

Rana ridibunda* (AMPHIBIA-ANURA)'nın Sindirim Sisteminde Endokommensal Olarak Yaşayan İki Siliyat Türünün Elektron Mikroskopik Yapıları

Naciye Güllü ŞENLER

Yüzüncü Yıl Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Van - TÜRKİYE

Nimet ÖKTEM

Ege Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü, İzmir - TÜRKİYE

Geliş Tarihi: 17.07.1996

Özet : Bu çalışmada *Rana ridibunda*'nın sindirim sisteminden alınan *Balantidium elongatum* ve *B. duodeni*'nin ultrastrüktürleri incelenmiştir. Her kinetozomdan orijinlenen kinetodesmal fibril ve mikrotübüler fibrillere ilaveten vakuoler zon, mikrotübüler demetler ve diğer sitoplazmik yapılar elektron mikroskopuyla tanımlanmıştır.

Anahtar Sözcükler : *Balantidium*, Sitoloji, Ultrastrüktür, Elektron Mikroskop

The Electron Microscopic Structures of the Two Ciliated Species Living Endocommensally in the Digestive System of *Rana ridibunda* (AMPHIBIA-ANURA)

Abstract : In this study ultrastructures of *Balantidium elongatum* and *B. duodeni* obtained from the digestive system of *Rana ridibunda* have been examined. In addition to the kinetodesmal fibril and microtubular fibrils originating from each kinetosome, a vacuolar zone, microtubular bundles and other cytoplasmic structures have been described by electron microscopy.

Key Words : *Balantidium*, Cytology, Ultrastructure, Electron Microscope.

Giriş

Son yıllarda gelişmekte olan elektron mikroskopik çalışmalar Protozoa hakkındaki bilginin artmasına katkıda bulunmaktadır. Protozoon grupları arasında karşılaştırılması mümkün olan yapılar elektron mikroskopuyla incelenerek benzerlikler ve farklılıklar ortaya konulmakta, böylece akrabalık ilişkileri aydınlatılarak protozoon sistematikğine açıklık getirilmeye çalışılmaktadır (1-5).

Bu çalışmada *B. elongatum* Stein, 1863 ve *B. duodeni* Stein, 1863 (Trichostomatida, Balantidiidae)'nin ultrastrüktürlerinin aydınlatılması amaçlanmıştır. Bu türler amfibilerin sindirim sisteminde endokommensal yaşayan holotrich protistlerdir. Çeşitli *Balantidium* türlerine ait ultrastrüktürel çalışmalar mevcuttur: *B. xenopi* (6), *B. elongatum* ve *B. coli* (7), *B. testudinis* (8), *B. caviae* (9). Siliyatlarda oral korteksi inceleyen de Puytorac ve

Grain (1) bir çok siliyatın ağız düzeyinde, somatik sil sıralarının anterior kısımları arasında tamamlayıcı sil sırası segmentlerinin bulunduğunu ve *Balantidium*'da tamamlayıcı segmentlerin vestibül içine gömülen somatik sil sıraları ile aynı ultrastrüktüre sahip olduğunu ifade etmişlerdir. Elektron mikroskop düzeyinde yapılan çeşitli çalışmalarda *Balantidium*'da nuklear aparey incelenmiştir (10,11). *B. coli*'nin interfaz makronukleusunun elektronca daha az yoğun olan nukleoluslar ile çok sayıda elektronca yoğun kromatin kümelerinin homomer bir şekilde düzenlendiği belirlenmiştir (10). Literatür bilgisinden anlaşıldığı gibi *B. elongatum* ile ilgili elektron mikroskopik çalışmalar kısıtlıdır. Ön çalışma niteliğinde olan bu çalışmalar yeterli olmayıp daha detaylı çalışmalar gerekmektedir. *B. duodeni* ile ilgili elektron mikroskopik çalışmaya rastlanmamıştır.

* Bu çalışma doktora tezinin bir kısmı olup Ege Üniversitesi Fon saymanlığı tarafından desteklenmiştir.

Materyal ve Metot

Ringer solüsyonu ile sulandırılmış barsak içeriğinden mikropipet yardımı ile stereomikroskop altında iki farklı tür tek tek seçilerek ayrı kaplara alınmışlardır. Türlerin morfolojik ve sitolojik özellikleri ışık mikroskobu düzeyinde daha önce incelenmiştir (12). Tek hücrelilerin ilk tespiti için o/o2'lik glutaraldehit ile 0.1M fosfat tamponu karışımı; ikinci tespit için %2'lik osmiyum tetroksit ile 0.2M fosfat tamponu karışımı kullanılmıştır. Fiksasyondan sonra protistler mikro inklüzyonlar şeklinde epon-812'ye gömülmüştür. Bloklardan Reichert ultramikrotomuyla alınan ince kesitler (100- 300 Angstrom) sature uranil asetat ve kurşun sitrat ile kontrastlandırıldıktan sonra jeol-100C elektron mikroskobunda çeşitli büyütmelerde incelenmişlerdir. Amaca uygun olanlardan fotoğraflar çekilmiştir.

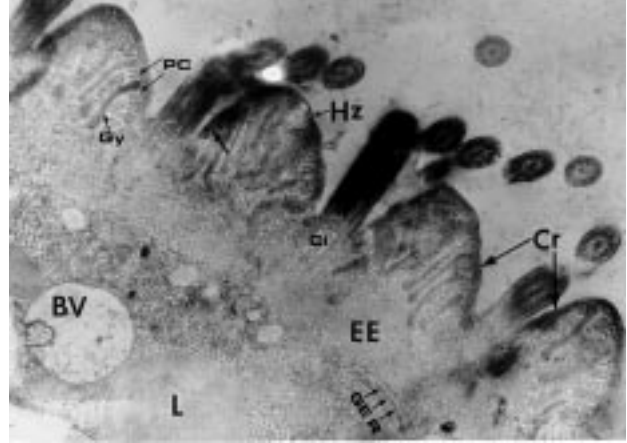
Bulgular

Somatik Korteksin İnce Yapısı

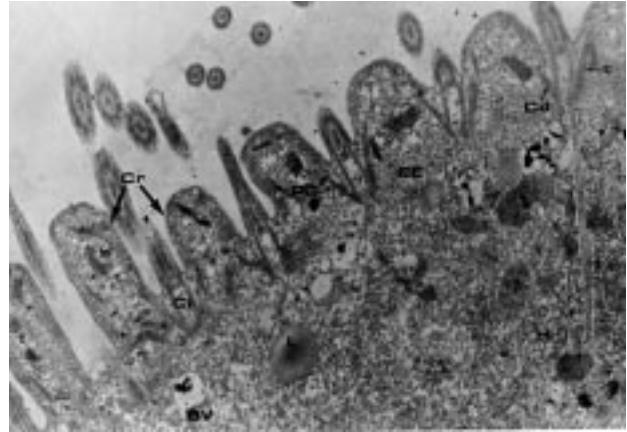
Siliyatlarda korteks, bir veya iki kinetozomun çevresinde toplanmış olan kortikal birimlerin yan yana gelmesiyle oluşur. Kinetozom, kinetozoma bağlı fibriller, hücre zarı, alveoler tabaka, ekstrusomlar, epiplazma, mevcut olduğu takdirde ekto-endoplazmik sınır korteksi meydana getirir.

B. elongatum ve *B. duodeni*'nin kortikal yapıları ile ilgili elektron mikrograflar Şekil 1 ve 2'de gösterilmiştir. Hücre yüzeyi kompleks peliküler membran sistemi ile çevrilmiştir. Siller ile vestibulumda devam eden ve hücrenin bütün yüzeyini kaplayan dış zar (75-80 nm kalınlığında) hücre zarına özdeştir. Peliküler membran sisteminde hücre zarına ek olarak ektoplazmik alveollerin dış ve iç zarları da yer alır. Ektoplazmik alveoller incelenen *Balantidium* türlerinde oldukça yassıdır ve lumenleri kolaylıkla ayırdedilemez (Şekil 1, 3). *B. elongatum* ve *B. duodeni*'de peliküler organizasyon birimi monokinetiddir. Kinetozomlar (sil kaide cisimciği) derin ektoplazmik çöküntüler içerisinde birer birer yerleşmişlerdir (Şekil 4,5). Oral ve somatik sillerin ultrastrüktürü aynı yapıdadır ve sil için verilmiş olan genel topoğrafyaya uygunluk gösterir.

