

Über das Vorkommen und den Bau gestielter „Hüllen“ bei *Ochromonas malhamensis* Pringsheim *O. sociabilis* nom. prov. Pringsheim*

E. SCHNEPF und G. DEICHGRÄBER

Lehrstuhl für Zellenlehre der Universität Heidelberg

W. KOCH

Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Göttingen

Eingegangen am 30. April 1968

The Occurrence and Structure of Stalked Tunicae in Ochromonas malhamensis Pringsheim and O. sociabilis nom. prov. Pringsheim

Summary. Usually the flagellates of the genus *Ochromonas* attach to a substrate by a short pseudopodium and a little mucilaginous knob. Several strains of *Ochromonas malhamensis* as well as *O. sociabilis*, yet, produce a delicate tunica consisting of a 10–20 μm long hollow stalk and a cup-shaped envelope which encloses a long protoplasmatic filament and the basal half of the cell respectively. These tunicae, often overlooked, are leaved after the minutest disturbance. The length of the stalk, the depth of the cup, and the thickness of their walls is strongly dependent on the nutrition medium; the temperature has little, the light no influence. The tunica consists in the region of the stalk of helical wound, bandlike, presumably cellulosic fibrils which split in the region of the cup in smaller ones and even in elementary fibrils with a diameter of 3–3.5 nm. Similar fibrils but in an irregular distribution are also observed in the mucilaginous knobs produced by *O. danica*. The taxonomic meaning of these findings is briefly discussed.

Zusammenfassung. Gewöhnlich setzen sich die Flagellaten der Gattung *Ochromonas* mit einem kurzen Pseudopodium und einem kleinen Gallertpolster fest. Verschiedene Stämme von *Ochromonas malhamensis* und *O. sociabilis* bilden jedoch eine zarte Tunica. Diese besteht aus einem 10–20 μm langen, hohlen Stiel und einer becherförmigen Hülle, die einen langen protoplasmatischen Fortsatz und die basale Hälfte der Zelle umschließen. Diese Tunicae wurden oft übersehen; sie werden bei der geringsten Störung verlassen. Die Länge des Stieles, die Tiefe des Bechers und die Dicke der Wände ist stark vom Nährmedium abhängig; die Temperatur hat nur wenig, Licht keinen Einfluß. Der Stiel besteht aus schraubig gewundenen, bandförmigen Fibrillen, die vermutlich aus Cellulose bestehen. Sie spleißen im Bereich des Bechers in feinere Fibrillen (bis zu Elementarfibrillen von einem Durchmesser von 3–3,5 nm) auf. Ähnliche Fibrillen, aber weniger geordnet, kommen auch in den Gallertpolstern von *O. danica* vor. Die taxonomische Bedeutung dieser Befunde wird kurz diskutiert.

* Herrn Prof. Dr. F. OVERBECK zum 70. Geburtstag gewidmet.

Die Ochromonadaceen haben definitionsgemäß (unter anderem HUBER-PESTALOZZI, 1941; HOLLANDE, 1952; BOURRELLY, 1957) weder eine differenzierte Hülle noch ein Gehäuse. Sie leben meistens freischwimmend im Plankton, aber auch festsitzend als Epibionten, wobei manche Arten der Gattung *Ochromonas* sich mit einem pseudopodial verlängerten Zellende am Substrat anheften, andere an der Basis eines solchen Pseudopodiums noch ein kleines Gallertknöpfchen ausbilden (PASCHER, 1942), das nach dem Wegschwimmen des Flagellaten an der Unterlage zurückbleibt. Es gibt mit *Ochrostylon* jedoch auch Ochromonadaceen, die mit einem feinen, elastischen Stiel am Substrat sitzen (PASCHER, 1942). Bei *Ochromonas malhamensis* (PRINGSHEIM, 1952) beobachtete PRINGSHEIM (1955) die gelegentliche Ausbildung eines sehr zarten Bechers um die Hinterenden der Zelle.

KAUSS (1968), der bei der Untersuchung von Exopolysacchariden Kulturen von *O. malhamensis* mit Tusche färbte, um die „Gallerten“ sichtbar zu machen, erwähnt diese Becher nicht. Nur PITEKKA u. SCHOOLEY (1955) (vgl. SCHUSSNIG, 1960) bildeten in einer elektronenmikroskopischen Studie über die Geißeln von unter anderem *Ochromonas malhamensis* diese Strukturen („cables“) ab, konnten sie jedoch nicht identifizieren: „Our best hypothesis is that the cables may represent a protein secretion produced by the metabolic activities of *Ochromonas* in our organic medium.“

Bei Arbeiten mit *O. malhamensis* beobachteten wir, daß diese Art beim Festsetzen stets gestielte, becherartige Gebilde, also Hüllen, ausbildet. Zum Vergleich und zur näheren Untersuchung dieser Strukturen wurden neben *O. malhamensis* auch andere *Ochromonas*-Arten verwendet.

