

Ultrastrukturforschung - ein Weg zu neuen Einsichten in der Zoologie

von Waltraud Klepal, Wien

Der Mensch ist in besonderem Maße **zum Sehen** befähigt. Die Retina unseres Auges ist über etwa 1 Million Neuronen mit dem Gehirn verbunden und die Übertragungskapazität des Nervus opticus erreicht 100 Millionen bit/sec. Die des noch immer recht empfindlichen Gehörs erreicht nur etwa 10 Millionen bit/sec. Aus diesen Zahlen wird klar, daß wir Menschen in einem ganz hervorragenden Maß befähigt sind, Strukturen zu erkennen. Dies mag auch erklären, daß in der biologischen Forschung die Strukturanalyse der Funktionsanalyse fast immer vorangeht. Wir können allerdings nur das erforschen, was wir auch methodisch erfassen können. Die **Methode** liefert die Physik. Die Elektronenmikroskopie ist, wie viele andere Methoden auch, als ein Nebenprodukt der Physik entstanden. Entscheidend

war dabei 1924 die Entdeckung de Broglie's, daß schnell bewegte Teilchen auch Wellencharakter besitzen. Elektronen können im Hochvakuum leicht erzeugt werden. Je kürzer die Wellenlänge des verwendeten Lichtes umso höher die Auflösung. Durch die Möglichkeit, die Elektronen verschieden rasch zu beschleunigen, ist auch die Auflösung variabel.

Die **Anwendungsgebiete** der Elektronenmikroskopie sind vielfältig. Der Bogen spannt sich von der Physik über Chemie, Biologie, Medizin, Materialkunde bis hin zur Kriminalanalyse. Die Elektronenmikroskopie findet immer dort ihre Berechtigung und Hauptanwendung, wo sie nicht nur ein Illustrationshilfsmittel darstellt, sondern wo ein **konzeptioneller Beitrag** zur Entwicklung eines Wissenschaftszweiges geleistet wird. Die Ultrastrukturforschung befaßt sich mit der Erforschung von Strukturen, die jenseits der Auflösungsgrenze des Lichtmikroskopes liegen. In diesem Sinn ist auch der Begriff „Ultra-Struktur“ zu verstehen.

Er wird bisher in der Zoologie auf die Bereiche Anatomie, Morphologie und Ökologie angewendet mit dem Ziel, eine sinnvoll vereinfachte Abbildung der Welt zu entwerfen. Das Elektronenmikroskop verleitet zu analytischer Betrachtungsweise. Mit diesem „Hilfsmittel“ wird es leicht, etwas Neues zu sehen. Es geht uns aber vielmehr darum, bei dem, was man als Elektronenmikroskopiker täglich sieht, etwas Neues zu denken (frei nach Schopenhauer). Erst neue

Gedanken führen uns zur vergleichenden Betrachtung, zur Synthese, und umgekehrt. Dies ist ein autokatalytischer Prozeß, der sich ständig selbst beschleunigt.

Ein wesentliches Kriterium für vergleichende Arbeiten ist die **Komplexität** der zu vergleichenden Strukturen. Ihre Kleinheit alleine besagt noch nichts. Es müssen genügend Merkmale vorhanden sein, die eine Vergleichsbasis liefern. Folgende Ebenen steigender Komplexität sind Gegenstand der Ultrastrukturforschung: Makromoleküle, extrazelluläre Produkte, Organellen, Zellen (Spezialzellen), Zellverband (Gewebe), Mikroorgane, Organismen, Organismenverbände.

Die genannten Ebenen stellen **hierarchische Schichten** dar, zwischen denen **Ursachen-Kreise** bestehen. Durch die endgültige Fixierung additiver Merkmale entstehen Schichten steigenden Komplexitätsgrades (Fig. 1).

