

## **Elektronenmikroskopische Untersuchungen an *Paulinella chromatophora* Lauterborn, einer Thekamöbe mit blau-grünen Endosymbionten (Cyanellen)**

LUDWIG KIES

Institut für Allgemeine Botanik der Universität Hamburg, Bundesrepublik Deutschland

Mit 33 Abbildungen

Eingegangen am 9. August 1973

### **Summary**

#### **Electron Microscopical Investigations on *Paulinella chromatophora* Lauterborn, a Thecamoeba Containing Blue-Green Endosymbionts (Cyanelles)**

The ultrastructure of the sausage-shaped cyanelles and the ultrastructure and formation of the thecal scales of *Paulinella chromatophora* were investigated. The cyanelles have a 6–13 nm thick wall. They are lying within vesicles in the cytoplasma of the host. The chromatoplasma has 15–20 concentrically arranged thylakoids, plastoglobuli and phycobilisomes. The centroplasma contains polyhedral bodies. The theca of *Paulinella chromatophora* is composed of rectangular scales arranged in a very regular manner. These scales exhibit a very complex ultrastructure. They are produced prior to cell division in large vesicles probably derived from cisternae of the only dictyosom which is located close to the nucleus in the aboral part of the thecamoeba. Microtubules may play a role in the morphogenesis of these scales.

Hexagonal particles (virions?) are described from the nucleus and the cytoplasma of some of the thecamoebae.

### **Zusammenfassung**

Die Feinstruktur der Cyanellen von *Paulinella chromatophora* sowie die Bildung und Struktur der Kieselschuppen, die das Gehäuse dieser Thekamöbe aufbauen, wurden untersucht.

Die beiden wurstförmigen Cyanellen besitzen eine 6–13 nm dicke Wandschicht. Sie liegen eingeschlossen in Vesikeln im Cytoplasma des Wirtes. Das Chromatoplasma der Cyanelle enthält 15–20 konzentrisch angeordnete Thylakoide, Plastoglobuli und Phycobilisomen. Das Centroplasma enthält polyedrische Körper.

Das Gehäuse der Thekamöbe besteht aus verkieselten rechteckigen Schuppen, die sehr regelmäßig zum Gehäuse zusammengesetzt sind. Die Schuppen haben eine komplizierte Feinstruktur. Sie entstehen, vielleicht unter Mitwirkung von Mikrotubuli, vor der Zellteilung in Vesikeln, die wahrscheinlich aus Zisternen des einzigen Dictyosomes der Thekamöbe

hervorgehen. Dieses Dictyosom liegt dem Zellkern am aboralen Pol der *Paulinella* an. Hexagonale Körper (Virionen?) werden aus dem Zellkern und dem Cytoplasma des Wirtes beschrieben.

## 1. Einleitung

*Paulinella chromatophora* Lauterborn ist eine Thekamöbe mit einem Gehäuse aus selbstgefertigten Kieselschuppen, die regelmäßig zwei blaugrüne, wurstförmige Einschlusskörper besitzt. Diese wurden schon von LAUTERBORN (1895) und nach ihm von weiteren Autoren (HOOGENRAAD 1927, GEITLER 1927, PASCHER 1929 a) als endosymbiontische Blaualgen bzw. blaualgenähnliche Organismen gedeutet, die der Thekamöbe als eine Art von Chromatophoren dienen sollen, wodurch sie unabhängig von zugeführtem organisch gebundenem Kohlenstoff werden soll. In der Tat sind bei *Paulinella chromatophora* auch nie Nahrungsvakuolen nachgewiesen worden.

Der von PASCHER (1929 a, 1929 b) eingeführten Terminologie folgend, wird das Konsortium Thekamöbe — Endosymbiont als Endocyanom, die Erscheinung selbst als Endocyanose und die blaugrünen Einschlusskörper als Cyanellen bezeichnet. *Paulinella chromatophora* ist der erste bekannt gewordene Fall einer Endocyanose. Zunächst interessierten nur die Cyanellen, die eine gewisse Rolle in der Diskussion um die phylogenetische Ableitung der pflanzlichen Plastiden spielen (vgl. die Zusammenfassungen von TAYLOR 1970, SCHNEPF und BROWN 1971). *Paulinella chromatophora* besitzt gegenüber den bisher untersuchten Endocyanosen insofern eine Sonderstellung, als der Wirt der Cyanellen weder ein Flagellat noch eine capsale bzw. coccale Alge ist, sondern ein eindeutig tierischer Organismus.

Während der Untersuchungen gewann auch die Frage nach der Entstehung der Schuppen des Gehäuses von *Paulinella* an Interesse. Bis jetzt ist für *Paulinella* und ähnlich gebaute Thekamöben wie *Euglypha* nur bekannt, daß die Reserveschuppen, die später das Gehäuse des einen Tochterindividuums aufbauen, im Cytoplasma in der Nähe des Zellkerns entstehen (SCHEWIAKOFF 1888, HALL und LOEFER 1930, NETZEL 1971 a).

In der Literatur werden die verkieselten Gebilde, die das Gehäuse mancher Thekamöben aufbauen und in der Thekamöbe selbst entstehen, als „Plättchen“ („plates“) bezeichnet. Im folgenden wird die Bezeichnung „Schuppen“ („scales“) vorgezogen. Es soll damit verdeutlicht werden, daß diese Gebilde der Entstehung und Funktion nach den Schuppen entsprechen, aus denen die Gehäuse oder Zellwände verschiedener Flagellaten, Algen und Pilze aufgebaut sind (vgl. SCHNEPF 1969).

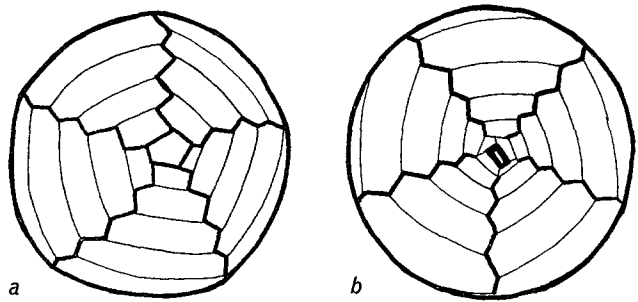
## 2. Material und Methode

*Paulinella chromatophora* ist eine relativ selten und an den bekannten Fundorten in geringer Individuenzahl vorkommende Thekamöbe. Sie ist die einzige Thekamöbe, die Cyanellen enthält. Ich habe *Paulinella* wiederholt in zwei eutrophen Gewässern der nordöstlichen

Umgebung von Hamburg gefunden, in einem kleinen Fischteich am Kremerbergweg nord-östlich von Ahrensburg und in einer ehemaligen Lehmgrube am Meilsdorfer Damm zwischen Papendorf und Siek. Da mir bisher die Kultur dieser Thekamöbe nicht gelang, wurden einzelne Exemplare mit Hilfe einer Mikropipette aus der Rohprobe isoliert und sofort für die Elektronenmikroskopie weiterpräpariert. Fixierung: Vorfixierung in 5%igem Glutaraldehyd in 0,2 M Phosphatpuffer unter Zusatz von 1 ml  $10^{-3}$  M  $\text{CaCl}_2$  pro 100 ml Fixans (TILNEY und PORTER 1967), pH 6,8, 15–30 Minuten bei Zimmertemperatur. Nach mehrmaligem Waschen in Phosphatpuffer wurde nachfixiert in 2%iger Osmiumsäure-Lösung in 0,2 M Phosphatpuffer bei pH 6,8 und 5 °C für 2 Stunden.

Die Entwässerung erfolgte über eine Alkoholreihe im Eisbad. Einbettung in Epon 812. Die Schnitte wurden mit einem Ultramikrotom der Fa. Reichert unter Verwendung eines Diamantmessers hergestellt. Doppelkontrastierung mit Uranylacetat und Bleicitrat nach REYNOLDS (1963). Mikroskopiert wurde mit einem Siemens Elmiskop I A.

Insgesamt wurden 21 Paulinellen vollständig geschnitten und mikroskopiert.



