des Hintertieres. Nach erfolgter Teilung verläßt das Vordertier als intensiv pigmentierter Schwärmer das Gehäuse.

In den beobachteten Fällen war die Schwärmphase kurz. Die Tiere bauen häufig auf der gleichen Muschelschale ein neues Gehäuse. Dieser Befund ist als Hinweis

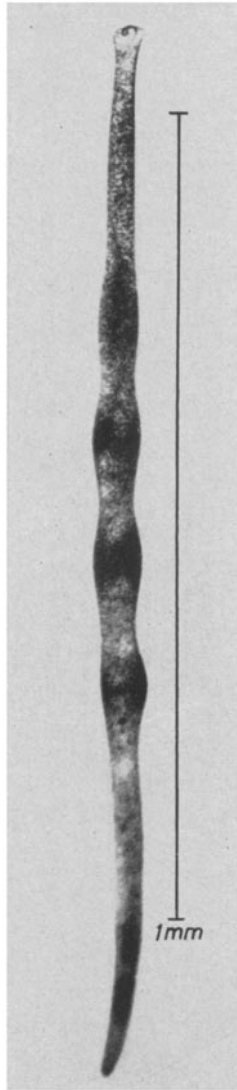


Abb. 8: Schwärmer (Vordertier nach der Teilung) von *Magnifolliculina* sp., Lebendaufnahme, gestreckt

zu werten, daß die Besiedler einer Muschelschale vielfach von ein und demselben Individuum abstammen dürften. So sind auch die Muschelschalen häufig nur von der einen oder anderen Art besiedelt. Auch DONS (1931) vermutet eine derartige Deszendenz bei *Parafolliculina roestensis*, obwohl er den Lebenszyklus nicht verfolgen konnte. Abbildung 8 zeigt eine Lebendaufnahme eines Schwärmers im gestreckten Zustand. Auffällig sind die merkwürdigen Verdickungen, wie sie beim kontrahierten Tier nicht

ausgeprägt sind. Allerdings konnte ich auch bei Schwärmern anderer Arten ähnliche Anschwellungen beobachten.

Bei der Zellteilung wird der Makronucleus in einer sehr eigenartigen Weise aufgeteilt: Das Vordertier (Schwärmer) erhält eine 6–9fach rosenkranzförmig aufgegliederte Kernkette, im Hintertier hingegen kondensiert sich der Makronucleus zu einer einfachen Kugel. Dieses in seinen Konsequenzen bedeutsame Phänomen wird in der Diskussion noch näher zu erläutern sein.

### DER GEHÄUSEBAU

Der Gehäusebau konnte bei *Magnifolliculina binalata* und *M. roestensis* in den wichtigsten Phasen mehrmals verfolgt werden und ist für *M. binalata* an Hand von