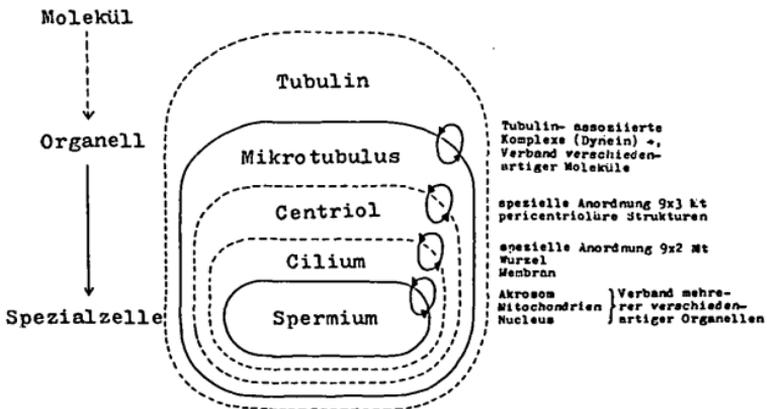


Abb. 1: Ursachenkreise zwischen den hierarchischen Schichten.

Das verfügbare Tubulin bestimmt die Zusammensetzung des Mikrotubulus, aber auch die Struktur des Mikrotubulus wählt die aufnehmbaren Tubulinmoleküle usw. Die verfügbaren Organellen bestimmen die spezielle Struktur (und Funktion) der Zelle; die spezielle Struktur (und Funktion) der Zelle wieder wählt die vorhandenen Organellen.

Auch innerhalb der einzelnen, oben genannten Ebenen, sind Schichten verschiedener Komplexität zu unterscheiden. Besonders deutlich wird das bei den Organellen, die im Ribosom einen sehr einfachen und im Cilium bzw. den Cniden einen sehr komplexen Typ darstellen. Es läßt sich am Beispiel des Ciliums (sowohl anhand der das Cilium zusammensetzenden Organellen, wie auch anhand der mit dem Cilium assoziierten Strukturen, die eine höher komplexe Einheit ergeben) deutlich zeigen, daß eine neue spezielle Qualität durch die Beziehung der jeweils untergeordneten Elemente zueinander gewonnen wird.

Den Bereich der Makromoleküle klammern wir hier vorläufig aus. Die extrazellulären Produkte stellen eine Ebene geringer Komplexität dar. Dennoch kommt z. B. der Cuticula und den Cuticularstrukturen Bedeutung für vergleichende Untersuchungen zu (Klepal, 1981). Innerhalb der Überordnung der Peracarida wurden die nicht-sensorisch versorgten Cuticularstrukturen untersucht (Klepal & Kastner, 1980). Es stellte sich dabei heraus, daß die **Cuticularstrukturen** drei Wege ihrer Differenzierung zeigen:

1) einen Wechsel im Grad der Komplexität (von einer einfachen zu einer komplexen Form), 2) einen Wechsel in der Anordnung (von unregelmäßig zu Feldern und/oder Reihen) und 3) einen Wechsel in der Verteilung der Cuticularstrukturen an den verschiedenen Körperteilen. Die Komplexität der Cuticularstrukturen kann angegeben werden als die Zahl der Merkmale, die für deren Beschreibung nötig sind. Buckel sind die ursprünglichste Struktur. Die einfachste Art der Anordnung von Strukturen ist die unregelmäßige innerhalb eines bestimmten Areal. Die einfachste Verteilung ist die Bedeckung der gesamten Körperoberfläche. Damit ist der hypothetisch ursprünglichste Typ einer Körperoberfläche der von über die gesamte Körperoberfläche unregelmäßig verteilten Buckeln. Die hypothetisch hoch entwickelte Art einer Körperoberfläche ist die, bei der die komplexeste Struktur in regelmäßiger Anordnung an bestimmten Körperstellen zu finden ist. Sowohl der ursprünglichste, wie auch der abgeleitete Typ von Cuticularstrukturen ist innerhalb der Peracariden verwirklicht und läßt die einzelnen systematischen Ordnungen unterscheiden.