*Paulinella chromatophora* Lauterborn

Abb. 1. Anordnung der Schuppen des Gehäuses in fünf Längsreihen *a*) vom aboralen Pol aus gesehen in einer rechtsdrehenden Schraube; *b*) von der Mundöffnung her gesehen in einer linksdrehenden Schraube

### 3. Ergebnisse

#### 3.1. Lichtmikroskopie

Das untersuchte Material von *Paulinella chromatophora* stimmt mit der Originalbeschreibung von LAUTERBORN (1895) sowie den zusätzlichen Angaben von PENARD (1905), HOOGENRAAD (1927), GEITLER (1927) und PASCHER (1929 a) im wesentlichen überein. *Paulinella* ist von der Seite gesehen eiförmig, im optischen Querschnitt drehrund. Das untersuchte Material hat folgende Maße: Länge des Gehäuses 25–29  $\mu\text{m}$ , größte Breite 18–21  $\mu\text{m}$ . Der dem spitzeren oralen Pol aufsitzende Kragen ist von der Seite gesehen rechteckig, im Querschnitt elliptisch, ca.  $2,5 \times 5 \mu\text{m}$  im Durchmesser, ca. 1,5  $\mu\text{m}$  hoch. Die verkieselten Schuppen des Gehäuses stoßen stumpf aneinander. Nach LAUTERBORN sind die Schuppen langgestreckt hexagonal, nach HOOGENRAAD und den eigenen Untersuchungen sind sie  $\pm$  langgestreckt rechteckig. Sie sind in 5 Längsreihen (Abb. 1, 4 und 5) zu je 9–11 Stück übereinander angeordnet. Eine jede Reihe der gebogenen Schuppen umschließt einen Kreisbogen von 72°.

Am aboralen Pol des Gehäuses stoßen die 5 Längsreihen, wie schon von LAUTERBORN richtig beschrieben, an einer fünfeckigen Endschuppe zusammen (Abb. 1 *a* und 5). Dagegen wird die von ihm angegebene Anordnung der Schuppen am oralen Pol nicht bestätigt. Er beschreibt eine ebenfalls fünfeckige Endschuppe, die von der ovalen Mundöffnung durchbrochen sein soll. Die Ränder dieser Schuppe sollen wallartig zum Kragen aufgewölbt sein. Nach HOOGENRAAD (1927) besteht der Kragen dagegen aus 2 selbständigen Schuppen. Über den Anschluß der 5 Längsreihen äußert sich dieser Autor nicht. Nach den eigenen Untersuchungen wird die Verbindung zwischen den beiden Kragenschuppen und den 5 Längsreihen durch 4 kleinere Schuppen von vier- bzw. fünfeckigem Grundriß hergestellt (Abb. 1 *b*). Die Selbständigkeit der Schuppen des Kragens ergibt sich auch aus den elektronenmikroskopischen Untersuchungen (Abb. 21). Betrachtet man das Gehäuse von den Polen her, so wird deutlich, daß die Schuppen schraubenförmig angeordnet sind, und zwar vom aboralen Pol her gesehen in einer rechtswindenden Schraube (Abb. 1 *a*), von der Mundöffnung her gesehen in einer linkswindenden Schraube, was LAUTERBORN und HOOGENRAAD im Gegensatz zu PENARD nicht erkannt haben. Dies bedeutet, daß die in der Schraube aufeinanderfolgenden Schuppen unterschiedlich lang sein müssen. Ihre Länge nimmt vom Pseudostom zum Äquator hin zu, von da zum aboralen Pol hin wieder ab.

Der Plasmakörper der *Paulinella* liegt dem Gehäuse nur in der Gegend der Mundöffnung an (Abb. 2 und 3). Wie schon von LAUTERBORN (1895) und HOOGENRAAD (1927) beschrieben, bewegt sich diese Thekamöbe mit Hilfe von fadenförmig dünnen Pseudopodien (Filopodien) relativ rasch und ruckweise vorwärts, kann aber auch längere Zeit unbeweglich verharren. Die untersuchten Exemplare von *Paulinella* haben 1—3 Filopodien (Abb. 6), die von einer kleinen Plasmakuppe im Kragen blitzschnell bis zur dreifachen Körperlänge ausgestreckt und ebenso rasch unter wellenförmigen Verbiegungen wieder eingezogen werden.

Die beiden lebhaft blaugrünen, wurstförmig gebogenen Cyanellen sind drehrund und durchgehend vom gleichen Durchmesser (3,5—4  $\mu$ m). Ihre Gliederung in eine kräftig gefärbte äußere und eine hellere bzw. farblose innere Zone (Abb. 2 und 10, vgl. auch 24) entspricht dem Chromatoplasma und dem Centroplasma freilebender Blaualgen. Lichtmikroskopisch wurden in den Cyanellen keine Einschlüsse beobachtet, doch beschreibt GEITLER (1927) nach Methylenblau-Färbung das Vorkommen sogenannter Epiplasten.

Der im hinteren Drittel der Thekamöbe liegende Zellkern ist deutlich granuliert. Am oralen Pol sind 2 oder 3 pulsierende Vakuolen vorhanden. Verschiedenartige runde bzw. langgestreckte Zelleinschlüsse konnten lichtmikroskopisch nicht identifiziert werden. Nahrungsvakuolen und die Aufnahme von Nahrung wurden jedenfalls nicht beobachtet.

Ungefähr die Hälfte der licht- und elektronenmikroskopisch untersuchten Paulinellen enthielt sogenannte Reserveplättchen, das sind verkieselte

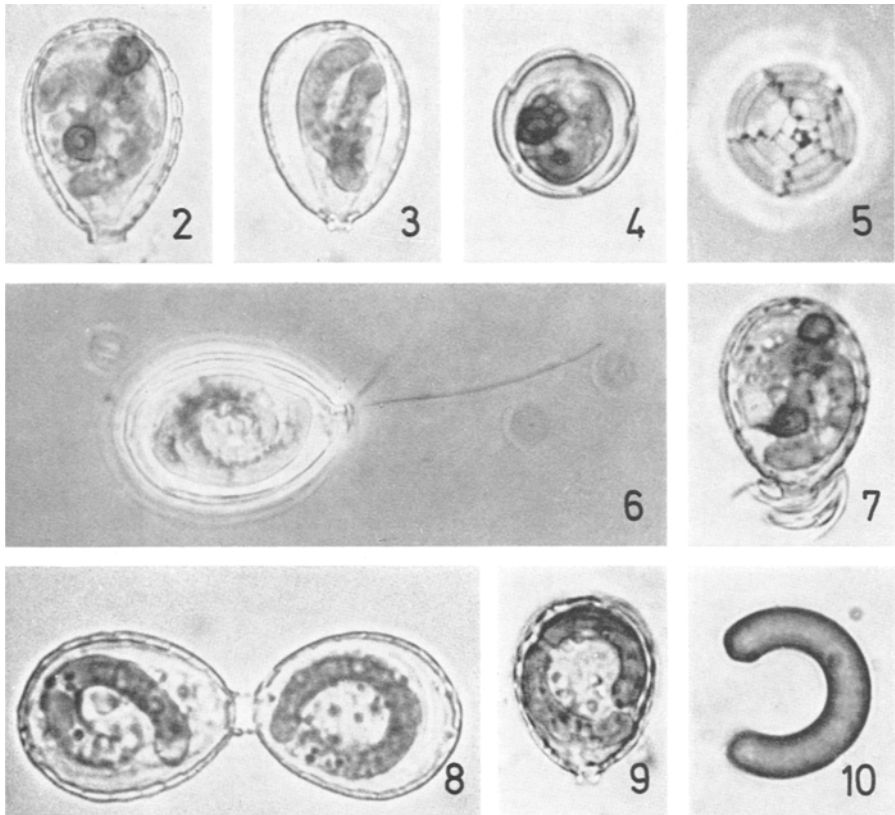


Abb. 2—10. Lichtmikroskopische Aufnahmen

Abb. 2. *Paulinella chromatophora* von der Seite, so daß die Breitseite der ovalen Mundöffnung sichtbar ist. Eine der beiden Cyanellen ist im optischen Querschnitt getroffen, eine hellere Innenzone zeigend. 1025×

Abb. 3. Thekamöbe von der Seite, so daß die Schmalseite der ovalen Mundöffnung sichtbar ist. Der Protoplast liegt dem Gehäuse nur in der Gegend der Mundöffnung an. 1025×

Abb. 4. Thekamöbe im optischen Querschnitt. Das Gehäuse besteht aus 5 Längsreihen von Schuppen. 1025×

Abb. 5. Gehäuse vom aboralen Pol her gesehen. Die Schuppen sind von einer 5eckigen Endschuppe ausgehend in einer rechtsdrehenden Schraube angeordnet und bilden 5 Längsreihen. Phako 1025×

Abb. 6. Thekamöbe mit zwei Filopodien. Phako 1025×

Abb. 7. Ausschleusung der Reserveschuppen vor der Zellteilung. Die Schuppen liegen zunächst mehr oder minder ungeordnet vor der Mundöffnung. 1025×

Abb. 8. Nach abgeschlossener Zellteilung hängen die beiden Tochterindividuen an der Mundöffnung noch zusammen, ein jedes besitzt nur eine Cyanelle. 1025×

Abb. 9. Teilung der Cyanelle durch Einziehen einer Querwand (links oben im Bild) nach Auseinanderweichen der Tochterindividuen. 1025×

Abb. 10. Ausgequetschte Cyanelle, die ihre starke Krümmung beibehält. Die dunklere Außenzone entspricht dem Chromatoplasma, die hellere Innenzone dem Centroplasma freilebender Cyanophyceen. 1530×

Schuppen, die vor der Zellteilung gebildet werden und später das Gehäuse des einen Tochtertieres aufbauen. In zwei Fällen wurden Reserveplättchen vor der Mundöffnung eines Tieres gesehen (Abb. 7), wie das auch schon HOOGENRAAD abgebildet hat. Nach Abschluß der Zellteilung liegen die beiden Tochterindividuen noch einige Zeit mit der Mundöffnung aneinander (Abb. 8). Derartige Tiere besitzen nur jeweils eine Cyanelle, die sich später querteilt (Abb. 9).