Her iki *Balantidium* türüne ait elektron mikrograflarda somatik kinetozomlardan orijinlenen, gerek pozisyon gerek ise yapısal olarak farklı ektoplazmik fibriller ve ekto-endoplazmik sınırı geçerek endoplazmaya giren basal mikrotübüler fibriller görülmektedir. Bu fibriller



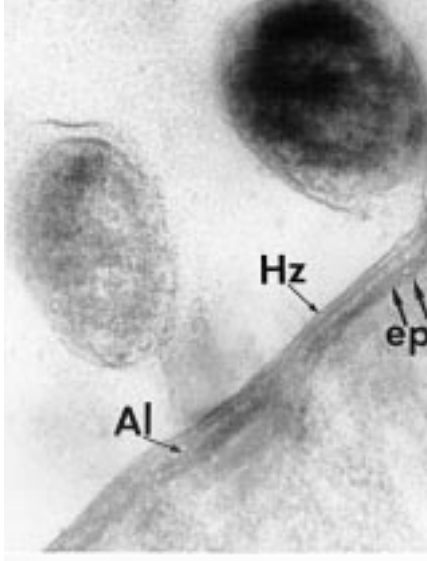
Şekil 1. *B. elongatum*'da kortikal bölgenin longitudinal kesitinde, hücre zarı (Hz), alveoler tabaka (ok), ektoplazmik çıkıntılar ya da kretler (Cr), kinetozom (Ci), postsilier mikrotübüler fibriller (PC), granüllü yapılar (Gy), ekto-endoplazmik sınır (EE) ve endoplazma. Granüllü endoplazmik retikulum (GER), besin vakuolu (BV), lipid damlası (L). X35200.



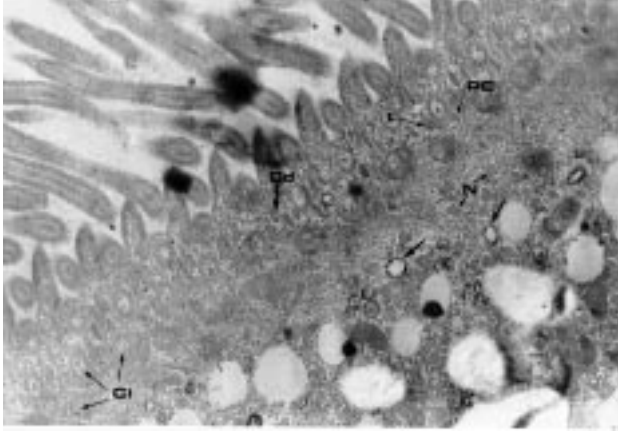
Şekil 2. *B. duodeni*'de kortikal bölgeye ait longitudinal kesitte ektoplazmik çıkıntılar (Cr), kinetozom (Ci) ile kinetozoma bağlı fibriller, ekto-endoplazmik sınır (EE), ve endoplazma. Kinetodezma (Cd), postsilier mikrotübüler fibriller (PC), transvers ya da sol tanjansiyel mikrotübüler demetler (t), hidrogenozomlar (H), besin vakuolu (BV), lipid damlası (L). X22000.

kinetodezmal fibriller, postsilier mikrotübüler fibriller, transvers ya da sol tanjansiyel mikrotübüler fibriller ile kinetozomun kaidesinden çıkan nemadezma benzeri sil kökleri ve tübüler kökleri olarak belirlenmiştir (Şekil 6).

Kinetozomun kaidesinden çıkan en büyük fibril kinetodezmal fibril ya da kinetodezmalardır. Kinetodezmal fibril kinetozomun anterior sağ kenarından çıkar ve kinetiler arası ektoplazmik çıkıntılara tırmanarak hücre yüzeyine doğru uzanırlar. Daha sonra sil sıralarına paralel

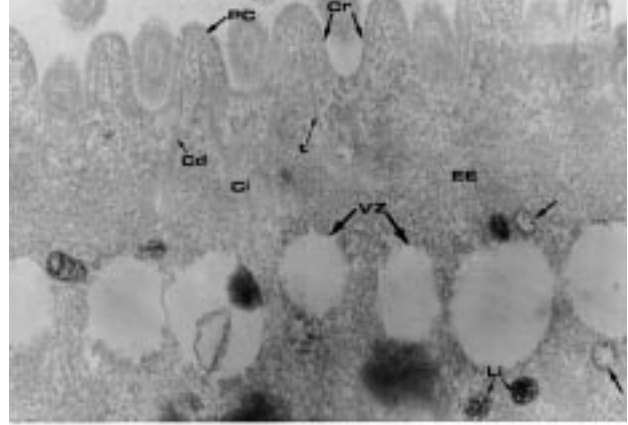


Şekil 3. *Balantidium*'de kompleks peliküler zar sistemine ait kesitte birim zar yapısındaki hücre zarı (Hz), alveoler tabaka (Al), epiplazma (Ep). X72600.

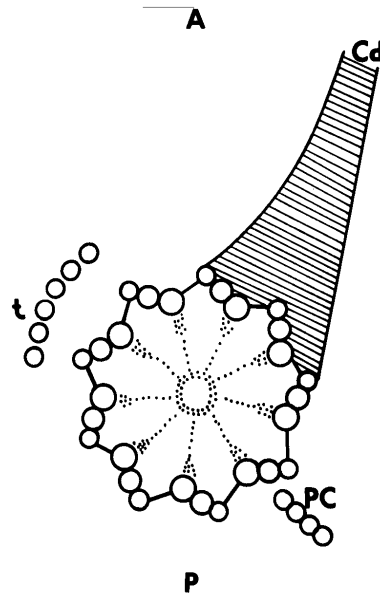


Şekil 4. *B. duodenii*'de kortikal bölge ve endoplazmaya ait kesitte monokinetid peliküler organizasyon. Tek tek sıralanmış kinetozomlar (Ci) ile kompakt bir görünümüne sahip olan kinetodezmal fibril (Cd), transvers mikrotübüler fibriller (t), postsilier mikrotübüler fibriller (PC), enine kesitte heksagonal yapı gösteren nemadezmalar ile içi boş (ok) ve dolu lizozom benzeri polimorfik yapılar (Li). X22000.

bir şekilde anteriore yönelirler. Periyodik yapıya ve boş bir orta bölgeye sahiptirler. Fibrillerin yapılarını açık olarak ortaya çıkarmak mümkün olmamıştır. Bununla birlikte biçim ve pozisyonuna dayanarak kinetodezmal fibriller belirlenebilmiştir. Enine kesitlerde kompakt bir yapı gösteren fibriller *B.elongatum*'da *B.duodenii*'ye oranla daha uzun ve kalındır (Şekil 2,5,7). Sol tanjansiyel ya da transvers mikrotübüler fibriller 5 ya da 6 mikrotübülün bir araya gelmesinden meydana gelirler. Kinetozomun anteri-



Şekil 5. *B. elongatum*'da kortikal bölge ve endoplazmaya ait longitudinal kesitte ektoplazmik çıkıntılar (Cr), kinetozomlar (Ci), ekto-endoplazmik sınır (EE), kinetodezmal fibril (Cd), transvers mikrotübüler fibriller (t), postsilier mikrotübüler fibriller (PC), vakuoler zon (VZ), içi boş (ok) ve dolu lizozom benzeri polimorfik yapılar (Li). X50000.



Şekil 6. *Balantidium*'de somatik kinetozomdan geçen enine kesitte kinetozomdan orijinlenen fibril ve mikrotübüler fibriller. Anterior (A), posterior (P), kinetodezmal fibril (Cd), postsilier mikrotübüler fibriller (PC), transvers ya da sol tanjansiyel mikrotübüler fibriller (t).

or sol kenarından doğarlar ve iki kineti arasındaki ektoplazmik çıkıntıya doğru yönelirler. Ektoplazmik çıkıntıda epiplazmik tabakaya paralel olarak ilerleyen mikrotübüler fibriller sil sıralarına dik bir pozisyon alırlar (Şekil 5,7). Postsilier mikrotübüler fibriller, kinetozomun posterior

sağ kenarından ortaya çıkarlar. 3 ya da 4 mikrotübül bir araya gelerek tek bir tübül hattı oluştururlar (Şekil 4). Postsilier mikrotübüller kinetozomdan çıktıktan sonra, geriye doğru yönelirler ve sil sıralarına paralel bir pozisyon alırlar. Daha sonra hücre yüzeyine doğru çıkarlar, iki kineti arası ektoplazmik çıkıntının kenarında bir önceki kinetozomdan gelen postsilier mikrotübüler fibrillerle birleşerek ektoplazmik çıkıntıyı tamamen sararlar (Şekil 1, 2, 5, 8). *B. duodeni*'de somatik kinetozomlar, oral bölgeye özgü olan nemadezmalara benzer basal mikrotübüllere sahiptirler. Periyodik kalınlıklar gösteren ince mikrotübüllerin yan yana gelmesi ile oluşurlar ve kinetozomdan endoplazmik bölgeye uzanırlar. Kesit düzeyine bağlı olarak değiştiği için sayıları hakkında kesin bir sonuca varmak mümkün değildir. Bunlar nemadezmalara benzer bir görünümde endoplazmaya uzanırlar ve nemadezma benzeri sil kökleri olarak tanımlanırlar. Bazen de kinetozomun kaidesinden lateral olarak iki mikrotübül çıkar, bunlar daha sonra birbirlerine yaklaşarak ve kıvrılarak endoplazmaya uzanırlar. Bu tip mikrotübüller, tübüler kökler olarak belirlenmiştir. Tübüler kökler nemadezma benzeri sil köklerine oranla daha kısa görünmektedir (Şekil 7,8).