Die Entwicklung der Cuticularstrukturen wird wie folgt angenommen (Fig. 2): Protuberanzen entwickeln sich aus Buckeln, Zähne entstehen aus Protuberanzen, Schuppen entstehen aus einem Stadium zwischen Protuberanzen und Zähnen. Die Zähne entwickeln sich zu Fransen oder Dornen, oder es bilden sich Felder von Zähnen. Innerhalb dieser

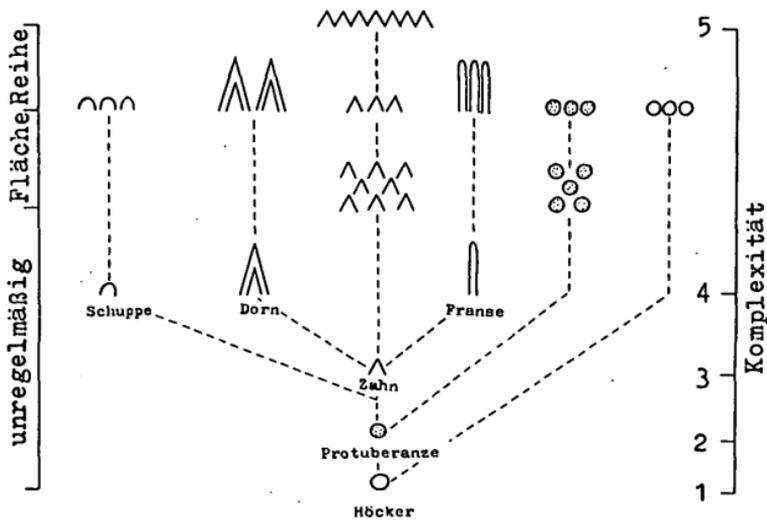


Abb. 2: Entwicklung der Cuticularstrukturen.

Felder entstehen eventuell Zahnreihen. Aus einer Reihe von Zähnen entsteht ein Kamm, sobald alle Zähne einander an der Basis berühren, sodaß eine gemeinsame Basis entsteht.

Die nicht-sensorischen Cuticularstrukturen sind weit verbreitet und scheinen ein Charakteristikum jeder äußeren Cuticula zu sein. Sie sind vermutlich das Ergebnis differentiellen Wachstums der Epidermiszellen und differentieller Produktion der Cuticula. Sie werden in großer Zahl als Normteile produziert und sind einerseits ein stetes, andererseits ein randliches Merkmal.

Auf der Ebene der **Organellen** hat das Elektronenmikroskop wertvolle Dienste geleistet im Aufschluß ihrer Struktur und ihrer Morphogenese. Bisher wurden bei Ciliaten 12 Extrusionen beschrieben

(Corliss, 1979). Am bekanntesten sind die spindelförmigen, nicht-toxischen explosiven Trichocysten von *Paramecium*. Arten und Verteilung der Extrusionen haben potentielle Bedeutung für die Systematik und Phylogenie der Ciliaten.

Eine andere, für die Ciliaten-Systematik und -Phylogenie wichtige Struktur, die mit dem Lichtmikroskop kaum sichtbar ist, ist das Kinetid. Dieses umfaßt das Kinetosom (Basalkörperchen) und assoziierte Strukturen wie Bänder, Bündel oder Blätter von Mikrotubuli und mikrofibrillären Strukturen. Zum Kinetosom gehören auch die Cilien selbst, Elementarmembranen, Alveolen, Extrusionen, Myonemen und in manchen Fällen auch die Mitochondrien.

Große Bedeutung kommt auch der Morphogenese im Bereich der Ultrastrukturforschung zu. Dies betrifft sowohl die Bildung eines neuen Mundfeldes bei den Protozoen wie auch die Entstehung von Nesselzellen und Nesselkapseln der Cnidarier. Bei letzteren konnte auf Grund der Morphogenese die Anwendbarkeit des Haeckel'schen Gesetzes auf die Ebene der Organellen gezeigt werden (Holstein, 1981).

Die Nesselkapseln entwickeln sich in den interstitiellen Zellen, wobei sich diese Zellen einige Male teilen, sodaß Nester von polygonalen Zellen entstehen. Zunächst wird in den Zellen die Kapsel angelegt und dann der Nesselschlauch. Letzterer entsteht am halsartig leicht verjüngten Ende der Kapsel. Wenn die Schaftregion annähernd die Länge der Kapsel erreicht