I. Material

Folgende bakterienfreie Stämme aus der Sammlung von Algenkulturen des Pflanzenphysiologischen Instituts der Universität Göttingen (KOCH, 1964) wurden untersucht:

- Nr. 933-1a *Ochromonas malhamensis* Pringsheim
- Nr. 933-1b *Ochromonas malhamensis* Pringsheim
- Nr. 933-1c *Ochromonas malhamensis* Pringsheim
- Nr. 933-1d *Ochromonas malhamensis* Pringsheim
- Nr. 933-8 *O. spec.* (fast identisch mit *O. malhamensis* Pringsheim)
- Nr. 933-9 *O. sociabilis* nom. prov. Pringsheim
- Nr. 933-7 *O. danica* Pringsheim
- Nr. 933-10 *O. minuta* nom. prov. Pringsheim

Die Nährlösung hatte folgende Zusammensetzung (nach PRINGSHEIM, 1955, modifiziert): 0,1% Glucose, 0,1% Leberextrakt (Difco), 0,1% Hefeextrakt (Difco), 0,1% Trypton (Difco).

II. Lichtmikroskopie

Lichtmikroskopisch lassen sich die Hüllen am leichtesten in Tusche sichtbar machen; bewährt hat sich Pelikan-Tusche 17 schwarz. Es gelingt

aber auch, sie im Phasenkontrast zu erkennen. Normalerweise sind in einer Kultur reichlich Hüllen vorhanden; die Flagellaten setzen sich an Partikeln in der Flüssigkeit, an den Glaswänden und wohl auch am „Oberflächenhäutchen“ des Mediums fest. Günstiger ist es, die Zellen leicht zu zentrifugieren und in das Zentrifugenröhrchen dann ein Deckglas einzustellen, das aus der Nährlösung herausstehen sollte. In wenigen Stunden schwimmen die Flagellaten nach oben und wachsen an. Durch ein leichtes Abspritzen werden die Zellen aus den Hüllen herausgespült.

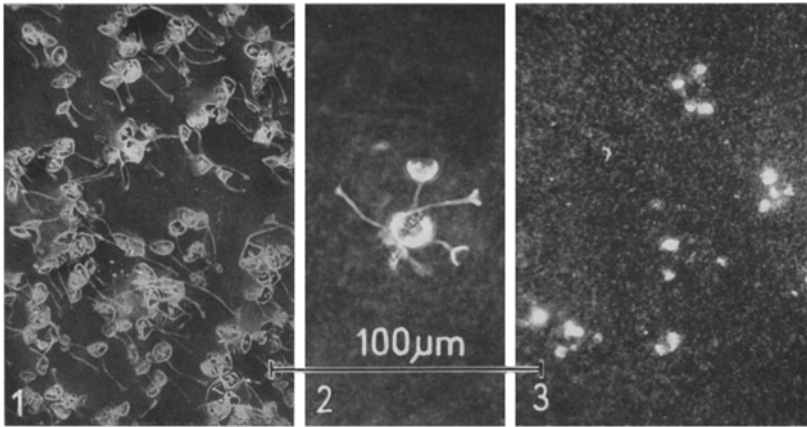


Abb. 1. *Ochromonas malhamensis*, Nr. 933-1a; an ein Deckglas angewachsene Hüllen. Tusche, Hellfeld

Abb. 2. *O. sociabilis*; Gruppe zusammensitzender Hüllen, dem Kulturröhrchen entnommen. Tusche, Phasenkontrast

Abb. 3. *O. danica*, an ein Deckglas angewachsene Gallertpölderchen. Tusche, getrocknet, Hellfeld

Am dichtesten ist die Zone dicht unter der Flüssigkeitsoberfläche besetzt. Licht hat auf die Wanderung und das Festheften keinen merklichen Einfluß. Um genauere Messungen durchführen zu können, ließen wir die Hüllen in einer Tuschesuspension an den Deckgläschen antrocknen.

Abb. 1 zeigt zahlreiche an einem Deckglas angewachsene Hüllen von *O. malhamensis* (Stamm Nr. 933-1a, der auch für die meisten anderen Untersuchungen verwendet wurde). Sie bestehen aus einem Stiel und einem „Kelch“. Die Stiele sind bei *O. malhamensis* etwa 10–20 μm lang. Im Extrem erreichen sie bis zu 40 μm . Sie sind mit einem verdickten „Fuß“ am Substrat angeheftet. Die Zellen sitzen im Kelch. Dieser umschließt sie wahrscheinlich in ihrer unteren Hälfte. Da allerdings die Flagellaten bei der geringsten Störung fortschwimmen, gelingt es nur selten, lebende Zellen in den Hüllen zu beobachten. Wenn jedoch

die Deckgläschen mit dem Anwuchs schnell von der Kulturflüssigkeit in eine gepufferte (pH 7,2) 6% Glutaraldehydlösung gebracht und die Monaden fixiert werden, sind noch viele Hüllen besetzt.