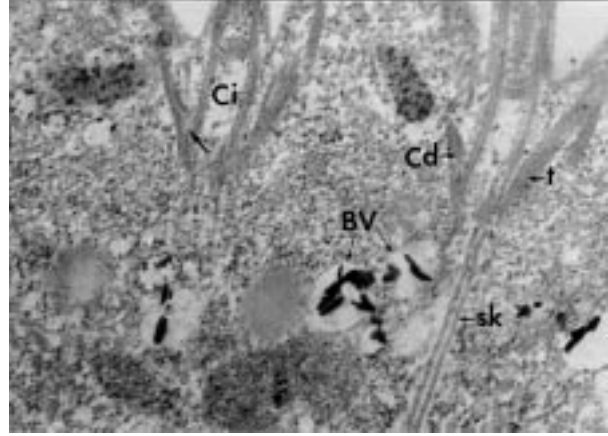
Epiplazma iç alveoler membranın altında ve ona paralel olarak yer alır. Önce granüllü ve fibrilli bir yapıya sahip olan bu tabaka *B. duodeni* ve *B. elongatum*'da çok incedir (Şekil 3).

B. elongatum'da iki sil sırası arasındaki ektoplazmik çıkıntılarda osmiyofil karakterde, granüllü yapılar bulunur. Bu yapılar muhtemelen korteksi destekleyerek sağlamlaştırırlar (Şekil 1).

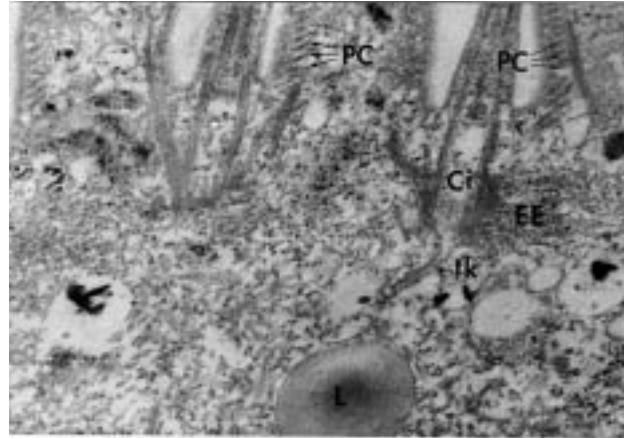
Korteksin en son elemanı oldukça homojen, ince filamentli olan ektoplazmayı inklüzyonlarla dolu endoplazmadan ayıran ekto-endoplazmik sınırdır. Bu sınır elastik, fakat kontraktıl olmayan mikrofilamentlerin bulunduğu bir bölgedir. Ekto-endoplazmik sınır elastik bir destek sağlayarak epiplazma gibi hücreyi belirli şekil altında tutar. *B. duodeni*'de ekto-endoplazmik sınır *B. elongatum*'a göre daha dar ve daha periferik yakındır. Söz konusu *Balantidium* türlerinde düzenli bir şekilde hücreyi çevirir, sadece kinetozomlarda kesintiye uğrar (Şekil 1,2).

Sindirim Apareyinin İnce Yapısı

Vestibuler açıklık her iki türde de geniş olarak başlar, geriye doğru giderek daralır. Sağ ve sol dudak somatik orijinli sil sıraları ile örtülüdür. Dorsal taraf olarak kabul edilen vestibulumun taban kısmı çıplaktır. Sağ dudak sil



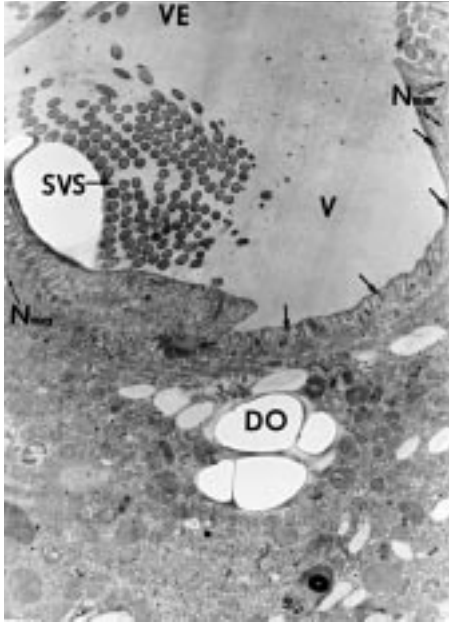
Şekil 7. *B. duodeni*'de kortikal bölgeden geçen longitudinal kesitte kinetozomdan (Ci) kaynaklanan kalın kinetodezmal fibril (Cd) ve kinetodezmal fibrilde merkezi olarak konumlanmış boş alan (ok), transvers mikrotübüler fibriller (t), nemadezma benzeri sil kökleri (sk), besin vakuoller (BV). X55000.



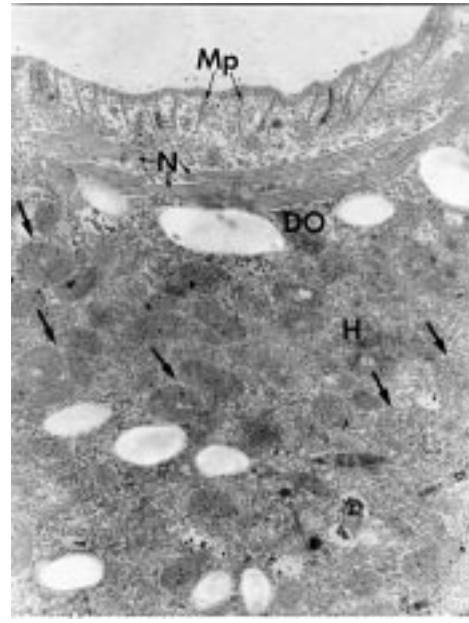
Şekil 8. *B. duodeni*'de kortikal bölgeden geçen longitudinal kesitte kinetozomun (Ci) kaidesinden orijinlenen tübüler kökler (tk), postsilier mikrotübüler fibriller (PC), ekto-endoplazmik (EE), lipid damlası (L). X55000.

sıraları derin vestibuler boşluğun sadece dış kenarını sınırlarken, sol dudaktakiler bu boşluğun daha derinine iner ve vestibulum içerisinde vestibuler siliyatürü oluştururlar. Vestibuler sil sıraları vestibulumun uzun eksenine oblik olarak yerleşmişlerdir. Derin bir çöküntü olan vestibulumda sil sıraları, gerçek adoral membranel ve dalgalı membran oluşturmaz. Bunlar somatik orijinli sol dudak sil sıralarının vestibulum içerisinde devam etmesi sonucu meydana gelen adoral sil sıralarıdır (Şekil 9).

Vestibül çevresindeki kinetozomların kaide kısımlarından çıkan birbirine paralel mikrotübüller, düzenli bir şe-



Şekil 9. *B. duodenî*'nin vestibulum bölgesinden geçen oblik kesit. Vestibulum (V) ile sol cidarı donatan sol vestibüler siliyatür (SVS). çıplak olan dorsal taraf (DO).ventral taraf (VE). Dorsal kısımda ve vestibulumun sağ kenarı boyunca konumlanmış olan mikrotübül perdeler (N), sağ dudak kinetozomlarından orijinlenen uzun nemadezmalar (Nsa), sol dudak kinetozomlarından orijinlenen kısa nemadezmalar (Nso). X1 1000.



Şekil 10. *B. duodenî*'de vestibüler bölgeden geçen longitüdinal kesitte. dorsal bölgede (DO) yarı dairesel fibriller bir yapı oluşturan transvers nemadezmalar (N) ile bu bölgenin kenarına dik olarak konumlanmış mikrotübül perdeler (mp) ve sindirim apareyinin çevresinde yer alan çok sayıdaki hidrogenozom (H). X22000.

kilde bir araya gelerek nemadezmaları oluştururlar. 8-10 kadar nemadezmal fibril ince dezmozlarla birbirlerine bağlanırlar. Nemadezmal mikrotübüller, enine kesitlerinde hegzagonal şekiller göstererek (Şekil 4) parakristalen yapılar oluştururlar. Sağ ve sol dudak sil sıralarına ait kinetozomlardan endoplazmaya transvers, uzun nemadezmalar uzanır. Sağ dudağa ait nemadezmalar daha uzun olup (Şekil 9) dorsal kısmı kat ederek sol dudak nemadezmaları ile birleşir ve dorsal kısmın çevresinde yarı dairesel fibriller bir yapı oluştururlar (Şekil 10).