hat, verjüngt sie sich wieder. Dann wird der distale Abschnitt des Schaftes aufgebaut. Der Schaft wächst schließlich zum terminalen Endfaden aus. Bei einem Vergleich des Aufbaues der Bedornung sind zwei unterschiedliche Modi zu verzeichnen. Im einfachsten Fall besteht das Material für die Dornen aus zwei Schichten: einer e⁻-dichten äußeren und einer e⁻-dünnen inneren mit dazwischen gelagertem filamentösen bzw. granulären Material. Bei *Hydra attenuata* sind die einzelnen Dornen bzw. Lamellen durchwegs sehr dünn. Die letzten beiden Dornen allerdings sind in ihrem basalen Abschnitt besonders stark verdickt. Filamentöses bzw. granuläres Material kommt zwischen den beiden Wandschichten zu liegen. Anders ist dies bei der Bildung des Stilettes der Stenotelen. Hier inserieren zahlreiche einzelne Lamellen gemeinsam in einer großen Einbuchtung des Nesselschlauches. Im Verlauf der Reifung verschmelzen die Lamellen und werden zu einer homogenen, stark e⁻-dichten Schichte. Das Stilett der Stenotelen läßt sich auf einfachere Strukturelemente (mehrere Einzeldornen) zurückführen. Dies kann am jungen Kapseltyp der Stenotelen gesehen werden, der den mikrobasischen Eurytelen gleicht. In beiden Fällen sind zahlreiche feine einzelne Dornen entlang des Schaftes angeordnet. Die mikrobasische Eurytele bleibt in ihrer Entwicklung auf dieser Stufe stehen. Bei den Stenotelen handelt es sich dabei nur um ein Entwicklungsstadium auf dem Weg zur Ausbildung des Stilettes (Fig. 3). Es wird ein „multilamelläres

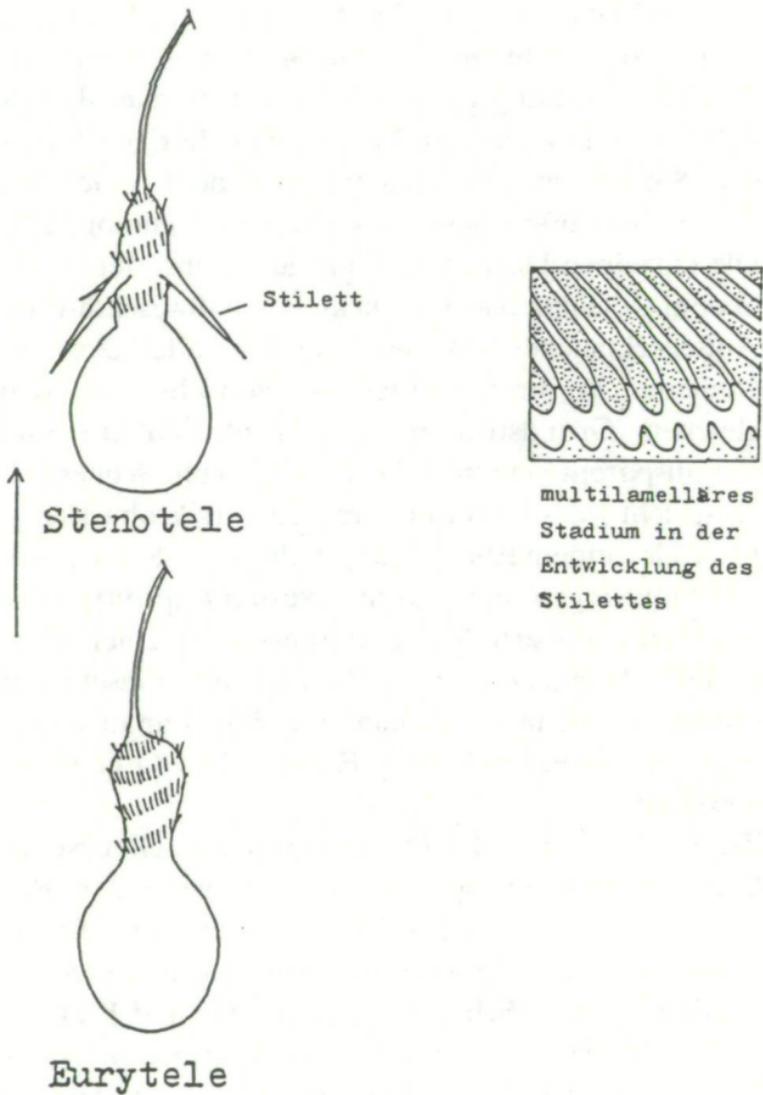


Abb. 3: Morphogenese einer Stenotelen als Beispiel für die Anwendbarkeit des Haeckel'schen Gesetzes auf der Ebene von Organellen.