In Abb. 4 erkennt man neben Zellen, die sich schon etwas (artifiziert?) aus dem Kelch gelöst haben, auch noch eine, die fest in ihm sitzt. Der basale Teil der Zelle ist durch eine große Vacuole immer leicht kenntlich. Der Stiel hebt sich nur schwach ab, wenn sich die Zelle freigemacht hat, ist aber wesentlich deutlicher, wenn sie sich noch tief in der Hülle befindet (vgl. auch Abb. 5). Das läßt darauf schließen, daß der Stiel hohl und — wenigstens anfänglich — von einem feinen protoplasmatischen Fortsatz durchzogen ist (vgl. auch PRINGSHEIM, 1963, S. 144).

Wie der Stamm Nr. 933-1a von *O. malhamensis* setzen sich auch die anderen untersuchten Stämme dieser Art sowie die ähnliche Nr. 933-8 mit Hilfe von gestielten Hüllen fest. Der Stamm Nr. 933-9 (*O. sociabilis*) unterscheidet sich in dieser Hinsicht nicht von *O. malhamensis*. Bei *O. sociabilis* (Abb. 2) sind die Stiele im Durchschnitt etwas länger — sie werden bis 45 μm lang — und die Kelche etwas kleiner.

Dagegen werden bei *O. danica* (Abb. 3), unseren Beobachtungen nach, niemals gestielte Hüllen gebildet. Die Zellen setzen sich zwar auch fest, scheiden jedoch nur ein kleines Gallertpölsterchen aus, an dem sie haften. Auch *O. minuta* erzeugt zur Anheftung nur Gallerte.

Die Entstehung der gestielten Hüllen bei *O. malhamensis* ist nicht durch irgendwelche besonderen Kulturmaßnahmen bedingt. Sie findet auch dann statt, wenn die Zellen in eine anorganische Nährlösung oder sogar vorübergehend in destilliertes Wasser übertragen werden. Sie erfolgt sowohl im Dauerlicht, als auch im Licht-Dunkel-Wechsel, als auch bei Dunkelheit und ist zwischen 15°C und 30°C nicht an eine bestimmte Temperatur gebunden. Nur bei Temperaturen unter +10°C sind die Zellen zu unbeweglich oder heften sich nicht an; dann werden auch keine Hüllen gebildet.

Allerdings wird die Länge der Stiele und die Größe der Kelche von verschiedenen Umweltfaktoren beeinflusst. Die Abb. 6, 7 und 8 zeigen den Einfluß der Nährlösung.

Bei diesen Versuchen haben wir die Flagellaten abzentrifugiert, mit der alten oder mit frischer Nährlösung oder mit bidestilliertem Wasser versetzt, erneut zentrifugiert (gelegentlich mehrmals) und dann an ein Deckglas anwachsen lassen. Nach 2—20 Std wurden die anhaftenden Hüllen analysiert. Durch die Länge der Versuchsdauer wird nur die Menge, nicht aber die Größe der Hüllen beeinflusst, sie werden danach in sehr kurzer Zeit gebildet. Für einen Vergleich haben wir stets Flagellaten aus demselben Kulturröhrchen verschiedenen Bedingungen unterworfen. Die Versuche wurden mehrmals wiederholt. Die Erneuerung der Nährlösung bedingt, daß kräftigere Hüllen mit großen Kelchen und