### 3.2. Elektronenmikroskopie

#### 3.2.1. Allgemeine Mikromorphologie von *Paulinella chromatophora*

In den Abb. 12—15 ist der ca. 6  $\mu\text{m}$  große Zellkern getroffen, der im hinteren Drittel der Thekamöbe liegt. In eine grob granuläre Substanz eingebettet sind mehrere dunkle, unregelmäßig abgegrenzte Bezirke im Inneren des Kerns und entlang der Kernmembran sichtbar, die als Chromozentren angesprochen werden. Der stark osmiophile Nucleolus von ca. 1  $\mu\text{m}$  Durchmesser ist fein granulär. Dem Zellkern anliegend, und zwar zum aboralen Pol des Tieres hin orientiert, befindet sich das einzige Dictyosom von *Paulinella chromatophora* von ca. 4  $\mu\text{m}$  Durchmesser und 400—500 nm Höhe. Es besteht aus ca. 11 eng gepackten Zisternen. Die Regeneration des Dictyosoms verläuft über kleine Vesikel, die von der Kernmembran abgeschnürt werden (Abb. 12  $\nearrow$ ). An der Sekretionsseite werden je nach Aktivitätsphase unterschiedliche Vesikel abgeschnürt, so während der Bildung von Reserveschuppen Vesikel mit dunklem Inhalt und sogenannte „coated vesicles“ (Abb. 12). Gelegentlich beobachtet man an der Sekretionsseite aufgeblähte Zisternen des

Verwendete Abkürzungen: *Cy* = Cyanelle, *D* = Dictyosom, *Mt* = Mikrotubuli, *M* = Mitochondrium, *N* = Zellkern, *NM* = Kernmembran, *PlC* = Plasmalemma der Cyanelle, *PlW* = Plasmalemma des Wirtes, *S* = Schuppen des Gehäuses, Reserveschuppen, *SP* = Siebplatte auf der Innenseite einer Schuppe, *SV* = Vesikel, in dem die Schuppe entsteht, Schuppenvesikel, *Th* = Thylakoide der Cyanelle, *Va* = Vakuole, *W* = Wand der Cyanelle

#### Abb. 11—33. Elektronenmikroskopische Aufnahmen

Abb. 11. Übersichtsaufnahme von *Paulinella chromatophora*. Schnitt schräg-längs, deshalb sind mehr als fünf Schuppen des Gehäuses getroffen. Hinteres Drittel der Thekamöbe, Kern nicht angeschnitten. Im Cytoplasma zahlreiche Reserveschuppen (*S*). Cyanelle im Querschnitt erfaßt (*Cy*). Zahlreiche Profile von Mitochondrien (*M*). Mehrere große Vakuolen (*Va*) mit geschrumpftem, stark kontrastiertem Inhalt. 6000 $\times$

Abb. 12. Aboraler Teil der Thekamöbe mit dem einzigen vorhandenen Dictyosom (*D*), das dem Zellkern (*N*) anliegt. Es regeneriert sich aus Vesikeln ( $\nearrow$ ), die von der Kernmembran abgegliedert werden. Dicht unter dem Plasmalemma ein quergetroffenes Band von Mikrotubuli (*Mt*), dem ein junges Schuppenvesikel, in dem eine Reserveschuppe entstehen wird, anliegt (*SV*). Zwischen Schuppenvesikel und Dictyosom Vesikeln unterschiedlicher Größe, u. a. „coated vesicles“. 21 000 $\times$

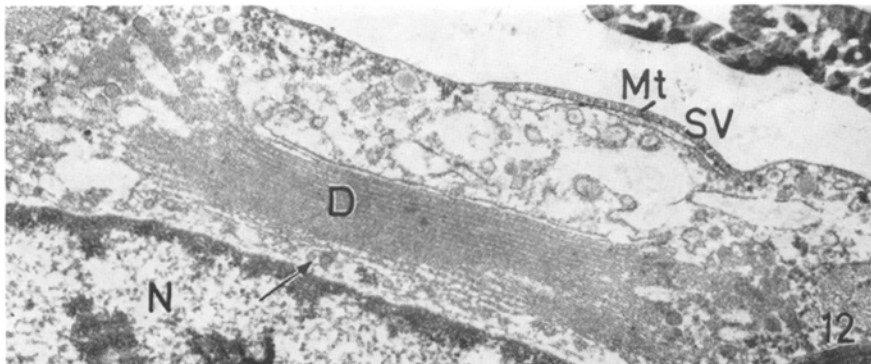
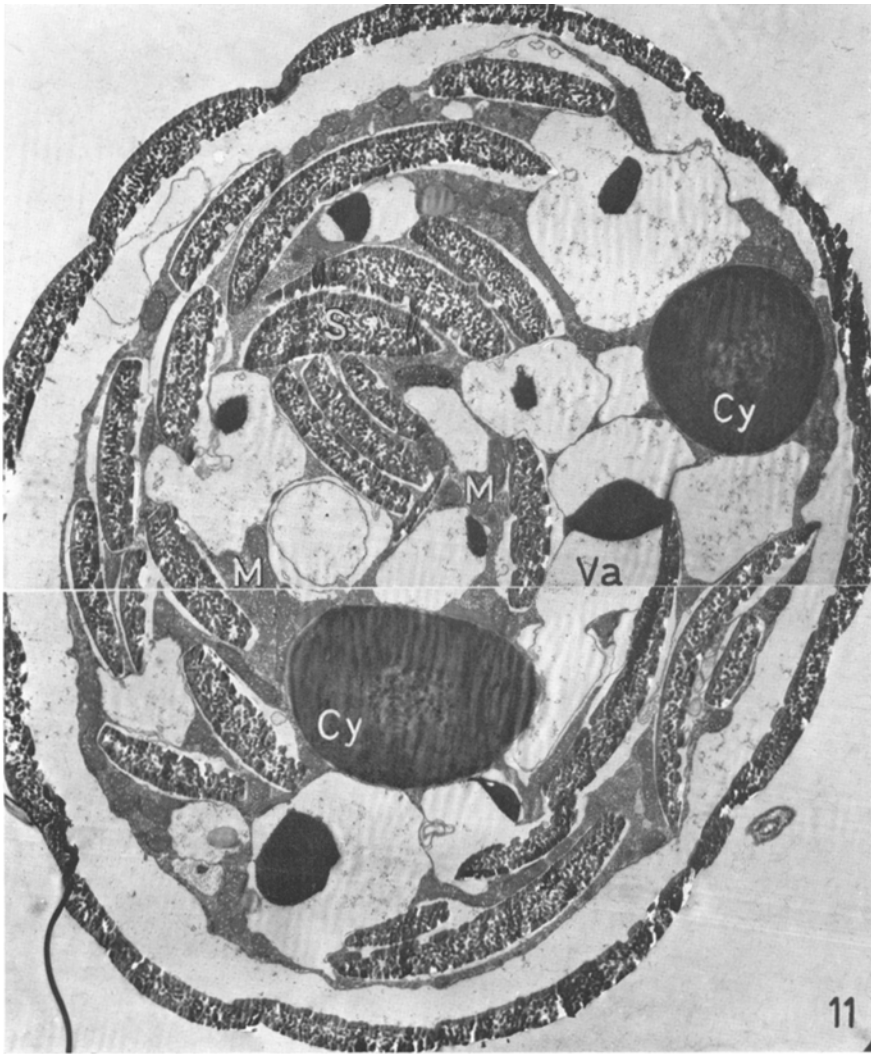


Abb. 11 und 12

Dictyosoms (Abb. 15). Wahrscheinlich werden diese abgelöst, wandern zum Plasmalemma und dienen als Schuppenvesikel, in denen sich die Bildung der Reserveschuppen vollzieht (vgl. unter 3.2.3.).