Siliyatlarda sindirim apareyinin çevresinde yerleşerek bu bölgeye esneklik kazandıran nemadezmalar aynı zamanda sitofarinkse de desteklik sağlar ve endoplazmaya uzanırlar. Endoplazmada nemadezmal mikrotübüllerin oluşturduğu geniş parakristalen yapıları görmek mümkündür (Şekil 13). Mikrotübül perdeler, silsiz olan dorsal bölgenin kenarına dik olarak yerleşirler ve vestibulumun sağ kenarı boyunca dizilirler. Bu bölge sadece birim zar ile sınırlıdır, alveoler tabaka bulunmaz. Zira kompleks membran sistemi ağız etrafında değişime uğrar ve sitostomda kaybolur. Dorsal taraftaki mikrotübül perde-

lerini, sol dudak kinetozomlarının transvers fibrilleri oluşturur. Sağ kenardaki mikrotübül perdeler ise muhtemelen sağ dudak kinetozomlarının transvers fibrillerinden oluşur (Şekil 9). Geçici yapılar oldukları için sitofarinks bölgesine özgü küçük fagoplazmik vakuollere rastlanamamıştır.

Sitoplazmik Organeller ve İnküzyonlar

B. elongatum ve *B. duodenî*'nin sitoplazmasında yapısal ve işlevsel olarak farklı bir çok organel ve inküzyon gözlenmiştir. Bu bakımdan her iki *Balantidium* türünde önemli bir fark tespit edilmemiştir.

Korteksin hemen altındaki periferel sitoplazmada vakuoler bir zon, mitokondri, hidrogenozom, lizozom benzeri polimorfik yapılar, ribozom ve endoplazmik retikulum yer alırken, merkezi olarak yerleşmiş nükleus ve periferel sitoplazma arasında söz konusu yapılara ilaveten, çok sayıda değişik büyüklükte vakuol, lipid damlaları ve amilopektin granülleri bulunmaktadır. Sitoplazmik organel ve inküzyonların dışında endoplazmada somatik kinetozomlardan orijinlenen basal mikrotübüllerden oluşmuş fibril demetleri de yer almaktadır. Nemadezmal mikrotübül demetlere oranla daha az düzenli olan mikrotübül demetler, farklı somatik kinetozomlardan orijinlendikten sonra endoplazmaya uzanan sil köklerinin bir araya top-

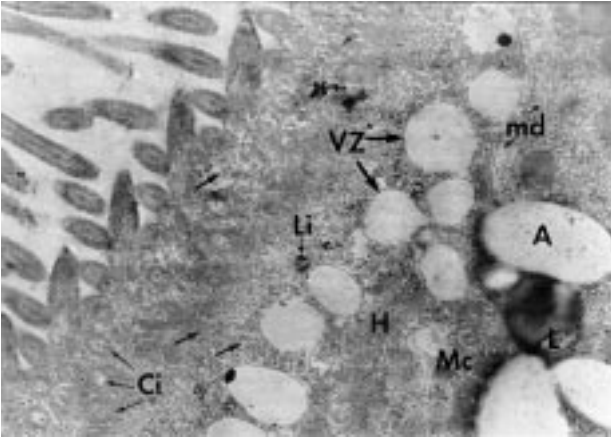
lanmasından meydana gelir (Şekil 11). *B.elongatum*'da sil kökleri ortaya çıkarılamamıştır. Ancak, endoplazmada düzensiz mikrotübül demetlerinin varlığı, bu protistte de sil köklerinin olabileceğini gösterir.

Vakuoller

En önemli vakuol tipi, besinin alınması ve sindirimi ile ilgili olan besin vakuolleridir. Besin partikülleri sitostom ve sitofarinks vasıtasıyla alınarak, tek bir birim zardan meydana gelen sitostomiye zar ile çevrilirler. Sitofarinksin ucundan endoplazmanın iç taraflarına taşınırlar. çoğu yuvarlak ya da oval biçimdeki bu vakuollerin cidarları genellikle düzdür. Ancak bazılarında yer yer invaginasyonlara da rastlanmıştır (Şekil 1). İçeriklerinin büyük bir kısmı bakteridir. Fakat az çok sindirilmiş çeşitli besinler de bulunabilir. Kısmen ince granüllü olmasına karşın, bazılarında ise opak osmiyofil yapıda kitleler görülür (Şekil 7). Bu yapılar daha az kontrast olduğu taktirde granüler bir durum gösterir. Ayrıca büyük besin vakuolleri içerisinde sindirim sonunda oluşan miyelinik yapılara rastlanır (Şekil 16).

Diğer taraftan korteksin hemen altındaki periferel sitoplazmada, ektoplazmayı endoplazmadan ayıran içerik ve şekil bakımından benzer vakuollerden oluşmuş vakuoller bir zon bulunur. Genellikle homojen bir yapı gösteren vakuoller *B.elongatum*'un periferel sitoplazmasında düzenli bir hat oluştururken (Şekil 5) *B.duoden*'de bu zon yer yer kesintiye uğramıştır (Şekil 11).

Sitoplazmada diğer bir vakuoler yapı, endosimbiont



Şekil 11. *B. duodenii*'nin kortikal ve endoplazma bölgesine ait oblik kesitte kinetozom (Ci), vakuoler zon (VZ), mitokondri (Mc), lizozom benzeri polimorfik yapılar (Li), bol miktarda serbest ribozom (ok), hidrogenozomlar (H), mikrotübül demetler (md), amilopektin granülleri (A), L lipid damlası (L). X22000.

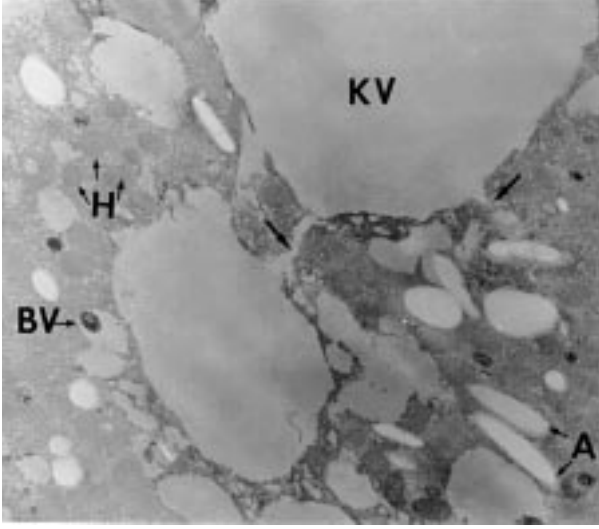
organizmalar ile ilgilidir. Protozoonların endosimbiontları bakterilerden algelere kadar dağılım gösterir. *B.duodenii*'nin sitoplazmasında serbest bakteri ve algelere rastlanıldığı gibi, vakuol içerisinde sitoplazmadan izole olmuş endosimbiyotik bakteriler de bulunur. Ayrıca besin vakuollerine benzer vakuoller içerisinde iyi korunmuş yuvarlak ya da çomak biçimli grup oluşturmuş simbiyotik bakteri kümelerini de görmek mümkündür. Normal besin vakuolleri primer lizozomlar ile birleşirken; endosimbiyotik bakteri kümesi içeren vakuollerin zarları bu birleşmeyi önleyecek şekilde değişikliğe uğrar. Böylece endosimbiont organizmaların büyük çoğunluğu sindirilmekten korunur.

Kontraktıl vakuollerin hücrede en belirgin özellikleri, büyüklükleri ve ince bir zar ile çevrilmiş olmalarıdır. Oldukça homojen bir yapıya sahip olan kontraktıl vakuol, diastol fazında spongio plazma (süngerimsi plazma) adı verilen farklılaşmış sitoplazma bölgesindeki vesiküllerden sıvı içeriğini toplayarak yavaş yavaş yuvarlaklaşmaya başlar. Bu fazın sonunda tam yuvarlak bir hal alır. Sistolde ise sıvı içeriğini ani bir kasılma ile dışarıya boşaltır. Bu fazda kontraktıl vakuol yassılaştır ve çeperinde girinti çıkıntı oluşur. Elektron mikrograflarda kontraktıl vakuolun çevresinde küçük vakuoller, çok sayıda hidrogenozom ile daha az sayıda lizozom benzeri polimorfik yapılar, endoplazmik retikulum ve mitokondri bulunur. Bazı küçük vakuollerin kontraktıl vakuol ile direkt ilişkileri gösterilmiştir. Bu ilişki küçük vakuollerin spongio plazmada oluştuğunu ve diastol sırasında ana vakuol ile birleştiğini gösterir (Şekil 12).