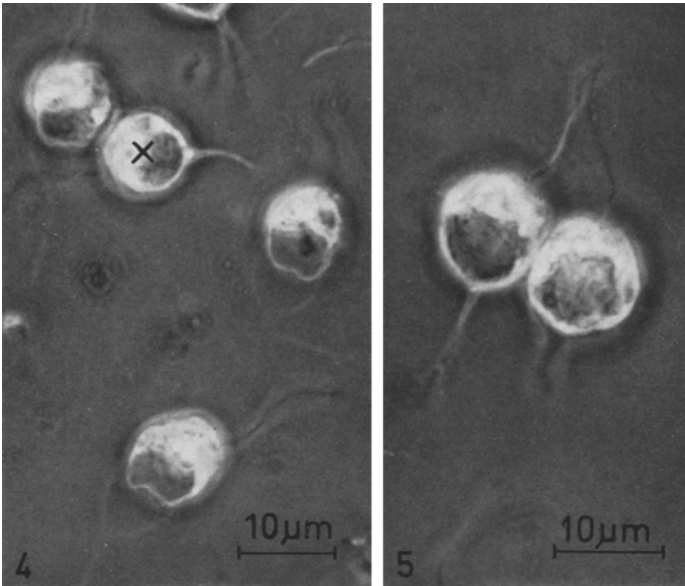


Abb.4. *O. malhamensis*, Nr. 933-1a, an ein Deckglas angewachsene, nach Glutaraldehyd-Fixierung. Ein Flagellat (×) sitzt noch fest in der Hülle und füllt auch den Stiel noch mit Plasma aus, die anderen drei befinden sich (artifiziiell?) an der Öffnung des Kelches, der Stiel ist leer. Die Stiele sind durch ihre Lage am Hinterende der Zellen (mit großer, hier dunkel erscheinender Vacuole) leicht von Geißeln zu unterscheiden. Phasenkontrast

Abb.5. Wie Abb.4. Der linke Flagellat sitzt noch fest in der Hülle und füllt den Stiel aus, der rechte ist leicht aus der Hülle gelöst, der Stiel ist leer

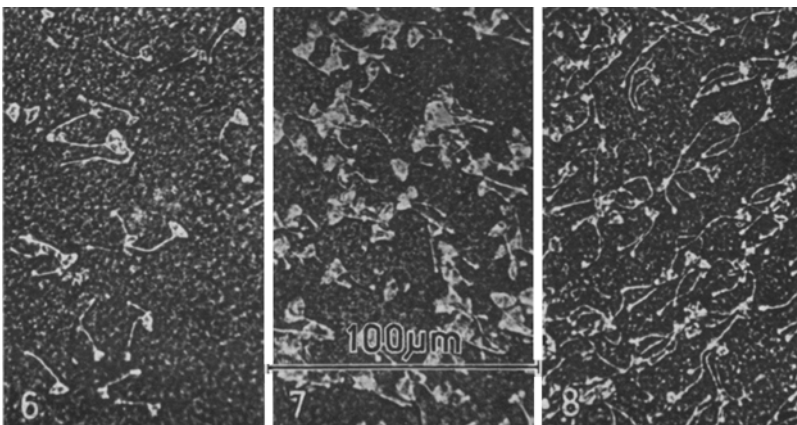


Abb.6—8. *O. malhamensis*, Nr. 933-1a, an Deckgläser angewachsene Hüllen in alter Kulturflüssigkeit (Abb.6), in neuer Kulturflüssigkeit (Abb.7) und in destilliertem Wasser (Abb.8). Das Medium beeinflusst die Ausbildung der Kelche und Stiele. Tusche, getrocknet, Phasenkontrast

kurzen Stielen gebildet werden, während in bidestilliertem Wasser zartere Hüllen mit sehr kleinen Kelchen, aber längeren Stielen entstehen.

Um diese Befunde quantitativ zu untermauern, maßen wir die Länge von 100 Stielen (ohne Kelch) aus und berechneten, ob die Unterschiede der Mittelwerte signifikant (mit $P = 0,001$) sind (angegeben ist der Mittelwert und sein Standardfehler). Einige der Ergebnisse seien hier angeführt. Die Versuche über den Einfluß des Nährmediums wurden bei 22°C am Fenster mit zusätzlicher Beleuchtung durch eine 60 W-Glühbirne im Abstand von 40 cm durchgeführt. Die Messungen ergaben:

4 Wochen alte Nährlösung:	$14,3 \pm 0,4 \mu\text{m}$
frische Nährlösung:	$11,1 \pm 0,4 \mu\text{m}$
Aq. bidest:	$21,6 \pm 0,6 \mu\text{m}$

Die Zusammensetzung des Mediums hat demnach einen signifikanten Einfluß auf die Länge der gebildeten Stiele (Aq. bidest > alte Nährlösung > frische Nährlösung). Während der Versuchszeit bleiben die Flagellaten auch in destilliertem Wasser am Leben; sie haben für die Ausscheidung des Hüllenmaterials anscheinend noch genügend Reservestoffen.

Bei einer Temperatur von 30°C waren die Stiele $15,6 \pm 0,6 \mu\text{m}$ lang, bei 22°C dagegen $18,6 \pm 0,6 \mu\text{m}$ (Versuche in Dunkelheit und in Aq. bidest.). Diese Temperaturerhöhung bewirkt also, daß die entstandenen Stiele wenig, aber doch signifikant, kürzer sind. Die Erniedrigung der Temperatur von 22°C auf 11°C scheint ebenfalls, wenn auch nicht signifikant, verkürzend zu wirken, jedoch ist der Ansatz bei 11°C nur sehr gering. Die Beleuchtungsintensität übt keinen wesentlichen Einfluß aus. Über Versuche zur Abhängigkeit der Hüllenbildung vom Stoffwechsel der Zelle wird in einer gesonderten Mitteilung berichtet werden.