Ohne nachweisbare Beziehungen zum Dictyosom sind langgestreckte Vesikel (bis zu 8,5  $\mu\text{m}$  lang, ca. 200 nm breit), die sich nahezu ausschließlich in unmittelbarer Nähe der Cyanellen befinden, mit feingranulärem Inhalt von mäßigem Kontrast (Abb. 24, oben rechts). Es handelt sich vermutlich um Peroxisomen, wie sie PICKETT-HEAPS (1972) bei *Cyanophora paradoxa* beschreibt. Der Protoplast enthält weiterhin mehrere sehr große Vakuolen mit stark kontrastiertem, meist geschrumpftem Inhalt (Abb. 11, *Va*, Abb. 24 links oben). In großer Menge sind runde und langgestreckte Profile von Mitochondrien (Abb. 11 und 13, *M*) des tubulären Typs vorhanden. Das endoplasmatische Retikulum, glatt oder mit Ribosomen besetzt, ist nur gering ausgebildet. Es steht an manchen Stellen in offener Verbindung mit der perinukleären Zisterne. Die pulsierenden Vakuolen am oralen Pol sind von stark vakuolisiertem Cytoplasma umgeben. Nahrungsvakuolen wurden auch elektronenmikroskopisch nicht gesehen.

### 3.2.2. Struktur der Gehäuseschuppen

Die im Lichtmikroskop homogen erscheinenden Kieselschuppen des Gehäuses zeigen, obwohl sie durchgehend aus demselben Material aufgebaut zu sein scheinen, unter dem Elektronenmikroskop eine überraschend komplizierte Mikroarchitektur. Sie lassen sich nur mit einem Diamantmesser schneiden, selbst dabei treten noch Zerreißen auf. Die Schuppen sind ausgesprochen dorsiventral gebaut. Von dorsal nach ventral lassen sich folgende drei Schichten unterscheiden: Die 160—300 nm dicke Außenschicht von hoher Elektronendichte ist von Poren mit einem Durchmesser von ca. 30 nm durchzogen. Diese Poren sind in Längsreihen angeordnet (Abb. 22), die einen Abstand von 70 bis 75 nm haben. Innerhalb einer Reihe beträgt der Porenabstand 50—85 nm.

Abb. 13. Unterhalb eines quergetroffenen Bandes von Mikrotubuli (*Mt*) liegt ein ebenfalls quergetroffenes junges Schuppenvesikel mit artifiziiell verändertem Inhalt. Pfeil! Die Anlage einer Siebplatte (*SP*) der in Bildung begriffenen Reserveschuppe. 30 000 $\times$

Abb. 14. Schuppenvesikel mit quergetroffener Schuppe kurz vor seiner Ablösung von den Mikrotubuli (*Mt*). Deren Außen- und Innenschicht stark kontrastiert, Mittelschicht locker-faserig. Mit Siebplatten (*SP*). 15 000 $\times$

Abb. 15. Zellkern mit anliegendem Dictyosom (*D*) und aufgeblähter distaler Zisterne, die wahrscheinlich zu einem Schuppenvesikel wird. Unterhalb des Plasmalemmas eine in Bildung begriffene Reserveschuppe (*S*), etwas jünger als die der Abb. 14. Schnitttrichtung schräg-längs, deshalb sind die darüberliegenden Mikrotubuli ebenfalls schräg getroffen. *Cy* = Cyanelle, *SP* = Siebplatte. 15 000 $\times$

Abb. 16. Inkorporation von Vesikeln in die Membran des Schuppenvesikels mit nahezu fertig ausgebildeter Reserveschuppe (*S*). 45 000 $\times$



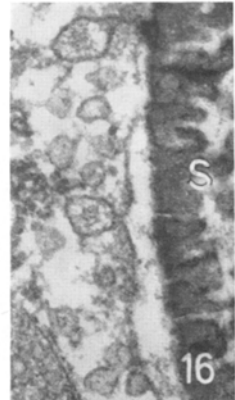
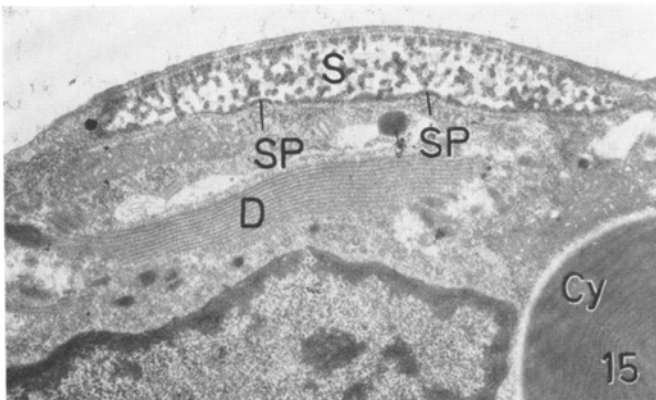
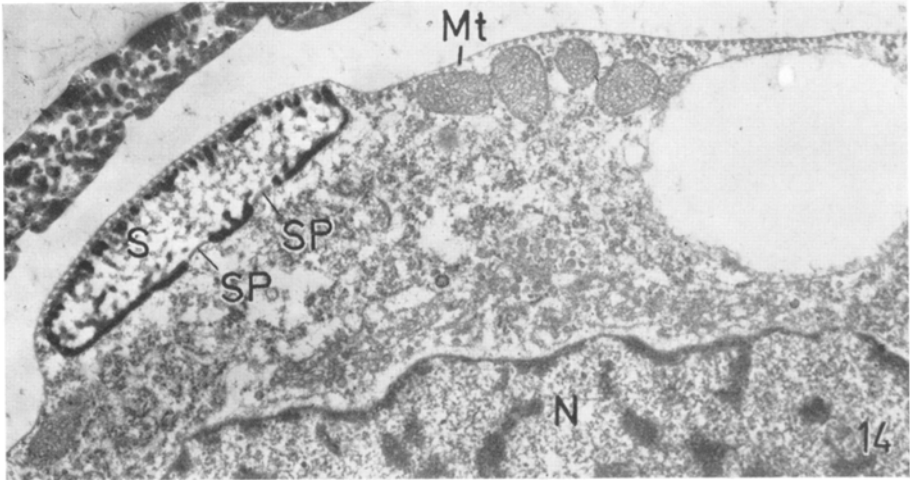
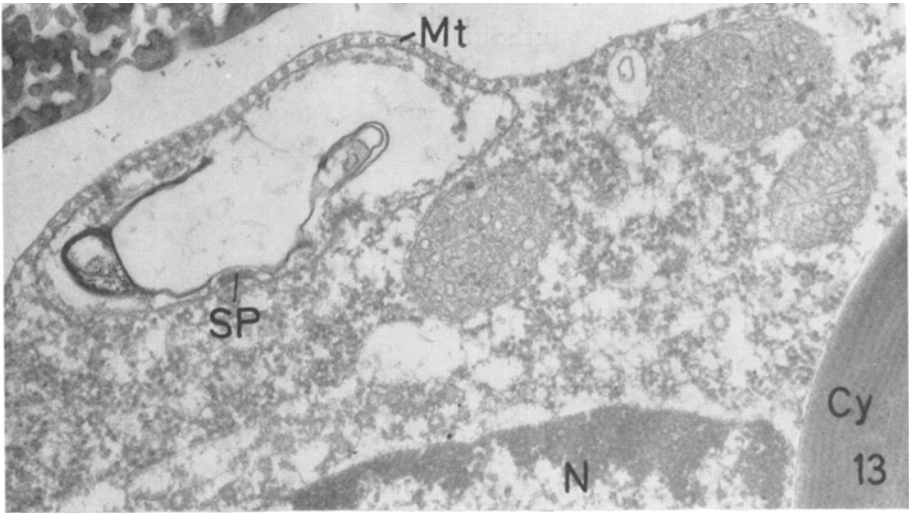


Abb. 13—16

Es folgt eine schwammartig aussehende 250—400 nm dicke Mittelschicht, deren Stege dieselbe Elektronendichte besitzen wie die anderen beiden Schichten. Die auf der Ventralseite der Schuppe vorhandene 100—160 nm dicke Innenschicht ist kompakt. Sie enthält jedoch, in Abständen von 420—600 nm, ca. 180 nm große Durchbrüche, die mit einer zum Schuppeninneren vorgewölbten Siebplatte versehen sind (Abb. 18 und 19). Sie besitzt Siebporen von ca. 3,5 nm Durchmesser. Das Ganze erinnert an die Siebplatten mancher Diatomeenschalen (HELMCKE und KRIEGER 1953).