Stadium" durchlaufen. Im Laufe der Entwicklung werden frühe phylogenetische Stadien rekapituliert. Diese Feststellung basiert auf der Tatsache, daß es sich bei den Dornen und dem dazugehörigen Stilett der Stenotelen um Strukturen handelt, die den Dornen der mikrobasischen Eurytele homolog sind. Die einzelnen Dornen bzw. das Stilett inserieren alle in dem gleichen, basal verdickten Schaftabschnitt des Außenschlauches. Weiters werden alle Dornenelemente in ihrer Ontogenese zunächst aus den gleichen Grundstrukturen (e^- -dichte äußere und e^- -transparente innere Schicht) aufgebaut. Schließlich entspricht das Endstadium der mikrobasischen Eurytelen einem Entwicklungsstadium der Stenotelen. Die Morphogenese des komplexesten Kapseltyps der Nematocysten erfüllt alle Bedingungen einer klassischen Palingenese. Das Haeckel'sche Gesetz gilt also auch im Zusammenhang mit den Nematocysten und ist somit auf der Ebene der Organellen anwendbar.

Zur Untersuchung der **Ebene der Spezialzellen** ist das Elektronenmikroskop von ausschlaggebender Bedeutung, da die maßgeblichen Zellteile und Organellen mit dem Lichtmikroskop nicht aufgelöst werden können. Schon Retzius (1904) und Franzén (1956, 1967) haben sich mit der Spermienmorphologie befaßt. Es kommt dabei auf das Vorhandensein oder Fehlen eines Akrosoms, auf Zahl und Anordnung der Centriole, auf Zahl und Form der Mitochondrien, sowie auf die Ausbildung eines

eventuell vorhandenen Verankerungsapparates an. Dabei zeigt sich, daß die Spermien für die Stämme charakteristisch sind. Es gelang sogar (Schmidt & Zissler, 1979) die Phylogenese der Klasse der Anthozoa anhand von Spermien zu rekonstruieren. Die Octocorallia und Hexacorallia haben danach einen gemeinsamen Ursprung. Beide weisen auf einen gemeinsamen Ursprung mit den Spermien der Stammform von Hydrozoa und Scyphozoa hin.

Ihre besonders basale Stellung zeigt sich an den Begleitstrukturen des Centriolenkomplexes, sowie an den im reifen Zustand noch erhaltenen Satelliten. Auch auf Grund der Spermienmorphologie bestätigt sich die schon bei den Cniden gefundene Erkenntnis einer basalen Stellung der Anthozoa innerhalb der Cnidaria.

Als ein Beispiel weiterer Spezialzellen sind die Cyrtocyten zu nennen. Diese werden eingeteilt nach Vorhandensein und Zahl der pro Reusenzelle auftretenden Cilien und nach der Ausbildung der Reuse. Unterschieden werden Choanocyten, Solenocyten, Terminalzellen und Podocyten. Alle diese Zelltypen haben mit der Bewegung von Flüssigkeit zu tun. Die Terminalzellen, Solenocyten und Podocyten stehen im Dienst der Exkretion. Andere übereinstimmende Merkmale, die die Cyrtocyten charakterisieren sind ihre Lage, ihre Struktur und ihre Entwicklung. Sie bilden jeweils den Abschluß eines Außenraumes und die Öffnung ihrer Reusentröhrchen ist immer nach außen gerichtet. Sie sind polar gebaut.

Der eine Zellpol enthält den Kern, der andere bildet eine röhrenförmige Verlängerung mit Leistenstruktur. Das ist die Reuse, in deren Lumen eine bis viele Geißeln schwingen. Das Reusenröhrchen kann an eine Außenzelle anschließen oder frei enden. Diejenigen Organe, die Cyrtocyten in oder an sich bilden, entstehen durch Einstülpung oder Einwanderung ektodermaler, epithelialer Bereiche ins Körperinnere. Soweit bisher bekannt, unterscheiden sich die Cyrtocyten der einzelnen Stämme und sind innerhalb der Klassen auch für die Ordnungen charakteristisch.