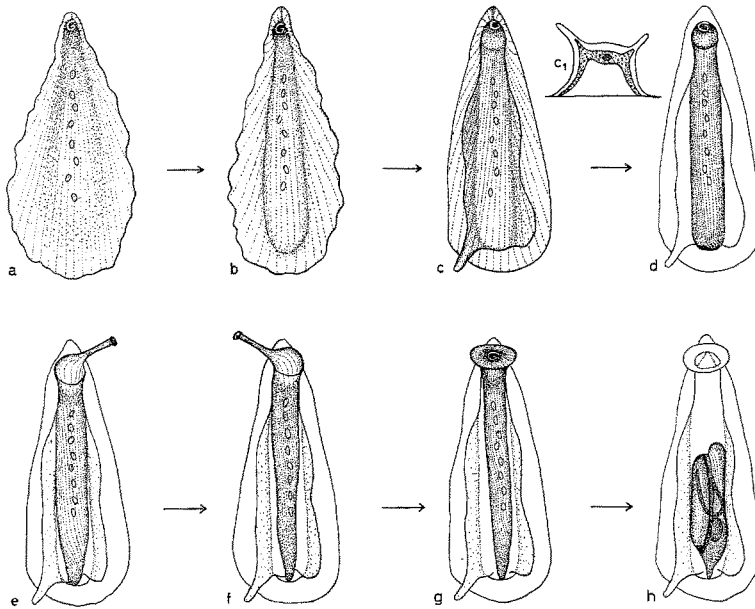


Abb. 9: Gehäusebau von *Magnifolliculina binalata*. a: Plattphase; b, c: Ausformung des Außengehäuses; c<sub>1</sub>: hinterer Querschnitt eines fixierten Tieres im Stadium c; d: Bau des Innengehäuses, Außengehäuse als Kontur angegeben; e, f: Ausbildung des Halses vom Innengehäuse unter Linksrotation der Zelle; g: Kragenbau durch Abflachung des Kopfpoles (Pilzhutstadium); h: Gehäusebau beendet, Reorganisation mit extrem langer Membranellenband-Anlage, Makronucleus-Kondensation

Protokollskizzen in Abbildung 9 wiedergegeben. Der Gehäusebau erstreckt sich bei Zimmertemperatur über etwa 24 Stunden, ein für Folliculiniden ungewöhnlich langer Zeitraum (gewöhnlich 2–10 Stunden, UHLIG 1964).

1. Plattphase. Der Schwärmer stellt seine Bewegung nach längerem Umherkriechen auf der Muschelschale ein und beginnt sich sehr stark abzuflachen. Schließlich

entspricht die Form des extrem abgeplatteten Tieres ungefähr der künftigen Basalplatte, die nunmehr durch Sekretion an der Unterseite des Tieres abgeschieden wird.

2. Bau des Außengehäuses. Ungefähr eine Stunde nach dem Festsetzen wölbt sich die mediane Zellpartie auf und nimmt alsbald die für das Außengehäuse charakteristische Form an. Dabei werden im Verlauf von etwa 30 Minuten auf der Dorsalseite die Marginalrippen („Flügel“) gebildet. Unmittelbar danach setzt die Sekretion des Gehäusematerials ein; wenig später werden bereits die Konturen des Außengehäuses sichtbar. Die Sekretion dauert mehrere Stunden an, wobei die Wandung zunehmend verstärkt wird. Lediglich das Kopfende des Tieres beteiligt sich nicht an der Sekretion und läßt somit vorn im Außengehäuse eine Aussparung frei.

3. Bau des Innengehäuses; Rotationsphase. Etwa 10 Stunden nach dem Festsetzen ist die Sekretion des Außengehäuses beendet. Das Tier rundet sich wieder ab und nimmt die ursprüngliche, wurmförmige Gestalt an. Gelegentlich findet man auf Muschelschalen derart unfertige Gehäuse, die das Tier wieder verlassen hat. Wie beobachtet, können die Tiere auf diesem Stadium erneut ausschwärmen und an anderer Stelle wieder ein neues Gehäuse bauen. Nach der Umformung scheidet das Tier erneut Sekret ab und bildet nun das der neuen Form entsprechende Innengehäuse. Dabei hebt sich das Kopfende des Tieres im Winkel von  $45^\circ$  von der Basis ab und streckt sich durch die erwähnte Aussparung im Außengehäuse. Der Kopfpol wird rüsselartig verlängert und trägt an seinem äußersten Ende die kurze Membranellenspirale des Schwärmers. Dieses rüsselartige Gebilde ist seitlich abgewinkelt, so daß man sehr gut eine linksdrehende Rotation der Zelle erkennen kann. Eine ähnliche Verhaltensweise beschrieb DEWEY (1939) bei *Folliculina aculeata*, *F. elegans* und *F. viridis* und konnte auch von mir bei verwandten Helgoländer Arten mehrfach beobachtet werden. Allerdings ist der „Rüssel“ bei *Magnifolliculina* wesentlich kürzer (etwa  $\frac{1}{7}$  der Zelllänge). Während dieser Rotationsphase wird der Hals des Innengehäuses ausgebildet.