Die stumpf aneinander stoßenden Schuppen des Gehäuses werden durch eine als Kittmasse interpretierte amorphe Substanz zusammengehalten. Von gewissem Interesse ist die Tatsache, daß die Mundöffnung durch eine Art Diaphragma mit zentraler Durchbrechung aus Material geringerer Elektronendichte als das der Schuppen eingeengt wird (Abb. 23). Ob es sich hierbei um eine regelmäßig vorkommende Einrichtung handelt oder ob sie nur bei solchen Individuen ausgebildet ist, die sich längere Zeit nicht bewegen, muß offenbleiben.

### 3.2.3. Entstehung der Schuppen

HOOGENRAAD (1927) beschreibt ausführlich das Vorkommen von Reserveschuppen im Cytoplasma teilungsbereiter Paulinellen, macht aber keine Angaben über deren Entstehung. Dagegen beschreiben HALL und LOEFER (1930) ausführlich die Entstehung von Reserveschuppen bei der vom Gehäusebau her ähnlichen Gattung *Euglypha*. Sie entstehen dort aus vesikelförmigen Anlagen, die beide Autoren jedoch weder mit den Mitochondrien noch mit dem „so-called Golgi material or vacuum“ in Verbindung bringen können. Die Schuppen der *Paulinella* lagern wie die der *Euglypha* im hinteren Drittel

Abb. 17. Schrägschnitt durch eine nahezu fertiggestellte Reserveschuppe. Deren Außenschicht ist von zahlreichen Poren durchbrochen. Die Mittelschicht ist schwammartig, zwischen ihren dunkel kontrastierten Stegen locker fibrilläres Material, das auch die Poren der Außenschicht durchsetzt. Die Innenschicht ist kompakt, enthält aber in regelmäßigem Abstand mit Siebporen versehene Siebplatten (SP). 22 500×

Abb. 18. Tangentialschnitt durch eine Schuppe mit zwei Siebplatten in Aufsicht. 54 000×

Abb. 19. Innere Schicht einer Schuppe mit quer getroffenen Siebplatten, die nach innen gewölbt sind und die Durchbrechungen der Siebporen zeigen. 48 000×

Abb. 20. Fertiggestellte, im Cytoplasma gelagerte Reserveschuppen, in Schuppenvesikeln eingeschlossen. Querschnitt. 24 000×

Abb. 21. Fertiggestellte, im Cytoplasma gelagerte Reserveschuppe für den Kragen des Gehäuses. Querschnitt. 30 000×

Abb. 22. Tangentialschnitt durch die Außenschicht einer Schuppe. Anordnung der Poren in Längsreihen. 60 000×

Abb. 23. Längsschnitt durch die Mundöffnung mit dem Kragen der Theca. Links die besondere Form der Kragenschuppe sichtbar. Die Mundöffnung ist durch ein in der Mitte durchbrochenes Diaphragma verschlossen. 24 000×

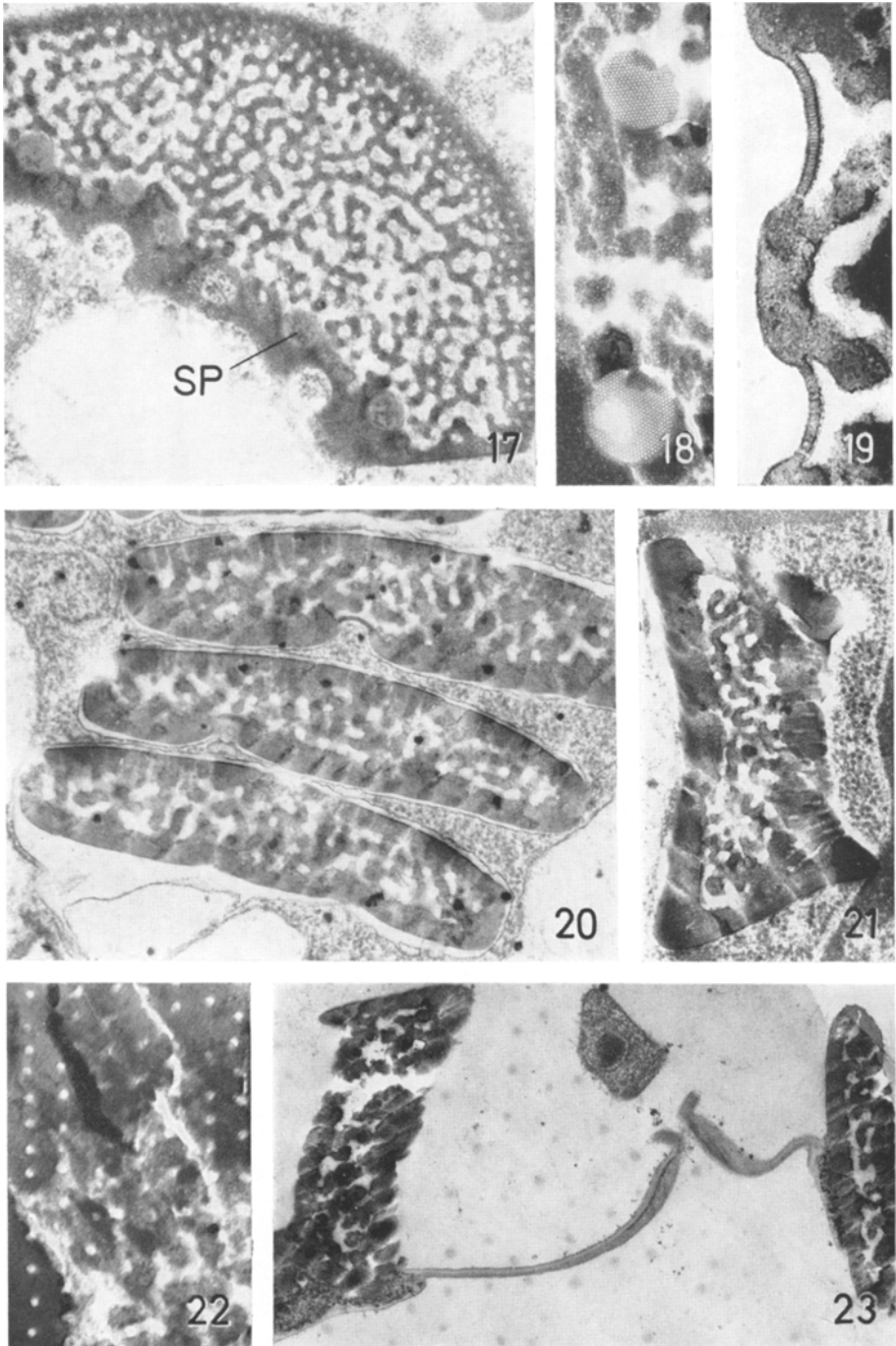


Abb. 17—23

der Thekamöbe in der Nähe des Zellkerns. Sie sind in einem Vesikel eingeschlossen (Abb. 20). Die meisten Reserveschuppen weisen dieselbe Struktur auf wie die Schuppen des fertigen Gehäuses (Abb. 11). Abweichend gebaut sind nur 1 oder 2 an der Peripherie gelegene Reserveschuppen (Abb. 14 und 15). Während die Innen- und Außenschicht dieser Schuppen in geringem (Abb. 15) oder fortgeschrittenem Maße (Abb. 14) die hohe Elektronendichte der fertigen Reserveschuppen zeigen, ist die schwammige Mittelschicht heller und besitzt nur unscharf umrissene Stege. Zwischen den Stegen fallen fadenförmige Gebilde auf (Abb. 15), die Resten von Vesikelmembranen entsprechen könnten. Zwischen diesen unfertig aussehenden Reserveschuppen und dem Plasmalemma befindet sich regelmäßig ein breites Band von Mikrotubuli (Abb. 12—15, *Mt*), das parallel zur Längserstreckung dieser Schuppe zieht. Ist die junge Reserveschuppe quer getroffen, dann sind die Mikrotubuli ebenfalls quer geschnitten (Abb. 14). Für Längs- und Schrägschnitte gilt Entsprechendes (Abb. 15). Auffällig ist weiterhin die enge Lagebeziehung der in Bildung begriffenen Reserveschuppen zum einzigen in der Thekamöbe vorhandenen Dictyosom, welches seinerseits stets dem Zellkern anliegt und sich aus Vesikeln, die der Kernmembran entstammen, regeneriert.