III. Elektronenmikroskopie

Für die elektronenmikroskopische Untersuchung haben wir hüllenhaltige Kulturflüssigkeit auf formvarbefilmte Objektträgernetze aufgetropft oder die Flagellaten daran anwachsen lassen und mit Phosphorwolframsäure (4%, mit 0,4% Saccharose, pH mit 1 n KOH auf 7,0 eingestellt) negativ kontrastiert. Außerdem wurden Dünnschnitte nach Fixierungen mit OsO_4 , Glutaraldehyd und nachfolgend OsO_4 , oder KMnO_4 und Kontrastierung mit Bleicitrat mikroskopiert. Zur Anfertigung der Aufnahmen stand ein Siemens Elmiskop I zur Verfügung.

Es gelang bisher noch nicht, die Hüllen in den Dünnschnitten eindeutig zu identifizieren; sie sind sehr zart und lassen sich offenbar nur schlecht kontrastieren. Das mag einer der Gründe dafür sein, weshalb sie auch bei den elektronenmikroskopischen Untersuchungen (ANDERSON u. ROELS, 1967) nicht gefunden wurden. Die Versuche, sie auch auf diesem Wege abzubilden, werden fortgesetzt.

In den negativ kontrastierten Präparaten sind sie dagegen nicht zu übersehen. Abb.9 zeigt als Übersicht eine Hülle von *O. malhamensis* Nr. 933-1d. Struktureinheiten sind auf den Detailbildern besser zu erkennen. In Abb.12 ist ein Fuß dargestellt, in Abb.13 der Übergang zwischen Stiel und Kelch (jeweils *O. malhamensis* Nr. 933-1a).

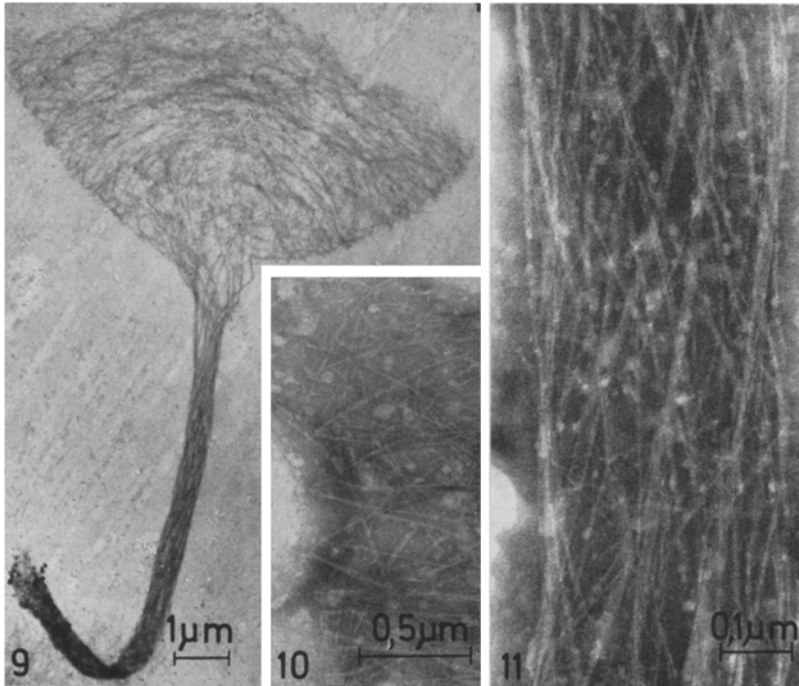


Abb.9. *O. malhamensis*, Nr. 933-1d, Hülle, Übersicht. Elektronenmikroskopisch, Negativkontrastierung

Abb.10. *O. malhamensis*, Nr. 933-1a, linker oberer Rand eines Kelches, beim Antrocknen geknickte Fibrillen. Elektronenmikroskopisch, Negativkontrastierung

Abb.11. *O. malhamensis*, Nr. 933-1a, Stiel aus Fibrillen in schraubiger Textur. Elektronenmikroskopisch, Negativkontrastierung

Der Stiel besteht aus bandförmigen Fibrillen verschiedener Breite (bis etwa 25 nm breit) die, sich überkreuzend, eine Röhre mit schraubiger Textur bilden (Abb.11). Der bandförmige Charakter ist an Stellen zu erkennen, wo sich die Fibrille dreht und dann in Kantenansicht erscheint. Vermutlich sind diese Fibrillen in eine mehr oder weniger dichte „Matrix“ eingebettet. Es ist anzunehmen, daß KAUSS (1968) dieses Matrixmaterial auf seine chemische Zusammensetzung hin untersucht hat.