4. Kragenbau. Etwa 20 bis 22 Stunden nach dem Festsetzen wird der „Rüssel“ eingeschmolzen und das Kopfende des Tieres flacht sich pilzhutförmig ab. Durch Sekretion auf der Unterseite des „Pilzhutes“ wird dann der Kragen ausgeformt. Bereits auf diesem Stadium setzt die Reorganisation des Tieres ein. Sie dauert etwa 12 Stunden und verläuft in der für alle Folliculiniden charakteristischen Weise. Die Gliederkette des Macronucleus kondensiert wieder zu einem eingliedrigem Kern und beharrt auf diesem Zustand bis zur nächsten Zellteilung.

Der Gehäusebau verläuft bei allen drei Arten der Gattung *Magnifolliculina* gleichartig. Der wesentliche Unterschied besteht in der verschiedenen Ausformung des Außengehäuses, indem entweder eine, drei oder zwei dorsale Längsrippen angelegt werden. Überraschender Weise lassen sich alle Folliculiniden in den frühen Baustadien (Plattphase, Bau des Außengehäuses) sehr gut fixieren, ohne dabei ihre ungewöhnliche Form zu verlieren. Die Tiere scheinen während der Bauphase ihre Kontraktionsfähigkeit weitgehendst einzubüßen. Es ließen sich daher auch aufschlußreiche Querschnitte an Baustadien herstellen, welche deutlich zeigen, daß die Formveränderung auf einer Aufwölbung der Zelle beruht und nicht etwa auf Quellungserscheinungen (Abb. 9 c<sub>1</sub>). Die Zelle berührt dann nur noch marginal die Basalplatte, während der übrige Zellkörper, entsprechend der Form des Außengehäuses, aufgewölbt ist. Es bleibt unklar

und rätselhaft, welche strukturellen und morphogenetischen Bedingungen der Zelle eine derart kuriose, zeitweilig stabile Verformung ermöglicht.

### ÖKOLOGISCHE BETRACHTUNGEN

Auf den Muschelschalen verschiedener Sandböden der Deutschen Bucht fand ich bisher wenigstens zehn, noch überwiegend unbekanntes Folliculiniden-Spezies. Die Tiere scheinen eng mit diesem Lebensraum korreliert zu sein, zumal ich kaum eine dieser Arten in anderen Biotopen entdecken konnte. Offensichtlich bilden diese Arten eine echte epipsammale Biozönose.

Auffällig und besonders problematisch ist die eigentümliche, nur auf die Schaleninnenseite beschränkte Besiedlungsweise. Nach Untersuchungen von RICHTER (1942) folgen Muschelschalen auf Sandböden der Einkippungsregel: die Schalenöffnung ist normalerweise nach unten gerichtet. Welche Einflüsse mögen den Schwärmer veranlassen, die zwischen Schale und Sand bestehende Höhlung aufzusuchen? Möglicherweise spielt hierbei das Licht eine Rolle, indem die eventuell auch auf geringe Lichtintensitäten (32 m Wassertiefe) reagierenden Schwärmer negativ phototaktisch die dunklere Höhlung aufsuchen. Auch im Zuchtversuch wirken sich geringe Lichtintensitäten günstig aus. Darüberhinaus finden sich in etwa 56 m Tiefe auf Muschelschill (in der Tiefen Rinne bei Helgoland) andere Folliculiniden-Spezies, welche beide Schaleninnenseiten besiedeln. In den Kulturschalen ließen sich zuweilen Schwärmer von *Magnifolliculina* auf der Oberseite der Muschel nieder. Es ist daher unwahrscheinlich, daß die Tiere zwischen Struktureigentümlichkeiten der Außen- und Innenseite von Muschelschalen differenzieren können.