Die frühesten identifizierbaren Stadien in der Entwicklung der Reserveschuppen lassen die charakteristische Gliederung der Schuppen noch nicht erkennen. Derartige Schuppenvesikel enthalten wenig fibrilläres Material (Abb. 12, *SV*) oder lassen stark kontrastiertes Material und Andeutungen von Siebplatten erkennen (Abb. 13). Andererseits sind an der Sekretionsseite des Dictyosoms zuweilen aufgeblähte Zisternen vorhanden (Abb. 15), die vielleicht nach der Ablösung vom Dictyosom zu Schuppenvesikeln werden. Während der Schuppenbildung werden kleine vom Dictyosom abgegliederte

Abb. 24. Cyanelle von *Paulinella chromatophora*, quer. Chromatoplasma mit konzentrisch angeordneten, wellenförmig verlaufenden Thylakoiden deutlich vom Centroplasma abgesetzt. Centroplasma mit vielen polyedrischen Körpern. Im Bild oben rechts ein langgestreckter Vesikel mit fibrillärem Inhalt, wie er häufig den Cyanellen anliegt, wahrscheinlich Peroxisom. 24 000×

Abb. 25. Grenze zwischen einer Cyanelle (*Cy*) und dem Wirtsplasma mit dem Zellkern (*N*). *NM* = Kernmembran, *PLW* = Plasmalemma des Wirtes, *W* = Wand der Cyanelle, *PIC* = Plasmalemma der Cyanelle, *Th* = Thylakoide im Chromatoplasma der Cyanelle. 200 000×

Abb. 26. Polyedrische Körper aus dem Centroplasma der Cyanelle. Sie sind umgeben von einer dunklen Linie. 200 000×

Abb. 27. Längsschnitt durch eine in Teilung begriffene Cyanelle. Die Thylakoide werden bei der Teilung zunächst eingebuchtet, dann durch die irisblendenartig sich schließende Querwand durchtrennt. 30 000×

Abb. 28. Vollendete Teilung einer Cyanelle. Chromatoplasma mit mehreren Plastoglobuli. 21 000×

Abb. 29. Querwand nach der Teilung einer Cyanelle. 60 000×

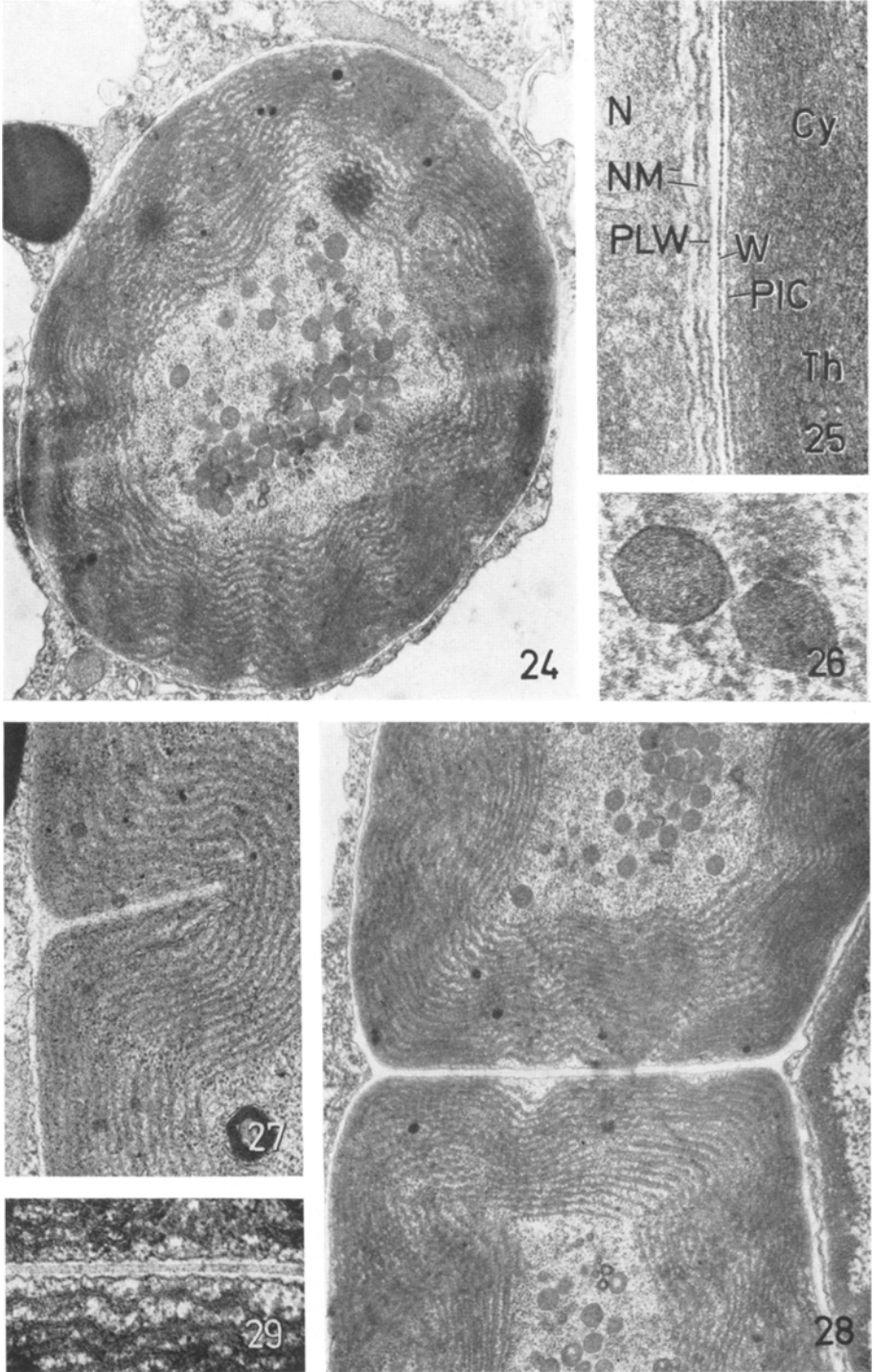


Abb. 24—29

Vesikel in die Membran des Schuppenvesikels inkorporiert (Abb. 16). Ihr Inhalt beteiligt sich am Aufbau der Schuppen. Der von außen nach innen zunehmende Kontrast der zunächst helleren und fibrillär erscheinenden Schuppensubstanz während der Entwicklung deutet darauf hin, daß die Schuppe zunächst aus einer weniger elektronendichten Substanz vorgebildet wird (organisches Material?), in das dann Material hoher Elektronendichte eingelagert wird (Verkieselung?). In welcher Weise das unter dem Plasmalemma gelegene Band von Mikrotubuli an der Schuppenbildung beteiligt ist, bleibt unbekannt. Es fällt nur auf, daß die Porenreihen in der Außenschicht sich unterhalb der Mikrotubuli ausbilden und somit Porenreihen und Mikrotubuli den gleichen Abstand haben.

### 3.2.4. Feinstruktur der Cyanellen

Chromatoplasma und Centroplasma sind scharf gegeneinander abgegrenzt. Das Chromatoplasma enthält 15—20 konzentrisch angeordnete, wellenförmig gebogene Thylakoide (Abb. 24). Im Längsschnitt ist das Undulieren der Thylakoide deutlicher. Die Thylakoide sind ca. 20 nm dick mit einem intrathylakoidalen Raum von ca. 6 nm. Aufeinanderfolgende Thylakoide haben einen Abstand von 25—50 nm. Zwischen die Thylakoide sind gelegentlich (Abb. 24 und 28) Plastoglobuli eingelagert. An Schrägschnitten (Abb. 30) werden interthylakoidal gelegene Partikel von 30 bis 40 nm Durchmesser beobachtet, die wahrscheinlich Phycobilisomen darstellen. Das Centroplasma enthält zahlreiche Ribosomen und sogenannte polyedrische Körper (Abb. 26 und 30). Es sind das hexagonal erscheinende, meist mit einer dunklen Begrenzungslinie versehene Gebilde von 130—160 nm Durchmesser. Im Inneren sind sie feingranulär oder feinfibrillär, manchmal haben sie auch eine helle Innenzone (Abb. 30). Diese polyedrischen Körper dringen zuweilen zusammen mit Ribosomen zwischen den Thylakoid„wellen“ bis zum Plasmalemma der Cyanelle nach außen (Abb. 31).