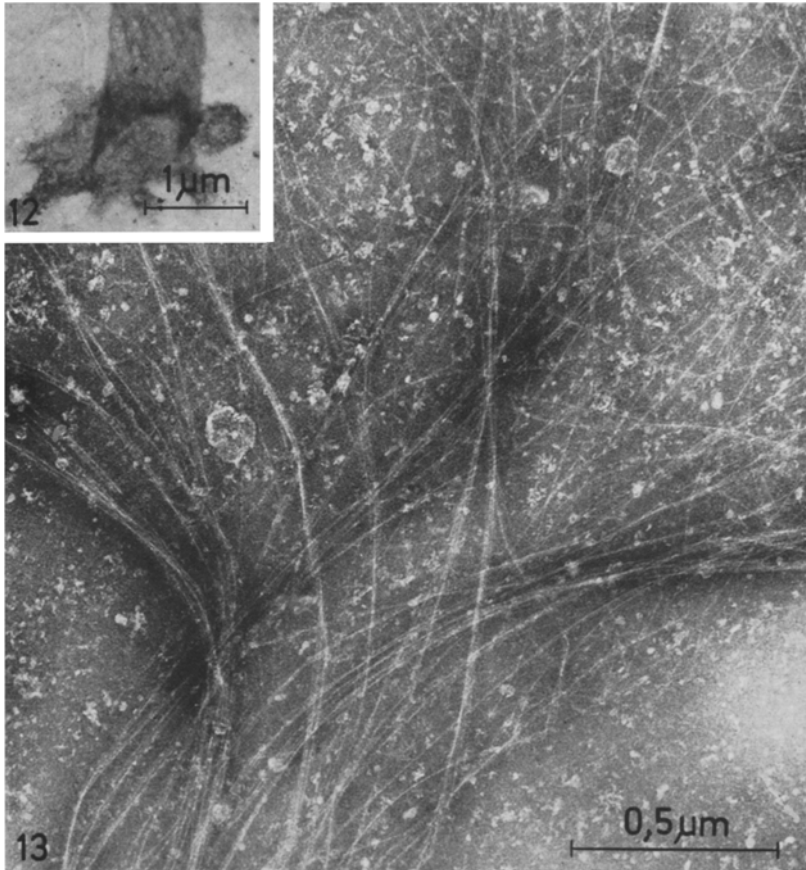


Abb. 12. *O. malhamensis*, Nr. 933-1a, Fuß einer an die Folie angewachsenen Hülle. Elektronenmikroskopisch, Negativkontrastierung

Abb. 13. *O. malhamensis*, Nr. 933-1a, Übergang Stiel—Kelch; Hülle dem Kulturrohrchen entnommen. Die feinen Flocken entstammen dem Nährmedium. Es handelt sich vermutlich um eine ältere Hülle, bei der die breiteren Fibrillen auch schon im Bereiche des Stieles in feinere zerfallen. Elektronenmikroskopisch, Negativkontrastierung

Am Übergang zwischen Stiel und Kelch (Abb. 13) spleißen die breiten, bandförmigen Fibrillen zu feineren auf, die im Extrem, in den „Elementarfibrillen“, nur etwa 3–3,5 nm dick sind. Elementarfibrillen und kleinere Aggregate aus ihnen finden sich aber, wenn auch nicht so häufig, ebenfalls im Bereich des Stieles (Abb. 11). Wahrscheinlich zerfallen die in diesem Bereich primär gebildeten Bänder mit der Zeit, und die Wandstruktur verliert ihre Organisation. Das mag durch eine Auto-

lyse der Matrix und der die Elementarfibrillen vereinigenden Substanzen oder durch ausgeschiedene zelleigene Enzyme verursacht werden; auch bei *Glaucocystis* (SCHNEPF, 1965) wurde eine Auflösung der Zellwände trotz der Abwesenheit von Fremdorganismen wie Bakterien festgestellt.

Im Bereich des Kelches überwiegen die feineren Fibrillen. Diese verlaufen hier unregelmäßiger als im Stiel; das kann durch die Präparation mit bedingt sein. Dennoch sind sie bevorzugt in einer flachen Schraube angeordnet. Am seitlichen Rand des Kelches sind die Fibrillen infolge des Antrocknens meistens scharf geknickt (Abb. 10).

Der Fuß (Abb. 12) besteht aus unregelmäßigen, wahrscheinlich ebenfalls hohlen Fortsätzen. Hier liegen wenige feine Fibrillen meistens in einer relativ sehr dichten „Matrix“. Vermutlich ist diese anderer Natur als im übrigen Teil der Hülle.