Auch im Verlauf des extrem kalten Winters 1962/63 wurden mehrfach Bodengreifer- und Dredgefänge durchgeführt. Es zeigte sich, daß *Magnifolliculina* über eine erstaunliche Temperaturresistenz verfügt. Die Tiere hatten eine Temperatur von  $-1,30^{\circ}\text{C}$  (22. Febr. 63; 21 m Tiefe) ohne Schädigung gut überstanden und nahmen nach allmählicher Anpassung an Zimmertemperatur ( $20^{\circ}\text{C}$ ) sehr bald wieder Futter auf. Am 10. April 1963 fand ich bei einer Oberflächentemperatur von  $2,1^{\circ}\text{C}$  in 20 m Tiefe die ersten Teilungsstadien, am 26. April bei  $4,2^{\circ}\text{C}$  die ersten Tiere beim Gehäusebau. Daraus kann man mit Sicherheit schließen, daß die Tiere ohne Cystenbildung oder sonstige Umformung den Winter überdauern.

### DISKUSSION

Die Ausbildung eines Doppelgehäuses und ein eigentümlicher Dimorphismus des Makronucleus sind die auffälligsten Charakteristika der Gattung *Magnifolliculina*. Dementsprechend scheint die Gattung eine gewisse Sonderstellung im System der Folliculiniden einzunehmen. Andererseits ergeben sich bei vergleichenden Betrachtungen interessante Beziehungen zu anderen, offenbar noch unzureichend analysierten Spezies. Unter den mit einem sogenannten Verschluss versehenen Arten finden sich einige Formen – beispielsweise *Tapetofolliculina portitor* ANDREWS & NELSON 1950

(in HADŽI 1951) oder *Parafolliculina violacea* GIARD 1888 – die zumindest Ansätze einer doppelten Gehäusebildung erkennen lassen. Eigenen Untersuchungen zufolge zeigen auch bestimmte Vertreter der Gattung *Parafolliculina* dieses Phänomen, ohne daß sich in der Literatur ein entsprechender Hinweis fände. Die vielfältige Ausbildung unterschiedlich geformter Gehäuse beruht letztlich auf einer unterschiedlichen Verhaltensweise der Tiere beim Gehäusebau. Erst die ausreichende Kenntnis möglichst vieler Verhaltensweisen wird eine taxonomisch sinnvolle Beurteilung und Bewertung der einzelnen Gehäusemerkmale ermöglichen. In diesem Sinne ist wohl auch FAURÉ-FREMIET (1936) zu verstehen, wenn er schreibt, daß der Gehäusebau die Grundlage einer Klassifizierung der Folliculiniden bilden könnte.

Die dorsalen Längsrippen von *Magnifolliculina* stellen sicher kein funktionsloses Beiwerk dar; sie dienen auch nicht, wie ANDREWS & REINHARD (1953) annahmen, als Schutz gegen Gastropodenfraß. Vielmehr verleihen sie als Verstärkungsleisten dem relativ weiträumigen Außengehäuse eine beachtliche Stabilität. Nach temporärer, lokaler Pressung oder Quetschung nimmt das Gehäuse meist wieder seine ursprüngliche Form an. Die hinteren Querschnitte von *M. binalata* lassen erkennen, daß das Außengehäuse in höchst sinnvoller Weise nach dem Doppel-T-Träger-Prinzip, einem Schienenprofil vergleichbar, konstruiert ist.

Bezüglich der Form des Makronucleus vertreten die Experten recht unterschiedliche Auffassungen. Diese werden in der umfangreichen Monographie von HADŽI (1951) kritisch beleuchtet. Während einige Autoren die Makronucleus-Form als subfamiliär bedeutsames Charakteristikum werten (DONS 1934, FAURÉ-FREMIET 1936, DAS 1949), sehen andere darin bestenfalls ein generisches beziehungsweise subgenerisches Merkmal (HADŽI 1951, SILEN 1947). KAHL mißt der Kernform eine nur untergeordnete Bedeutung bei. ANDREWS hingegen äußert sich in keiner seiner zahlreichen Arbeiten zur Kernfrage.