Die Cyanelle ist in einem Vesikel des Wirts eingeschlossen. Zwischen den Elementarmembranen des Wirtsvesikels und dem Plasmalemma der Cyanelle fällt eine 6—13 nm dicke, im allgemeinen stark kontrastierte Schicht auf, die als Wand der Cyanelle gedeutet wird (Abb. 25, W). Zwischen dieser Wandschicht und dem Plasmalemma der Cyanelle liegt ein ebenso breiter heller Saum, bei dem es sich um eine weitere elektronentransparente Wandschicht

Abb. 30. Schrägschnitt durch eine Cyanelle. Interthylakoidale Phycobilisomen sichtbar. Polyedrische Körper, z. T. mit heller Innenzone. 60 000×

Abb. 31. Polyedrische Körper und Ribosomen im Chromatoplasma. 60 000×

Abb. 32. Hexagonale Partikel mit hellem core im Cytoplasma der *Paulinella chromatophora*. Virionen? 30 000×

Abb. 33. Hexagonale Partikel im Zellkern (N) der *Paulinella* ohne, im Cytoplasma mit dunkler fibrillärer Außenzone. Virionen? 21 000×

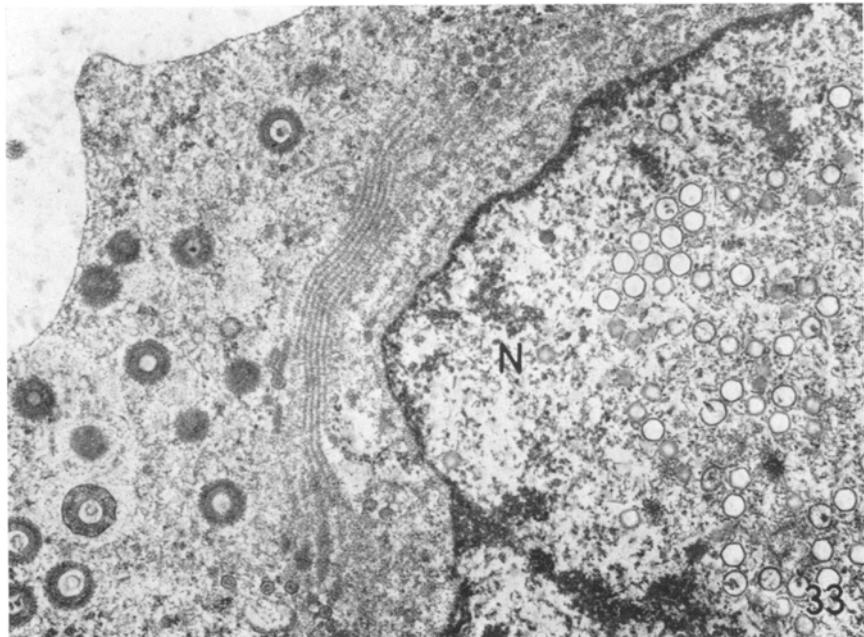
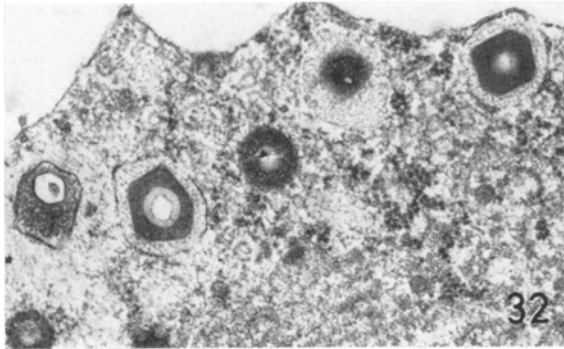
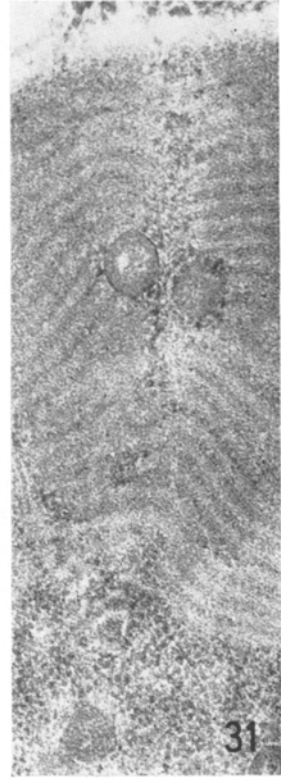
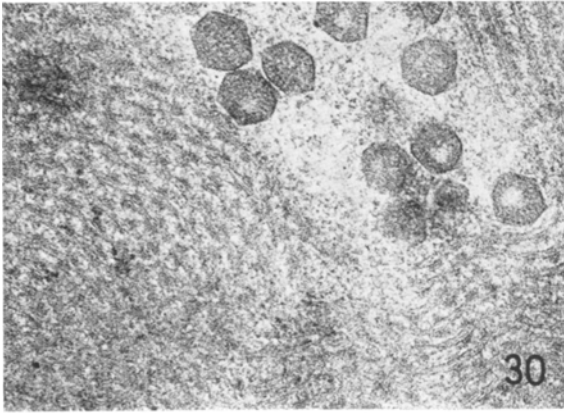


Abb. 30—33

oder um ein Fixierungsartefakt handeln kann. Ein heller Saum stark wechselnder Breite zwischen der Membran des Wirtsvesikels und der Wandschicht der Cyanelle wird als Fixierungsartefakt angesprochen.

Die Cyanellen vermehren sich durch Querteilung. Die Querwand entsteht wie bei frei lebenden Blaualgen durch irisblendenartiges Einwachsen. Die Thylakoide des Chromatoplasmas werden dabei zunächst in das Centroplasma hinein vorgewölbt (Abb. 27) und danach durchtrennt. Die neugebildete Querwand der frisch geteilten Cyanelle ist 18—25 nm dick (Abb. 28 und 29).

### 3.2.5. Hexagonale Partikel im Wirt

Bei 2 der untersuchten 21 Paulinellen fielen im Cytoplasma des Wirts liegende rundlich-polyedrische Partikel auf. Derartige innerhalb des Zellkerns liegende Teilchen (Abb. 33) von 120 bis 160 nm Durchmesser besitzen eine stark kontrastierte, außen rauhe Hülle. Innen sind sie entweder optisch leer oder von wenigen verknäuelten Fibrillen durchzogen. Die hexagonalen Partikel im Cytoplasma (Abb. 32) haben eine Innenzone von 110 bis 135 nm Durchmesser, die den Partikeln des Kerns gleicht, sowie zusätzlich eine osmiophile, fibrilläre Außenschicht. Insgesamt beträgt ihr Durchmesser 250—310 nm. Zuweilen sieht es aus, als würden sie im Plasma in Vesikeln liegen (Abb. 32). Über ihre Funktion kann nichts ausgesagt werden. Auf Grund ihrer Morphologie besteht der Verdacht einer Virusinfektion. An den Stellen des Zellkerns, an denen sie massiert vorkommen, fehlen die stark kontrastierten Chromozentren. Eine gewisse Ähnlichkeit besteht auch mit den „konzentrischen Körpern“ in den Mykobionten verschiedener Flechten (PEVELING 1969, GRIFFITHS and GREENWOOD 1972), deren Bedeutung ebenfalls unbekannt ist.