Die Anheftungsgallerte von *O. danica* enthält ähnliche Fibrillen. Allerdings werden die Bänder hier nicht so breit wie in den Stielen von *O. malhamensis*. Sie sind ziemlich regellos aufgeknäult.

IV. Diskussion

Fibrillen, wie sie in den hier beschriebenen Hüllen von *Ochromonas malhamensis*, aber auch in den Gallertpolstern von *O. danica* vorkommen, sind auch von anderen Objekten beschrieben (unter anderem MÜHLE, THALER, 1960; SCHNEPF, 1965; FREY-WYSSLING et al., 1966; SCHNEPF et al., 1966; FRANKE u. FALK, 1968).

In der Regel war in diesen Beispielen sichergestellt, daß es sich um Cellulose handelt. Versuche, in den *Ochromonas*-Hüllen Cellulose cytologisch nachzuweisen, scheiterten an der zu geringen Menge je Stiel. Alle Färbungen schlugen fehl, nicht einmal eine Doppelbrechung war nachzuweisen. Dennoch dürfte kaum daran zu zweifeln sein, daß es sich bei den fraglichen Strukturen ebenfalls um Cellulose handelt. Ihr Bau entspricht in den wesentlichen Einzelheiten, den Ausmaßen, der Neigung zu Verbänderungen, der Art dieser Verbänderungen und der Anordnung, den Angaben in der Literatur (siehe besonders FRANKE u. FALK, 1968). Eine Merkwürdigkeit muß jedoch hervorgehoben werden. Hier treten Fibrillen, die im Kelch einzeln oder in kleineren Aggregaten vorkommen, im Stiel regelmäßig zu breiteren Bändern zusammen. Beim Bau der Hülle werden also Fibrillen verwendet, die an einem Ende frei oder nur wenig, am anderen dagegen stark mit anderen Fibrillen verbändert sind.

Die hier beschriebenen Hüllen sind zweifellos nicht mit den hohlen, sich mit Methylenblau färbenden Strukturen identisch, die KLEBS (1883) bei *O. crenata* beobachtete (vgl. auch KALINA, 1964).

Unsere Ergebnisse stimmen gut mit den Beobachtungen PRINGSHEIMS (1963) überein, wonach ein cytoplasmatischer Fortsatz am Hinterende der Zelle durch allseitige Gallertausscheidung einen Stiel bilden kann.

Aus den licht- und elektronenmikroskopischen Aufnahmen geht der röhrenförmige Charakter des Stieles klar hervor, und das Cellulosegerüst der „Gallertausscheidung“ konnte analysiert werden. Unsere Beobachtungen (Abb. 2) erklären ferner, warum „die Flagellaten von *O. sociabilis* in Gruppen auf unsichtbare Weise zusammenhängen und sich gemeinsam hin- und herbewegen, wobei die Vorderenden nach außen gekehrt sind“ (PRINGSHEIM, 1955).

Auf die Konsequenzen, die sich aus diesen Befunden über die systematische Stellung von *O. malhamensis* und *O. sociabilis* ergeben, soll hier nur kurz hingewiesen werden. Zweifellos handelt es sich bei den Gebilden aus Stiel und Kelch, die wir vage als Hüllen bezeichnet haben, um zwar zarte, jedoch rigide und geformte Gebilde.

Ähnlich scheinen die Hüllen einiger Lagyniaceen, z. B. die von *Hyalocylis stipitata* (PETERSEN u. HANSEN, 1958) gebaut zu sein; genauere Vergleiche lassen die publizierten elektronenmikroskopischen Aufnahmen aber nicht zu. Von den typischen Gehäusen (Theken) der Dinobryaceen unterscheiden sich die Hüllen von *O. malhamensis* dadurch, daß die Zellen in ihnen nicht lose sitzen, nur an einer Stelle angeheftet, sondern daß ihre hintere Hälfte eng von ihnen umschlossen wird. Vielleicht können wir in ihnen Übergangsformen erblicken, die — abzuleiten von freilebenden Flagellaten und solchen, die sich wie *O. danica* mit einem wenig differenzierten Gallertpolster festsetzen — über *Ochrostylon* oder direkt zu den Dinobryaceen hinführen. Das von PRINGSHEIM (1955) aufgezeigte übereinstimmende Verhalten der *O. malhamensis*-Stämme in Morphologie und Physiologie (mit einigen kleinen Unterschieden) zeigt sich auch in der allen diesen Stämmen gemeinsamen Bildung gestielter Hüllen. *O. sociabilis* schließt sich eng an, sie ist auch in anderen Eigenschaften *O. malhamensis* ähnlich (PRINGSHEIM, 1955). Die keine Hüllen bildenden Arten *O. danica* und *O. minuta* haben (PRINGSHEIM, 1955; PRINGSHEIM u. PRINGSHEIM, 1959) im Gegensatz zu *O. malhamensis* und *O. sociabilis* Augenflecke, unterscheiden sich von diesen also auch in weiteren Merkmalen.