Eine weitere Gruppe von Spezialzellen, die mit dem Elektronenmikroskop erst genauer untersucht werden können sind die Sinneszellen. Ihre Struktur wird weitgehend von ihrer Funktion bestimmt. Damit ist die Wahrscheinlichkeit von Konvergenz besonders groß. Die Zuordnung der Sinneszellen nach ihrer speziellen Modalität wurde erst mit dem Elektronenmikroskop möglich. Die Strukturen von Mechano- und Chemorezeptoren sind heute bekannt und lassen diese beiden Typen von den gemischten Kontakt-Chemorezeptoren unterscheiden. Innerhalb der Fotorezeptoren kennen wir heute einen ciliären, rhabdomeren und paraflagellären Typ, wobei ein eventueller phylogenetischer Zusammenhang zwischen den Typen Thema eines Schulenstreites ist.

Der **Zellverband** (oder das **Organ**) des Integumentes wurde bei niederen Würmern genauer untersucht. Dabei stellt sich heraus, daß die monociliären

Epidermiszellen der Gastrotrichen auffallende Ähnlichkeit zu denen der Gnathostomuliden haben (Rieger, 1976; Rieger & Mainitz, 1977). Die Struktur dieser monociliären Zellen stimmt weitgehend mit der der Choanocyten (Kragengeißelzellen) verschiedener ursprünglicher Metazoa, besonders von Larvenformen, überein. Dies eröffnet neue, interessante Aspekte im Zusammenhang mit der Diskussion um den Ursprung der Metazoa. Elektronenmikroskopische Befunde machten die Sonderstellung der Acoela innerhalb der Turbellarien deutlich. Die Struktur ihrer Körperwand, insbesondere die Form der epithelialen Bewimperung, ist charakteristisch. Die benachbarten Cilien sind untereinander über die Wurzeln in Verbindung.

Auf Grund der Struktur des Integumentes wurde erstmals eine Verwandtschaft zwischen Rotatorien und Acanthocephalen angenommen. Durch weitere Untersuchungen hat sich mittlerweile die Vermutung erhärtet, daß es sich bei den Acanthocephalen um spezialisierte Rotatorien handeln könnte (Clément, 1985). In beiden Organismen ist die Cuticula eine intrazelluläre Lamina innerhalb des epidermalen Syncytiums gelegen. Dies stellt einen gravierenden Unterschied gegenüber den anderen Plathelminthes dar.

In letzter Zeit konzentrierten sich die Untersuchungen auf das Bindegewebe (Rieger, 1985). Die Plathelminthes, Nemertea und Gnathostomulida gehören zu den Acoelomaten. Bei diesen ist das

Endomesoderm mesenchymal, Muskeln und Bindegewebe füllen den Raum zwischen Epidermis und Darm aus. Im Gegensatz dazu wird für die Coelomaten epithelialer Ursprung des Endomesoderms angenommen. Es wird nun vermutet, daß die Acoelomaten aus den Coelomaten hervorgegangen sein könnten. In elektronenmikroskopischen Studien zeigt sich, daß typische Parenchym-Zellen den meisten Acoelomaten fehlen. An ihre Stelle treten meist Muskeln.

Auch zur **Aufklärung der Anatomie** der Organismen hat die Elektronenmikroskopie einen wesentlichen Beitrag geleistet. Mit der besseren Kenntnis der Strukturen der Ciliaten wurde neue Einsicht in die Systematik dieser Tiergruppe gewonnen (Corliss, 1979). Besondere Beachtung verdienen in diesem Zusammenhang neben den bereits erwähnten Extrusionen und somatischen Organellen (Komponenten des Kinetids) die Mundfeld-Strukturen. Besonders bei der Untersuchung von Organismen wird deutlich, daß die Elektronenmikroskopie vielfach als eine Ergänzung zur Lichtmikroskopie anzusehen ist. So wurde bei den Ciliaten die Bewimperung am Körper schon lichtmikroskopisch aufgeklärt. Mit dem Elektronenmikroskop wurde die Struktur der Cilien aufgeklärt. Es handelt sich dabei um Syncilien und nicht um Membranellen. Knopfartige Protuberanzen der Ciliata wurden als rudimentäre oder eingezogene Suktorien-Tentakel erkannt.