Der bei den Vertretern der Gattung *Magnifolliculina* beschriebene Dimorphismus des Makronucleus dürfte selbst eine artspezifische Wertung der Kernform ausschließen. Zweifellos wird der Makronucleus auch weiterhin für die Bestimmung der Folliculiniden wertvolle Dienste leisten. Allerdings scheint es mir künftig hin nicht mehr gerechtfertigt zu sein, in einem anzustrebenden, natürlichen System den Makronucleus als wesentliches Merkmal anzusprechen. In diesem Zusammenhang erhält auch eine von KAHL (1932) geäußerte Meinung größeres Gewicht: „Wollte man die Kettenform des Kernes so hoch werten, so würden in vielen Familien der Infusorien neue Gattungen auftauchen, so z. B. bei den nahe verwandten Stentoren“ (S. 467).

Es sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß eigenen Untersuchungen zufolge auch andere Formen eine gewisse Tendenz zum Kerndimorphismus aufweisen. Bei einer von mir in Kultur genommenen marinen Flachwasserform, die mit der von HADŽI (1951) beschriebenen *Diafolliculina rotunda* identisch zu sein scheint, ist der Makronucleus in der sedentären Phase überwiegend eingliedrig, tritt jedoch nicht selten auch zwei- bis viergliedrig auf. Auch die Schwärmer besitzen mitunter 2 bis 3 Kernglieder. PENARD (1919) gibt für *Folliculina boltoni* KENT an, daß der normalerweise eingliedrige Makronucleus mitunter zweigliedrig auftritt, seinen Abbildungen entsprechend auch beim Schwärmer. Bei der Beschreibung des Gehäusebaues von *Folliculina aculeata* erwähnt DEWEY (1939), daß *F. aculeata* und *F. elegans* „have an ovoid nucleus, but,



as in *F. boltoni*, it is often notched or bilobed“ (S. 449). Diese Befunde wurden bisher kaum beachtet, obwohl schon dadurch der Wert des Makronucleus als taxonomisches Merkmal problematisch erscheint. Möglicherweise zeichnen sich in diesen Fällen gewisse stadien-unabhängige Übergangsformen ab, deren Existenz HADŽI (1951) bislang verneinte.

### ZUSAMMENFASSUNG

1. Bestimmte Folliculiniden aus verschiedenen Sandarealen der Deutschen Bucht bilden auf der Innenseite leerer Muschelschalen eine epipsammale Lebensgemeinschaft. Unter den zum größten Teil noch unbekanntem Spezies fand sich eine einheitliche Formengruppe, die als *Magnifolliculina* n. g. ausführlich beschrieben wird.
2. Besondere Kennzeichen der Gattung *Magnifolliculina* sind: die beachtliche Größe, die ungewöhnliche Ausbildung eines Doppelgehäuses mit Außen- und Innengehäuse und breit auslaufender Basalplatte sowie ein eigenartiger Dimorphismus des Makronucleus. Die sedentäre Folliculinide besitzt einen einheitlich runden Makronucleus, das Vordertier (Schwärmer) nach der Teilung einen rosenkranzförmig gegliederten Kern.
3. Die Beschreibung von drei Arten – *Magnifolliculina alata*, *M. roestensis* und *M. binalata* – stützt sich auf eine unterschiedliche, artspezifische Verhaltensweise beim Gehäusebau und eine dementsprechend unterschiedliche Ausformung des Außengehäuses.
4. *Magnifolliculina roestensis* (DONS) 1931 erwies sich als identisch mit der von DONS generisch fehlbestimmten *Parafolliculina roestensis*. Die Zuordnung von *Valletofolliculina bicornis* ANDREWS & REINHARD 1951 muß in diesem Zusammenhang erneut überprüft werden.
5. Übergangsformen lassen eine intragenerische Evolutionsreihe in der Folge: *M. alata* (Primärform), *M. roestensis*, *M. binalata* erkennen. Dieser Reihe entspricht auch eine Häufigkeitsverteilung der Gehäuselänge und Größe.
6. *Magnifolliculina* ist sehr temperaturresistent. Während des extrem kalten Winters 1962/63 wurden Temperaturen von  $-1,30^{\circ}\text{C}$  ohne Schädigung überstanden. Eine Cystenbildung findet nicht statt.
7. Die Beschreibung der Arten wird durch Angaben über deren Lebenszyklus, Gehäusebau, Variabilität, Cytologie und Ökologie ergänzt. Die Konsequenzen des Kern-Dimorphismus für das System der Folliculiniden werden ausführlich diskutiert.