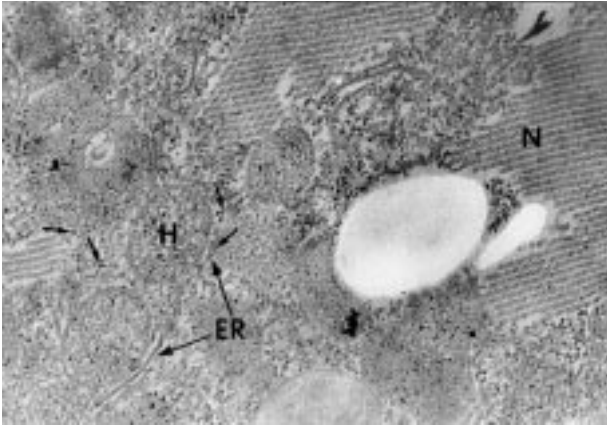
Endoplazmik retikulum, Ribozomlar, Golgi ya da Diktiyozom

Bütün protistlerde endoplazmik retikulum mevcut olmasına rağmen gelişimi hücrenin fizyolojik aktivitesine, lokalizasyonu sentez bölgelerinin dağılımına bağlıdır. Bu hücre içi kanal sistemi *B.elongatum* ve *B.duodenii*'de fazla bir gelişme göstermez. Hücrelerin fonksiyonlarına bağlı olarak kanalların miktarı ve biçimi değişiktir. Buna bağlı olarak genel bir morfolojik tanım yapmak olanaksızdır. *B.elongatum* ve *B.duodenii*'ye ait elektron mikrograflarda ribozomlarla kaplı uzamış ve yassılaştırılmış lameller halinde bulunur (Şekil 13).

Ekto-endoplazmik sınırın hemen altında, periferel sitoplazmada ve endoplazmada devamlı bir şekilde uzayan endoplazmik retikulum üzerinde oldukça belirgin bir şekilde ribozomları görmek mümkündür (Şekil 1). Bu pro-



Şekil 12. *Balanlidium*'da kontraktıl vakuol (KV) düzeyinden geçen oblik kesit ve ana vakuol ile çevresindeki küçük vakuollerin (ok) direkt ilişkisi. Vakuoler sitoplazmada yer alan besin vakuollerini (BV), hidrogenozomlar (H), amilopektin granülleri (A). X14520.



Şekil 13. *B. duodenii*'nin sitoplazmik ince yapısında endoplazmik retikulum lamelleri (ER) ile endoplazmik retikulum üzerindeki ve endoplazmaya dağılmış ribozom granülleri (ok), hidrogenozomlar (H), parakristalen nemadetzmalar (N). X50000.

tistlerde endoplazmik retikulum fazla gelişmediğinden dolayı, çok sayıda serbest ribozom endoplazmaya dağılmış olarak görünmektedir (Şekil 13). Endoplazmik ritikulumun fazla gelişmemesi ve buna bağlı olarak serbest ribozomların fazla olması, sentez edilen proteinlerin, hücre içinde kullanılacağı anlamını taşımaktadır. Genel olarak perinuklear bölgede gelişen endoplazmik retikulum, nukleusu düzenli bir şekilde çevrelediği gibi ribozomlarla kaplı küçük vesiküller halinde de bulunur. Diğer taraftan

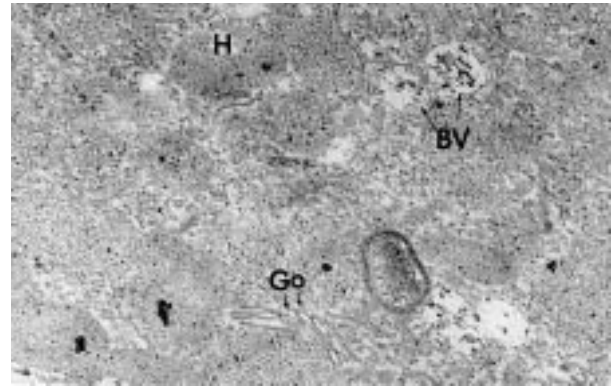
Balantidium'da ekto-endoplazmik sınır ve korteks ile bağlantılı olduğu gibi, endoplazmik retikulum vesikülleri kontraktıl vakuollerin spongioplazma yapısına da katılırlar.

Sitoplazmada diğer bir zar yapısı olan Golgi ya da diktiyozom büyüklük, sayı, dağılım bakımından çeşitli protozoon gruplarında farklılık gösterir. Ciliata klasisinin birçok türünde az gelişmiştir. Elektron mikrograflarda granülsüz endoplazmik retikulumu ayırmak oldukça güçtür. Zaman zaman endoplazmik retikulumun yakınında ya da onun devamı olarak görünen Golgi yapısı, hücrenin farklı fonksiyonel evrelerine göre biçimsel farklılık göstermesine rağmen, öyle görülmektedir ki, *B. duodenii*'de bir kaç keseye indirgenmiştir. Sayıları 2-3 arasında değişen, hafifçe bükülmüş yassı keseler, sitoplazmada hemen hemen paralel bir biçimde gruplanmışlardır (Şekil 14).

B. elongatum'a ait elektron mikrograflarda Golgi ya da diktiyozoma rastlanmamıştır. Bu durum, kesitlerin çok zayıf gelişme gösteren Golgi apareyi düzeyinden geçmemesinden ileri gelebilir.

Mitokondriler

Oksijen miktarına geniş tolerans gösterdikleri halde, *Balantidium*'larda mitokondri yapısı gösteren organelin az olması ilginçtir. *B. elongatum* ve *B. duodenii*'de bulunan çomak şeklindeki mitokondriler, iki veya üç tane tübüler biçimde krista taşırlar. Mitokondri ile krista sayısının az olması bu protistlerin normal yaşama ortamı olan barsakta, oksijen miktarının az olmasından ileri gelir. Az kristali küçük (0.24 µm X 0.5 µm) mitokondrilere ilaveten (Şekil 11), *B. elongatum*'un sitoplazmasında oval, iki kristali büyük mitokondriler de (3.6 µm X 4.2 µm) bulunur. Genelde periferel sitoplazmada toplanma eğiliminde-



Şekil 14. *B. duodenii*'nin sitoplazmik ince yapısında çok az gelişme gösteren golgi apareyi (Go), besin vakuollerini (BV), hidrogenozomlar (H). X50000.

dirler. Ancak endoplazmaya dağılmış olarak da bulunabilir. Bu protistlerde mitokondrilerin yanısıra hidrogenozom olması muhtemel tek zarla çevrili yapılar da bulunur (Şekil 13).

Lizozom Benzeri Polimorfik Yapılar

Tek zarla sınırlı ve granül içeren bu yapılar tüm sitoplazmada özellikle periferel sitoplazmadaki vakuollere yakın konumlanmışlardır (Şekil 5,11). Bu polimorfik yapıların besin vakuollerine yakın konumlanması, sindirim ile ilgili hidrolaz enzimlerini taşıyan lizozomlar olduğu düşüncesini güçlendirir. Elektron mikrograflarda içeriğini boşaltmış lizozom benzeri yapıları da görmek mümkündür (Şekil 4,5).

Amilopektin Granülleri ve Lipid Damlaları

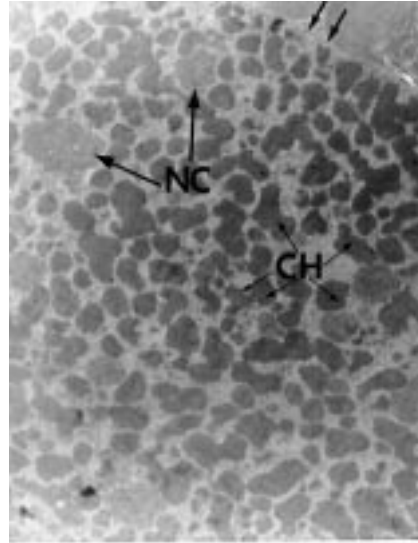
Çok fazla miktarda olan amilopektin granülleri hücre içini tamamen doldurur. Muhtemelen uzun süre aç kalmış bir kaç örneğin sitoplazmasında amilopektin granüllerinin azalması durumu, granüllerin hücre tarafından kullanıldığını gösterir. Bazen konsentrik lameller bir yapı ile iki amilopektin granülünün bir araya gelerek küme oluşturduğu gözlenmiştir.