Nach diesem Beispiel aus einer basalen Tiergruppe

soll ein weiteres Beispiel aus den hochdifferenzierten Crustaceen angeführt werden. Bei der Untersuchung des Genus *Ibla* (Cirripedia) (Klepal, 1985), stellte es sich heraus, daß manche Strukturen große Unterschiede der Geschlechter erkennen lassen. Während die Weibchen alle typischen Merkmale der Ordnung Thoracica zeigen haben die Zwergmännchen einige Strukturen mit der Ordnung der Acrothoracica gemeinsam. Unterschiede zeigen sich in den Cuticularstrukturen und in der Muskulatur. Die Ausstattung von lateralen Leisten ist beim Männchen von *Ibla* mit der bei den Acrothoracica ident und die Schuppen an der Körperoberfläche von *Ibla* ähneln den als Dornen beschriebenen Strukturen der Acrothoracica. Sowohl *Ibla*-Männchen wie auch den Acrothoracica fehlen im Gegensatz zu den Weibchen von *Ibla* schräg verlaufende Muskeln im Stiel. Aufgrund dieser und weiterer (lichtmikroskopischer) Befunde wurde klar, daß das Genus *Ibla* eine Sonderstellung innerhalb der Thoracica einnimmt und mehr noch, möglicherweise das „missing link“ zwischen den beiden Ordnungen darstellt.

Während alle bisher genannten Beispiele vor allem für den Anatomen von Interesse waren sind die **Organismenverbände** Gegenstand der Forschung des Ökologen. Im Bereich der Ökologie zeigt sich wieder, daß der methodische Fortschritt einen Erkenntnisgewinn mit sich bringt. Mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskopes können gleichzeitig mehrere Niveaus erfaßt werden wie z. b. Substrat, Epiphyten,

Makro-Algen, Diatomeen und Bakterien. Nun wird der synthetische Aspekt betont. Anstelle vieler Einzeluntersuchungen besteht jetzt die Möglichkeit, das Gesamtbild zu erfassen und Querverbindungen herzustellen. Die Beziehung der einzelnen Systeme zueinander liefert neue Information, bedeutet Erkenntniszuwachs und macht somit ultra-ökologische Forschung erst möglich. Die Methoden der Feldökologie werden in der Ultra-Ökologie übernommen z. B. das Legen eines Transekts, das Nehmen unabhängiger Stichproben und das Erstellen von Zufallsverteilung. Erst damit werden qualitative und quantitative Aussagen möglich. Auch das verwendete Vokabular ist dasselbe wie in der Makro-Ökologie. Die Faktoren Wasserbewegung, Temperatur, Licht, Nahrungsangebot, Salinität, Wachstumsrate, Besiedlungsdichte, Wirt, Räuber, Beute, trophisches Niveau usw. spielen hier wie dort eine wichtige Rolle.

Auch in der **Ultra-Ökologie** ist die Sequenzhierarchie feststellbar. Als Systeme erster Ebene sind die Bakterien zu sehen. Durch Fixieren derselben auf der Substratoberfläche (z. B. auf Blättern von Seegräsern [Novak, 1984]) entsteht Epiphytismus erster Ordnung. Durch das Aufwachsen von coccoiden Bakterien und Diatomeen entsteht eine Sukzession und Epiphytismus zweiter Ordnung. Innerhalb der Sukzession kann zwischen krusten-, faden- und baumförmigen Makro-Algen unterschieden werden. Durch Aufwachsen weiterer Organismen auf diesen Algen entsteht die nächst höhere Komplexitätsstufe, Epi-

phytismus dritter Ordnung. Wie in der Anatomie bestehen auch in der Ultra-Ökologie zwischen den einzelnen Schichten Ursachenkreise. Bestimmte Aufwuchsformen sind mit bestimmten Substraten korreliert. Manche Wasserpflanzen bestreiten ihren N-P-Stoffwechsel über Bakterien. Die verfügbaren Bakterien bestimmen dabei die Zusammensetzung des Bakterienfilms. Die Wasserpflanze wieder wählt die bestimmten Bakterien zum Bestreiten ihres N-P-Stoffwechsels.