In Zusammenarbeit mit dem Institut für den wissenschaftlichen Film, Göttingen, wird gegenwärtig ein Hochschul-Unterrichtsfilm über die Folliculiniden hergestellt. Der Film wird unter anderem die am häufigsten vertretenen, epipsammalen Formen zeigen, darunter *Magnifolliculina roestensis* (mit Bau des Außengehäuses) sowie *M. binalata*.

## ZITIERTE LITERATUR

- ANDREWS, E. A. & NELSON, T. C., 1942. A Folliculinid carried by *Limulus*. *Anat. Rec.* **89**, 494.
- & REINHARD, E. G., 1953. *Valletofolliculina bicornis*, a unique new genus and species of folliculinid (Ciliata: Heterotricha) from California. *J. Wash. Acad. Sci.* **43**, 189–194.
- DAS, S. M., 1949. British *Folliculinidae* (Ciliata, Heterotricha). *J. Mar. biol. Assoc. U. K.* **28**, 381–393.
- DEWEY, V. C., 1939. Test secretion in two species of *Folliculina*. *Biol. Bull. mar. biol., Woods Hole* **77**, 448–455.
- DONS, C., 1931. *Parafolliculina röstensis* n. sp. *K. norske vidensk. Selsk. Forh.* **3**; 45, 173–176.
- 1934. Übersicht der Folliculiniden. *K. norske vidensk. Selsk. Forh.* **7**; 10, 31–32.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1936. La famille des *Folliculinidae* (Infusoria Heterotricha). *Mém. Mus. Hist. nat. Belg. (Sér. 2)* **3**, 1129–1175.
- GIARD, A., 1888. Sur les genres *Folliculina* et *Pebrilla*. *Bull. sci. ent. Fr. Belg.* **19**, 310–317.
- HADZI, J., 1951. Studien über Follikuliniden. *Dela Slov. Akad. Znan. Umet. Hist. nat. Med.* **4**, 1–390.
- KAHL, A., 1932. Urtiere oder Protozoa. 1. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria), 3. Spirotricha. 6. Familie *Folliculinidae* DONS 1912. In: Dahl, F., Die Tierwelt Deutschlands. T. 25, 466–476.
- KENT, W. S., 1880–1882. A Manual of the infusoria. Vols 1–3. D. Bogue, London, 913 pp.
- PENARD, E., 1919. On *Folliculina boltoni* (S. KENT). *J. R. micr. Soc.* 1919, 305–319.
- RICHTER, R., 1942. Die Einkippungsregel. *Senckenbergiana biol.* **25**, 181–206.
- SILEN, L., 1947. On *Folliculinidae* (Ciliophora Heterotricha) from the West Coast of Sweden. *Ark. Zool.* **39**, 1–68.
- UHLIG, G., 1963. Untersuchungen über die Folliculiniden (Ciliata; Heterotricha) der Deutschen Bucht. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven, Sonderband*, 115–121.
- 1964. Der Gehäusebau bei *Metafolliculina andrewsi* (Ciliata; Heterotricha). *Zool. Anz. (Suppl. Bd)* **27**, 498–507.