B. elongatum ve *B. duodenii*'nin endoplazmasında membranla sınırlı olmayan çoğu küresel biçimli, değişik büyüklükte lipid damlaları bulunur. Bazı lipid damlaları zarla sınırlanmış gibi bir görünüme sahiptir. Bu görünüm, osmiyumun lipid damlası ile onu çevreleyen sitoplazma arasında daha fazla indirgenmesi sonucu, lipid damlasının çevresinde yoğun bir tabakanın ortaya çıkmasındandır. Alışılmış zarlara oranla daha kalın ve daha yoğun olan bu tabaka zar benzeri bir yapı göstermesine rağmen lipoprotein zar yapısında değildir. Endoplazmada fazla osmiyofilik olan lipid damlalarının yanı sıra, osmiyumu az absorbe etmiş olan lipid damlaları da bulunmaktadır (Şekil 1,2).

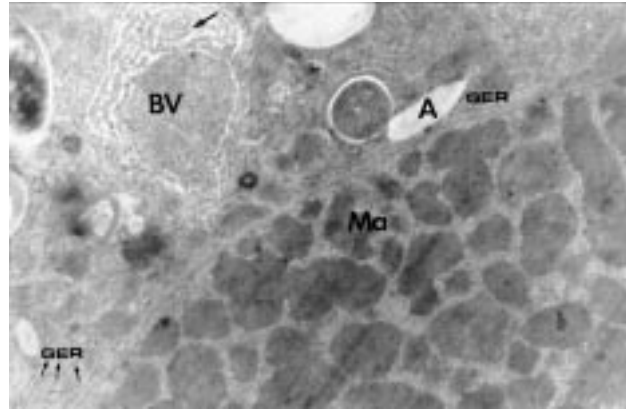
İnterfaz Makronukleusu

B.elongatum ve *B.duodenii*'nin interfaz makronukleusuna ait enine kesitlerde, nukleusun homomer yapıda olduğu görülür. Nukleus kılıfı *B.elongatum*'da küçük girinti ve çıkıntılar oluşturarak düzensiz, *B.duodenii*'de ise daha düzenli bir biçimde devam eder. Her zaman ayırt edilmemekle birlikte, klasik yapıdaki nuklear kılıfın perinuklear boşlukla ayrılmış çift zar yapısı ve üzerinde, özellikle poliploid siliyat makronukleusunda çok fazla bulunan porlar yer yer belirgindir. Kromatin materyali, karyoplazma içerisine dağılmış ökromatin ve nukleus iç

zarı ile ilişkili heterokromatinden oluşur. Elektronca yoğun düzensiz biçimli değişik büyüklükteki kromatin kümeleri arasında, elektronca daha az yoğun olan nukleoluslar bulunur. Makronukleusun periferel sitoplazmasında üzerinde ribozomlar bulunan endoplazmik retikulum, amilopektin granüller ve büyük vakuoller bulunur (Şekil 15,16). *B.elongatum* ve *B.duodenii*'ye ait elektron mikrograflarda değişik yapı gösteren makronukleusa da rastlanmıştır. Nukleusun oldukça kompakt bir görünüme sahip olması, interfaz safhasındaki yoğunlaşmış kromatin materyalinin tüm nukleusa yayılmasından ileri gelmektedir. Metabolik olarak nisbeten zayıf olan kromatin mater-



Şekil 15. *B. duodenii*'nin interfaz makronukleusuna ait enine kesitte nukleus kılıfı üzerindeki porlar (ok), kromatin kümeleri (CH), nukleoluslar (NC). XI 1000.



Şekil 16. *B. duodenii*'de makronukleus (Ma) ile periferel sitoplazmasındaki granüllü endoplazmik retikulum (GER), miyelinik yapılar (ok) taşıyan besin vakuolu (BV) ve amilopektin granülü (A). X22000.

yalinin yoğunlaştığı heterokromatinden başka, makro-nukleusda geniş alanlar işgal eden, zarla çevrili bölgeler de bulunur. Makronukleusun çok kompakt olması ve por-ların açık bir şekilde görülebilmesi, *Balantidium*'da bazı durumlarda interfaz makronukleusunun, metabolik yön-den düşük bir aktiviteye sahip olduğunu gösterir. Mikro-nukleus ile ilgili elektron mikrograf elde edilememiştir.

Tartışma ve Sonuç

Siliyatlarda kinetozomların düzenlenmesi dışında, kortikal birimlerde temelde ultrastrüktürel olarak bir farklılık görülmez. Bu çalışmanın inceleme materyali olan *Balantidium*'lar kinetozomların düzenlenmesi bakımından monokinetid bir durum gösterir. Bir başka deyişle, ek-toplazmik çöküntülerde kinetozomlar tek tek konum-lanmışlardır. *B.xenopi* ve *B.caviae*'nin ultrastrüktürlerine ait çalışmalarda bu konu ile ilgili herhangi bir kayda rastlanmamıştır, ancak elektron mikrograflarda kineto-zomların monokinetid tarzda düzenlendikleri görülmekte-dir (6, 9). Klasik yapı gösteren siller ile ilgili bulgumuz si-liyatların oral korteksini ultrastrüktürel olarak inceleyen de Puytorac ve Grain (1)'in *Balantidium*'lar ile ilgili bulgu-sunu destekler yödedir. Araştırmacılar *Balantidium*'larda somatik ve oral siliyatür arasında ultrastrüktürel bir fark olmadığını ifade etmişlerdir. Ancak aynı genusa ait türler arasında bile sil yapısında geniş varyasyonlar ola-bileceği rapor edilmiştir (13). *B.elongatum* ve *B.duode-ni*'nin oral ve somatik siliyatürü. klasik sil yapısı göster-mesine karşın, *B.caviae*'nin oral ve perioral bölgesine ya-kın somatik kortekste, *Balantidium*'da daha önce hiç ra-por edilmemiş olan ve beslenme prosesi ile ilgili olabilece-ği düşünülen anormal siller tanımlanmıştır (9).

Hücre yüzeyini bütünüyle çevreleyen kompleks pelikü-ler membran sistemi, uzun zaman araştırmacılar tarafından yanlış yorumlanarak siliyatlarda hücre zarının üç taba-kadan meydana geldiği kabul edilmiştir. *B.elongatum* ve *B.duodeni*'ye ait elektron mikrograflarda peliküler mem-bran sisteminin üç zar tabakasından meydana geldiği açık-ça görülmüştür. Membran sisteminin sadece dış zarı siller de dahil olmak üzere devamlı biçimde bütün yüzeyi kapla-dığı için hücre zarına özdeştir (5, 14-18). Zar sisteminin diğer elemanları olan alveollerin iç ve dış zarları kineto-zom düzeyinde kesintiye uğradığı için, onları hücre zarı olarak kabul etmek mümkün değildir.

B.elongatum ve *B.duodeni*'de alveoller oldukça yası-sıdır. Yassılaştırmış alveoller Grain (8)'nin *B.elongatum* için

vermiş olduğu şekillere uygunluk göstermektedir. Alveol-lerin yassılaştırma derecesini fiksasyona bağlayan Pitelka (15) ilk fiksasyon glutaraldehit ile yapıldığı taktirde yassı-laştırma derecesinin az olduğunu ifade etmiştir. Metod kıs-mında da verildiği gibi bütün denemelerde ilk fiksasyon glutaraldehit ile yapıldığı halde alveoller önemli derecede yassıdır ve lumenleri kolay ayırd edilememektedir. Yassı alveoller *Balantidium*'larda türe özgü karakter gibi görün-mektedir. Bazı araştırmacılar bu tabakanın hücreyi sağlam-laştırdığını ifade ederken (19), Pitelka (15) sitoplazmayı kimyasal ve fiziksel etkilerden koruyan izolasyon fonksi-yonlu bir yapı olarak görmektedir. Allen (18) ise, alveoler tabakayı sarkoplazmik retikuluma benzeterek, topladığı kalsiyumu salgıladığı zaman sil aktivitesinde rol oynayabi-leceğini belirtmiştir. Kanımızca bu tabaka hücre zarına sağ-lamlık kazandırmaktadır.

İç alveoler zarın hemen altında yer alan ince granüllü epiplazma tabakası çeşitli siliyat gruplarında değişik ka-lınlıkta gözlenmiştir (3,19). Ancak *Balantidium*'da şim-diye kadar rapor edilmemiştir. Sunulan çalışmanın konu-sunu oluşturan tiirlerde ince bir epiplazma tabakası bulun-maktadır (Şekil, 3).