Wir danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft für ihre Unterstützung.

Literatur

- ANDERSON, O. R., and O. A. ROELS: Myelin-like configurations in *Ochromonas malhamensis*. J. Ultrastruct. Res. **20**, 127—139 (1967).
 BOURRELLY, P.: Recherches sur les Chrysophycées. Morphologie, Phylogénie, Systématique. Revue Algologique. Mémoire Hors-Série n° 1, 1—412 (1957).
 FRANKE, W. W., u. H. FALK: Enzymatisch isolierte Cellulose-Fibrillen der *Valonia*-Zellwand. Z. Naturforsch. **23b**, 272—274 (1968).
 FREY-WYSSLING, A., K. MÜHLETHALER u. R. MUGGLI: Elementarfibrillen als Grundbausteine der nativen Cellulose. Holz als Roh- und Werkstoff **24**, 443—444 (1966).

- HOLLANDE, A.: Classe des Chrysoomonadines. In: P.-P. GRASSÉ: Traité de Zoologie; Tome I., pp. 471—570 Paris: Masson 1952.
- HUBER-PESTALOZZI, G.: Das Phytoplankton des Süßwassers. 2. Teil, 1. Hälfte. Chrysophyceen. Farblose Flagellaten. Heterokonten. In: A. THIENEMANN: Die Binnengewässer. Bd. XVI. Stuttgart: E. Schweizerbart 1941.
- KALINA, T.: Morphologie und Artbegrenzung von *Ochromonas crenata* Klebs (*Chrysoomonadales*). Acta Univ. Carol., Biol., Vol. 1964, No. 2, 149—153 (1964).
- KAUSS, H.: Isolierung und Fraktionierung saurer Expolysaccharide von *Ochromonas malhamensis*. Z. Pflanzenphysiol. **58**, 281—284 (1968).
- KLEBS, G.: Flagellatenstudien II. Z. wiss. Zool. **55**, 353—446 (1883).
- KOCH, W.: Verzeichnis der Sammlung von Algenkulturen am Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Göttingen. Arch. Mikrobiol. **47**, 402—432 (1964).
- MÜHLETHALER, K.: Die Feinstruktur der Zellulosemikrofibrillen. Beih. Z. Schweiz. Forstverw. **30**, 55—64 (1960).
- PASCHER, A.: Zur Klärung einiger gefärbter und farbloser Flagellaten und ihrer Einrichtungen zur Aufnahme animalischer Nahrung. Arch. Protistenk. **96**, 75—108 (1942).
- PETERSEN, J. B., and J. B. HANSEN: On some neuston organisms. I. *Hyalobryum minutum*, *Hyalocylis stipitata*, *Chromophyton Rosanoffii*. Bot. Tidsskr. **54**, 93—110 (1958).
- PITELKA, D. R., and C. N. SCHOOLEY: Comparative morphology of some protistan flagella. Univ. Calif. Publ. Zool. **61**, 79—128 (1955).
- PRINGSHEIM, E. G.: On the nutrition of *Ochromonas*. Quart. J. Microsc. Sci. **93**, 71—96 (1952).
- Kleine Mitteilungen über Flagellaten und Algen. III. Über *Ochromonas danica* n.sp. und andere Arten der Gattung. Arch. Mikrobiol. **23**, 181—192 (1955).
- Farblose Algen. Stuttgart: G. Fischer 1963.
- , u. O. PRINGSHEIM: Einige Chrysophyceen (*Ochromonas minuta* n.sp., *Synochromonas korschikoffii* n.sp., *Monas* spec.). Kleine Mitteilungen über Flagellaten und Algen VI. Arch. Mikrobiol. **34**, 339—357 (1959).
- SCHNEPF, E.: Struktur der Zellwände und Cellulosefibrillen bei *Glaucocystis*. Planta (Berl.) **67**, 213—224 (1965).
- W. KOCH u. G. DEICHGRÄBER: Zur Cytologie und taxonomischen Einordnung von *Glaucocystis*. Arch. Mikrobiol. **55**, 149—174 (1966).
- SCHUSSNIG, B.: Handbuch der Protophytenkunde, Bd. II. Jena: G. Fischer 1960.

Prof. Dr. E. SCHNEPF
G. DEICHGRÄBER
Lehrstuhl für Zellenlehre
der Universität
6900 Heidelberg, Berliner Straße 15

Dr. W. KOCH
Pflanzenphysiologisches Institut
der Universität
3400 Göttingen
Untere Karspüle 2