Alle angeführten Beispiele zeigen, daß die elektronenmikroskopische Forschung einen wichtigen Beitrag für die Zoologie geleistet hat und immer noch leistet. Sowohl in Morphologie und Anatomie wie auch in der Ökologie steht dabei der synthetische Aspekt im Vordergrund. Es wird nun möglich, neue Einsichten in Ontogenie und Phylogenie zu gewinnen und großsystematische Zusammenhänge aufzuklären. Dies ist der konzeptionelle Beitrag, den die Elektronenmikroskopie zur Zoologie leistet. Im Bereich der Ökologie wird nun ein Mikrokosmos aufgeschlossen, der bisher nur geahnt werden konnte. Ob die Elektronenmikroskopie einen eigenen Wissenschaftszweig darstellt steht zur Diskussion, zweifellos aber hat sie uns neue Einsichten gebracht und so unser Wissen enorm und rascher bereichert.

Literaturverzeichnis:

- CLÉMENT, P. 1985: The relationships of rotifers. In: The origins and relationships of lower invertebrates (Conway Morris, J. D. George, R. Gibson & H. M. Platt eds.) Systematics Ass. 28: 224-247
- CORLISS, J. O. 1979: The Impact of Electron Microscopy on Ciliate Systematics. Am. Zool. 19: 573-587
- FRANZÉN, A. 1956: On spermiogenesis, morphology of the spermatozoon, and biology of fertilization among invertebrates. Zool. Bidr. Upps. 31: 355-482
- FRANZÉNA, 1967: Remarks on spermiogenesis and morphology of the spermatozoon among the lower metazoa. Ark. Zool. 19: 335-342
- HOLSTEIN, T. 1981: The Morphogenesis of Nematocytes in Hydra and Forskålia: An Ultrastructural Study. J. Ultrastr. Res. 36: 276-290
- KLEPAL, W. 1981: Nicht-sensorische Cuticularstrukturen von Crustaceen — eine rasterelektronenmikroskopische Studie. Beitr. elektronenmikr. Direktabb. Oberfl. 14: 611-618
- KLEPAL, W. 1985: *Ibla cumingi* (Crustacea, Cirripedia) — A gonochoristic species (anatomy, dwarfing and systematic implications). P.S.Z.N.J. Mar. Ecology 6 (1/2): 47-119
- KLEPAL, W. & R. T. KASTNER, 1980: Morphology and Differentiation of Non-sensory Cuticular Structures in Mysidacea, Cumacea and Tanaidacea (Crustacea, Peracarida). Zool. Scr. 9: 271-281
- NOVAK, R. 1984: A study in ultra-ecology: Microorganisms on the Seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile. P.S.Z.N.J. Mar. Ecology 5 (2): 143-190.
- RETZIUS, G. 1904: Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten. I. Biologische Untersuchungen, NF, 11 (Aftonbladets tryckeri, Stockholm)
- RIEGER, R. M. 1976: Monociliated epidermal cells in Gastrotricha: Significance for concepts of early metazoan evolution. Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch. 14 (3): 198-226
- RIEGER, R. M. 1985: The phylogenetic status of the acoelomate

- organisation within the Bilateria: a histological perspective. In: The origins and relationships of lower invertebrates (Conway Morris, J. D. George, R. Gibson & H. M. Platt eds.) Systematics Ass. 28: 101-122
- RIEGER, R. M. & M. MAINITZ 1977: The body wall in Gnathostomulida, a comparative fine structure study. Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch. 15 (1)
- SCHMIDT, H. & D. ZISSLER 1979: Die Spermien der Anthozoen und ihre phylogenetische Bedeutung. Zoologica 129: VIII + 97 pp.

Anschrift des Verfassers:

Univ. Doz. Dr. Waltraud Klepal
Institut f. Zoologie d. Universität Wien
Althanstraße 14
A-1091 Wien

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 1987

Band/Volume: [126](#)

Autor(en)/Author(s): Klepal Waltraud

Artikel/Article: [Ultrastrukturforschung - ein Weg zu neuen Einsichten in der Zoologie. 313-331](#)