Her somatik kinetozomal alan içerisinde, kinetozom-dan orijinlenen kinetodezmal fibril, postsilier mikrotübü-ler fibriller ve transvers ya da sol tanjansiyel mikrotübü-ler fibriller bulunur. Morfogenetik fonksiyona sahip olan kinetodezmal fibril ile postsilier ve transvers mikrotübü-ler fibrillerin kinetozom çevresinde topoğrafik olarak düzenlenmesi diğer holotrich siliyatlara büyük ölçüde benzerdir (16,17,20). Kinetodezmal fibriller incelenen *Balantidium* türlerinde daha az gelişmiştir. *Parameci-um*'daki gibi üst üste yığılmış büyük kinetodezmalara (15,18) rastlanmamıştır. *B.elongatum* ve *B.duodeni*'nin kinetodezmal fibrillerinde gözlenen merkezi olarak ko-numlanmış boş alan *Nyctotherus* türlerinde de gözlenmiş-tir (13). Kinetodezmalarda gözlenen boş kısım bu fibrille-rin kinetozomdaki tek bir üçlüden değil de , birden fazla üçlüden orijinlenmesinin kanıtıdır. Somatik kinetozomlar-dan orijinlenip endoplazmaya geçen mikrotübüller değişik siliyat türlerinde tanımlanmıştır. Tübüler kökler *Isotricha* spp.(17) ve *B. coli*'de (21), sunulan çalışma da ise *B.du-odeni*'de gösterilmiştir. Tübüler kökler *B.coli*'de olduğu gibi *B.duodeni*'de de iki tanedir ve kinetozomun kaidesi-den orijinlendikten sonra kıvrılarak endoplazmaya uza-nırlar. *B.duodeni*'ninkine özdeş nemadezma benzeri sil kökleri *B.caviae*'de gösterilmiştir (9). Ancak bu yapılar *B.duodeni*'de daha az sayıdadır. Zira araştırmacılar *B.cavi-*

ae'de 4-5 nemadezma benzeri sil kökü bulunduğunu açıklamışlardır. Rumen siliyatlarından *Dasytricha ruminantium*'u ultrastrüktürel olarak inceleyen Paul ve ark. (20) bu protistte kinetozomun kaidesinden orijindenikten sonra ekto-endoplazmik sınırı geçerek endoplazmaya uzanan en az bir tane basal mikrotübülün olduğunu saptamışlardır. Mikrotübülün ektoplazmik transvers mikrotübüler fibrillerden olabileceğini açıklayan araştırmacılar, aynı zamanda bu mikrotübülün *B.caviae*'deki nemadezma benzeri sil köklerine özdeş olduğunu da ileri sürmüşlerdir. Tübüler kökler ve sil kökleri değişik siliyat türlerinde değişik araştırmacılar tarafından gösterilmiştir (22, 23). İncelenen *Balantidium* türlerinde, endoplazmada gözlenen mikrotübüler demetlerin sil köklerinden oluştuğu belirlenmiştir. Zira bu mikrotübül demetler endoplazmada benzer şekilde gruplar oluşturan nemadezmal demetlere oranla daha az düzenlidir. *D.ruminantium*'un endoplazmasındaki basal mikrotübül demetleri (20), *B.elongatum* ve *B.duodeni*'deki mikrotübül demetler ile özdeş olabilir.

B.elongatum'un ektoplazmik çıkıntılarındaki granüllü osmiyofil karakterdeki yapılar *B.duodeni*'de bulunmadığı gibi, daha önce ultrastrüktürel olarak incelenmiş olan diğer *Balantidium*'larda da tanımlanmamıştır. Korteksi sağlamlaştırdıkları kabul edilen bu yapıların, *D.ruminantium*'daki granüllü organellere (20) özdeş bir fonksiyon görererek sil hareketlerinde de rol oynayabilecekleri düşünülebilir.

Periferel ektoplazmada özellikle ektoplazmik çıkıntılarının altında yer alan ekto-endoplazmik sınır, değişik kalınlıkta da olsa bir çok siliyatta bulunmuştur (8,9,14,15, 17). Grain (8), Paulin ve Krascheninnikow (9) ekto-endoplazmik sınırı *B.testudinis*'de ve *B.caviae*'de tanımlamışlardır. Grain *B.testudinis*'de oldukça geniş olan ekto-endoplazmik sınırın endoplazma içerisine doğru geliştiğini, az miktardaki endoplazmanın sadece besin vakuolleri etrafında bulunduğunu belirtmiştir. Araştırmacı ekto-endoplazmik sınırın *B. coli*, *B. elongatum* ve *B.xenopi*'de *B. testudinis*'deki kadar kalın olmadığını açıklamıştır. Elektronca yoğun olan bu bölge *B.elongatum* ve *B.duodeni*'yi düzenli biçimde çevirdiği gözlenmiştir. Kalınlığı değişik olsa bile bu bölge *Balantidium*'larda karakteristik bir yapı gibi görünmektedir.

Şimdiye kadar *B.elongatum*'un vestibül siliyatürleri üzerinde ayrıntılı inceleme yapan tek kişi Grain (7) olmuştur. Bu çalışmada, vestibül yapısı için verilen bulgular, Grain'in çalışmasını desteklemektedir. *B.duodeni* ise

şimdiye kadar ultrastrüktürel olarak incelenmemiştir. Bu çalışmada *B.duodeni*'nin vestibulum yapısı ve vestibüler siliyatürünün *B.elongatum*'a benzediği gösterilmiştir. *B.elongatum*'da olduğu gibi *B.duodeni*'de de sağ ve sol dudak sil sıraları somatik sil sıralarının devamı olup vestibüler siller membranel şeklinde düzenlenmez. *B.coli*'de longitudinal nemadezmalar "pesudonass" şeklinde (7,21), *B.caviae*'de nemadezmal mikrotübüller "nass" şeklinde düzenlenirken (9) *B.elongatum* ve *B.duodeni*'de transvers nemadezmalar vestibulumun dorsal çıplak bölgesinde yarı-dairesel bir düzenlenme gösterirler.

Balantidium genusuna ait söz konusu iki türün endoplazmik organelleri, birkaç özellik dışında diğer siliyatların endoplazmik organellerine benzemektedir. *B.elongatum* ve *B.duodeni*'de vakuol açısından dikkati çeken bir özellik; korteksin hemen altındaki periferel sitoplazmada yer alan vakuoler zondur. Diğer bir kurbağa protisti olan opalinelde, kinetozomların hemen altındaki küçük, yassı ve yuvarlak vesiküllerin beslenme aktivitesi ile ilgili pinositotik vesiküller olduğu, bunların altındaki daha büyük vakuollerin ise sindirim ile ilgili olduğu bildirilmiştir (24, 25). *B.elongatum* ve *B.duodeni*'de vakuollerin opalinelere benzer şekilde düzenlenmiş olmasına rağmen, hücrede sindirim apareyinin varlığı, vakuoler zonun beslenme ile ilgili olamayacağı düşüncesini kuvvetlendirir. Vakuoler zon daha çok izolasyon fonksiyonuna sahip olabilir.

Siliyatlarda endoplazmik retikulum ilk kez de Puytorac (26), golgi ise Noirot-Timothee tarafından (14) tanımlanmıştır. *B.elongatum* ve *B.duodeni*'de yassı lameller halindeki granüllü endoplazmik retikuluma ilaveten nukleus etrafında ribozomlarla kaplı yuvarlak, küçük vesiküler endoplazmik retikuluma da rastlanmıştır. Benzer yapıdaki endoplazmik retikulum *Isotricha* spp. ve diğer bazı siliyatlarda da gözlenmiştir (17, 27). Araştırmacılar bu tip endoplazmik retikulumun daha çok beslenmemiş numunelerde olduğunu ifade etmişlerdir. *B.elongatum* ve *B.duodeni*'de hem golgi hem de endoplazmik retikulum fazla gelişmemiştir. Bu durum bu protistlerin endokommensal yaşam biçimine bağlı olabilir. Endoplazmik retikulum ve golgi'nin az gelişmesi ile ilgili olarak çok sayıda serbest ribozomun, yapısal proteinlerin sentezi için ekto- ve endoplazmaya dağıldığı görülür.

Noirot-Timothee'nin çalışmasında (28) *B.elongatum*, *B.coli*, *B.entozoon* ve *Nyctotherus cordiformis*'de gerçek mitokondrinin olmadığı belirtilmesine karşın, sunulan çalışmada her iki *Balantidium* türünde de az kristal mitokondri bulunduğunu daha önce bulgular bölümünde be-

lırtmıştı. Çalışma bu yönüyle, Gaumont ve Grain (29)'in klasik mitokondri ile ilgili bulgusunu desteklemektedir. Araştırmacılar *Balantidium*'larda oksijen ihtiyaçlarına bağlı olarak az kristal mitokondrilerin bulunduğunu açıklamışlardır. *B. elongatum* ve *B. duodeni*'de mitokondrilerin krista sayısının az olması, protistlerin kurbağa barsağındaki anaerobik yaşam biçimine dayandırılabilir. Noirot-Timothee (28) *Balantidium*'lardaki mitokondriyal farklılığı protistlerin epitelyuma yakın konumlanmalarıyla, çok kristal mitokondriye sahip olan opalinlerin ise oksijenin bol olduğu barsak boşluğunda yer almalarıyla açıklamıştır.

Araştırılan *Balantidium* türlerinin makronukleusları ile ilgili elektron mikroskopik bulgular, *B. caviae* (9) ve *B. coli* (10)'de olduğu gibi homomer tip makronukleus yapısına sahip olduklarını gösterir. *B. duodeni*'de zar gelişimi dalgalıdır ve bu bakımdan *B. coli* ve *B. caviae*'ye, nuklear kılıfı girintili çıkıntılı olan *B. elongatum* makronukleusu ise, zar gelişimi açısından *B. testudinis*'e benzerdir. Grain (30)'in prekestik *B. elongatum* için vermiş olduğu elektron mikrograflarda, kromatinin kümeler oluşturarak homomer biçimde dağıldığı ve nuklear kılıfın makronukleusu düzenli biçimde çevirdiği görünür. *B. elongatum* makronukleusu ile ilgili bulgularımız, kromatin kümelerinin da-

ğılımı bakımından Grain'in gözlemine uygunluk gösterirken, zar gelişimi bakımından Grain'den ayrılmaktadır. Bu farklılık zar gelişiminin hücrenin gelişme evrelerine göre değişebileceğini gösterir.

B. elongatum ve *B. duodeni*'nin kortikal yapısındaki ince epiplazma tabakası ile sadece *B. elongatum*'da gözlenen osmiyofi karakterdeki granüllü yapılar, özellikle *B. elongatum*'da daha düzenli bir biçimde hücreyi çevreleyen ve *B. duodeni*'de de bulunan periferel endoplazmadaki vakuoler zon, sitoplazmadaki mikrotübül demetler ilk kez bu çalışma ile rapor edilmiştir. *B. duodeni*'nin vestibulumu, nemadezmaların düzenlenmesi bakımından diğer birçok *Balantidium* türünden ayrılmasına karşın, *B. elongatum*'a büyük ölçüde benzerdir. Her iki türde de vestibüllerin sillerin membranel şeklinde düzenlenmemesi, trichostomatid siliyatların belirgin özelliğidir. Elde edilen bulgulara göre endoplazmik fibril sistemi, oral kinetozomlardan orijinlenen nemadezmal mikrotübüller fibriller ile somatik kinetozomlardan orijinlenen tübüler kökler ve nemadezma benzeri sil köklerinden ibarettir. Ektoplazmik kinetozomlardan kaynaklandıktan sonra demetler halinde endoplazmaya uzanan endoplazmik fibrillerin *B. elongatum* ve *B. duodeni*'de fazla gelişmediği belirlenmiştir.

Kaynaklar

1. Puytorac, P. de et Grain, J., Ultrastructure de cortex buccal et evolution chez les cilies. *Protistologica*, 12(1):49-67, 1976.
2. Levine, N. D. (Chairman), Corliss, J.O., Cox, F. E. G., Deroux, G., Grain, J., Honiberg B. M., Leedale, G.F., Leoblich, A.B., Lom, J., Lynn, D., Merinfeld, E.G., Page, F.C., Poljanky, G., Spargue, V., J. Vavra., and Wallace, F.G., A newly revised classifications of the protozoa. *Journal of Protozoology*, 27(1):37-58, 1980.
3. Puytorac, P. de, Grain, J., et Mignot, J. P., *Precis de Protistologie*. Societe Nouvella des Editions Boubee, 1987.
4. Anderson, O. R., *Comparative Protozoology*, New York, 1988, Springer-Verlag Inc., 482 sayfa.
5. Sleigh, M. A., *Protozoa and Other Protists*, 5. Baskı, London, 1989, Edward Arnold, 342 sayfa.
6. Puytorac, P. de, Grain, J., Structure et ultrastructure de *Balantidium xenopi* sp. nov. cilie trichostome parasite du batracien *Xenopus fraseri*. *Protistologica*, 1:29-36, 1965.
7. Grain, J., Confirmation, par la microscopie electronique, de la place des *Balantidium* dans l'ordre des Trichostomatida. *Comptes Rendus des seances d'Academie des Sciences, Paris*. 263D:1864-1867, 1966a.
8. Grain, J., Les particularites structurales de *Balantidium testudinis*. *Progress in Protozoology*, IIIrd International Congress on Protozoology, Leningrad, 2-10, 1969a.
9. Paulin, J.J. and Krascheninnikow, S., An electron microscopic study of *Balantidium caviae*. *Acta Protozoologica*, 12:97-102, 1973.
10. Krascheninnikow, S. und Scholtzseck, E., Beobachtungen an der feinstruktur des kernapparates von *Balantidium coli* (Ciliata, Holotricha, Trichostomatida). *Protistologica*, 11 (3):297-303, 1975.
11. Raikov, I.B., *The Protozoan Nucleus, Morphology and Evolution*, New York, 1982. Springer-Verlag, 474 sayfa.
12. Şenler, N.G., *Rana ridibunda* (Amphibia-Anura)'nın sindirim sisteminde endokommensal olarak yaşayan iki siliyat türünün morfolojik ve sitolojik yapıları. *Tr.J. of Zoology*, 20:319-333, 1996.
13. Öktem, N., *Nyctotherus cordiformis* (Stein) ve *Nyctotherus hylae* (Surowiak)'ın sitolojik yapıları, ultrastruktürü ve sistematik münasebetleri. Ege Üniversitesi, Fen Fakültesi İlimi Raporlar Serisi, No:86, 1969.
14. Pitelka, D. R., *Electron Microscopic Structure of Protozoa*, Oxford, Pergamon Press Ltd., 1963, 269 sayfa.

15. Pitelka, D. R., New observations on cortical ultrastructure in *Paramecium*. Journal de Microscopie, 4(3):373-394, 1965.
16. Pitelka, D.R., Fibrillar systems in Protozoa, in Research in Protozoology, T.-T.Chen, (Ed) 3:280-388, Pergamon Press, Oxford, 1969.
17. Grain, J., Etude cytologique de quelques cilies holotrichs endocommensaux des ruminants et des equides (parts 1 and 2). Protistologica, 2:5-141, 1966b.
18. Allen, R.D., Fine structure of membranous and microbrillar systems in the cortex of *Paramecium caudatum*. The Journal of Cell Biology, 49:1-20, 1971.
19. Grain, J. et Batisse, A., Etude ultrastructurale du cilie chonotriche *Chilodochona guennerstedti* Wallengren, 1985. I. Cortex et structures buccales. Journal of Protozoology, 21(1):95-111, 1974.
20. Paul, R.G., Butler, R.D. and Williams, A.G., Ultrastructure of the rumen ciliate *Dasytricha ruminantium*. European Journal of Protistology, 24:205-215, 1989.
21. Grain, J., Le cinetosome et derives chez cilies. Ann.Biol., 8(1-2):53-97, 1969b.
22. Rodrigues, M. et Didier, P., Remarques sur l'ultrastructure du cilie Gymnostome *Monodinium balbiani* (Fabre Danergue, 1988). Protistologica, 11(4):469-479, 1975.
23. Maslin-Leny, Y. et Bohatier, J., Cytologie ultrastructurale de *Trichodina* et *Tripartiella* (Cilies peritriches). Protistologica, 20(1):113-132, 1984.
24. Patterson D. J. The fine structure of *Opalina ranarum* (family Opalinidae): Opalinid phylogeny and classification. Protistologica, 21 (4):413- 428, 1985.
25. Patterson, D.J. and Delvinquier, B.L.J., The fine structure of the cortex of the protist *Protoopalina australis* (Slopalinida, Opalinidae) from *Litoria nasuta* and *Litoria inermis* (Amphibia: Anura: Hylidae) in Queensland Australia. Journal of protozoology, 37(6):449-455, 1990.
26. Puytorac, P. de, Orgine infraciliaire des fibres squelettiques de certains infusoires Astomes et presence d'un ergastoplazme chez ces cilies. C.R.Acad.Sci. 24b:1958.
27. Wessenberg, H. and Antipa, G., Studies on *Didinium nasutum*. I. Structure and ultrastructure. Protistologica, 4(4):427-447, 1968.
28. Noirot-Timothee, C. Etude au microscope electronique des inclusions cytoplasmiques de *Cepedea dimidata* (Protozoa Opalinina) et plus specialement des mitochondries au corps de zeller. Protistologica, 3(3):301-312, 1967.
29. Gaumont, R. et Grain, J., L'anaerobiase et les mitochondries chez les protozoaires du tube digestif Annales Universite et ARERS Rheims, 5(4):174-176, 1967.
30. Grain J. Les particularites de l'infraciliature et de la cytologie des formes prekystiques de *Balantidium elongatum*. Comptes Rendus des seances d'Academie des Sciences, Paris, 266D:1511-1513, 1968.