## 4. Diskussion

### 4.1. Zur Entstehung der Reserveschuppen

In den letzten Jahren sind die Feinstruktur und die Entstehung von Zellwänden und Gehäusen wiederholt Gegenstand elektronenmikroskopischer Untersuchungen gewesen. Für die Testaceen liegen, obwohl die vielfältige Gestalt der Gehäuse dieser Gruppe dazu einlädt, nur wenige Veröffentlichungen vor, wobei Untersuchungen über die Struktur der fertigen Theka im Vordergrund stehen (JOYON and CHARRET 1962 über *Hyalosphenia*; CHARRET und VIVIER 1964 über *Arcella polypora*; CAMBAR *et al.* 1964 über verschiedene *Arcellidae*, *Diffugiidae*, *Nebelinae* und *Euglyphidae*; MORACZEWSKI 1970 über *Arcella rotundata*; NETZEL 1971 b über *Arcella vulgaris* var. *multinucleata*). Bisher fehlen elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Entstehung der aus selbstgefertigten verkieselten Schuppen zusammengesetzten Gehäuse bei Gattungen wie *Euglypha*, *Sphenoderia* und *Paulinella*. Aus diesem Grund wurden die eigenen Untersuchungen an *Paulinella chromatophora* in diese Richtung ausgedehnt. In die Diskussion der Ergebnisse werden Ver-



öffentlichungen einbezogen, die über solche Flagellaten, Algen und Pilze berichten, deren Zellwand bzw. Gehäuse sich ebenfalls aus Schuppen zusammensetzt. Nichtmineralisierte Schuppen finden sich bei verschiedenen Chrysophyceen, Prasinophyceen und Loxophyceen (Literatur vgl. SCHNEPF und DEICHGRÄBER 1969, SCHNEPF 1969). Neuerdings sind nichtmineralisierte Schuppen auch für die Zellwand des niederen Pilzes *Schizochytrium aggregatum* nachgewiesen worden (DARLEY *et al.* 1973). Diese rein organischen Schuppen entstehen durchwegs in den Dictyosomen. Über die Entstehung von mineralisierten Schuppen bei Chrysophyceen berichtet unter anderem MANTON (1967), über Coccolithophoriden u. a. MANTON und LEEDALE (1969). Über die Schuppenbildung bei der Chrysophycee *Pleurochrysis scherffelii* vgl. BROWN *et al.* (1970), über die Schuppen von *Synura petersenii* vgl. SCHNEPF und DEICHGRÄBER (1969). Die mineralisierten Schuppen werden, soweit sie verkieselt sind, in speziellen Vesikeln ohne engen genetischen Zusammenhang zum Golgi-Apparat gebildet. Das gilt auch für die Kieselschalen der Diatomeen (REIMANN 1964). Die verkieselten Schuppen der *Paulinella* entstehen in Vesikeln, die sich auf Golgi-Zisternen zurückführen lassen. Ihre Bildung setzt allerdings erst nach Ablösung dieser Zisternen vom Dictyosom ein. Die Schuppenvesikel liegen dann einem aboral gelegenen Band von Mikrotubuli unmittelbar unterhalb des Plasmalemmas an. Bei *Synura* (SCHNEPF und DEICHGRÄBER 1969) sind die Schuppenvesikel ebenfalls distal von Mikrotubuli umgeben, die parallel zur Längserstreckung der Schuppe ziehen wie bei *Paulinella*. SCHNEPF und DEICHGRÄBER vermuten, und das kann auch auf *Paulinella* ausgedehnt werden, daß die Mikrotubuli an der Formgebung der Schuppen beteiligt sind. Da bei *Paulinella chromatophora* mehrere Typen von Schuppen (fünfeckige Endschuppe am aboralen Pol, rechteckige Schuppen des Gehäuses verschiedener Größe, Schuppen des Kragens) gebildet werden, dürfte die Formgebung ein besonders komplizierter Prozeß sein. Ein noch offenes Problem ist die Zusammensetzung der Reserveschuppen von *Paulinella* zur typischen Form des Gehäuses. Dies setzt eine geordnete Entstehung und/oder geordnetes Aufbewahren und/oder geordnetes Ausschleusen derselben aus dem Cytoplasma voraus. Bemerkenswert ist das Vorkommen eines in der Mitte durchbrochenen Diaphragmas an der Mundöffnung von *Paulinella chromatophora*. Eine vergleichbare Einrichtung hat BONNET (1970) bei *Distomapyxis* beschrieben und als eine xeromorphe Anpassung gedeutet. Das Diaphragma macht eine Aufnahme größerer Nahrungspartikel bei *Paulinella* unmöglich. Eine Aufnahme geformter Nahrung ist bis jetzt auch noch nicht beobachtet worden.

#### 4.2. Wertung des Endocyanoms von *Paulinella chromatophora*

In den letzten Jahren sind die Endocyanome von *Geosiphon* (SCHNEPF 1964), *Cyanophora* (HALL und CLAUS 1963, BOURDU und LEFORT 1967, PICKETT-

HEAPS 1972), *Glaucocystis* (LEFORT 1965, SCHNEPF *et al.* 1966, LEFORT und POUPHILE 1967, HALL und CLAUS 1967) und *Glaucosphaera* (RICHARDSON und BROWN 1970) elektronenmikroskopisch untersucht worden. In Verbindung mit biochemischen Untersuchungen haben sich sowohl Argumente für als auch gegen die Blaualgennatur der Cyanellen ergeben. SCHNEPF und BROWN (1971) haben die Argumente zusammengestellt. Sie diskutieren drei Denkmöglichkeiten über die Natur der Cyanellen (am Beispiel von *Cyanophora* und *Glaucocystis*): 1. Cyanellen sind Blaualgen. 2. Das gesamte Endocyanom ist eine primitive Rhodophyceae (trotz des Vorhandenseins von Geißeln bzw. Geißelstümpfen), die Cyanellen sind Chromatophoren. 3. Cyanellen sind Stadien auf dem Weg der Entwicklung von Blaualgen zu Chromatophoren (wobei die Cyanellen von *Cyanophora* und *Glaucocystis* als direkte Vorfahren der Rhodoplasten nicht in Frage kommen).

Die Anwendung dieser Thesen auf *Paulinella chromatophora* ergibt folgende Gesichtspunkte: Die These 2 (primitive Rhodophyceae) scheidet aus. Die Cyanellen von *Paulinella chromatophora* haben keine erkennbare progressive phylogenetische Bedeutung, da es sich bei dem Wirt um einen eindeutig tierischen Organismus handelt. Eine solche Bedeutung kann man nur postulieren, wenn der Wirt der Cyanellen, seien es farblose Flagellaten, tetrasporale oder coccale Algen, auch pflanzliche Eigenschaften besitzt bzw. sich mit pflanzlichen Organismen in unmittelbarem phylogenetischen Zusammenhang bringen läßt. Die Cyanellen von *Paulinella chromatophora* enthalten zusätzlich polyedrische Körper, die bei Rhodophyceen unbekannt sind. Die Zusammenfassung von These 1 und 3 ergibt für die Cyanellen von *Paulinella* die Aussage, daß sie durch die endosymbiontische Lebensweise veränderte Blaualgen darstellen, die Eigenschaften von Chromatophoren angenommen haben. Bringt man die bisher elektronenmikroskopisch untersuchten Cyanellen in eine morphologische Reihe, die dann gemäß These 3 phylogenetisch interpretiert wird, so müssen die Cyanellen von *Paulinella chromatophora* zwischen die von *Geosiphon* und *Glaucocystis* bzw. *Cyanophora* eingeordnet werden. Diese Ansicht hat GEITLER (1924) bereits auf Grund lichtmikroskopischer Beobachtungen geäußert.

Während die Cyanellen von *Geosiphon* auch freilebend als *Nostoc sphaericum* kultiviert werden können (KNAPP 1933), sind die Cyanellen von *Paulinella chromatophora* bisher noch nicht außerhalb des Wirts gehalten und vermehrt worden. Bei der von PASCHER (1929) außerhalb des Wirts beschriebenen Teilung einer Cyanelle handelt es sich wahrscheinlich um die Vollendung einer bereits vor dem Ausquetschen der Cyanellen eingeleiteten Teilung. Trotz der veränderten Morphologie und der mit dem Wirt synchronisierten Teilung hält PASCHER (1929 a, 1929 b) die Cyanellen von *Paulinella chromatophora* für einen endosymbiontischen *Synechococcus*, ohne ihm allerdings einen eigenen Artnamen zu geben. In der Tat ergeben sich mit Ausnahme der bei den Cyanellen reduzierten Wand und dem Fehlen bestimmter Reservestoff-

granula gute Übereinstimmungen mit freilebenden Blaualgen, so dem von EDWARDS *et al.* (1968) untersuchten thermophilen *Synechococcus lividus*. HALL und CLAUS (1963, 1967) haben den Cyanellen von *Cyanophora* und *Glaucocystis* eigene wissenschaftliche Namen gegeben. Ich möchte von einer Namengebung absehen, obwohl die Cyanellen von *Paulinella chromatophora* freilebenden Blaualgen näherstehen als die von *Cyanophora* und *Glaucocystis*. Um dieses Problem zu entscheiden, bedarf es noch weiterer Untersuchungen über die physiologischen und biochemischen Beziehungen zwischen Wirt und Cyanelle. Bis jetzt liegen darüber nur wenige, unsichere Beobachtungen vor. PASCHER (1929 a) berichtet, daß ausgequetschte Cyanellen von *Paulinella chromatophora* Ektoplasten (= Cyanophycinkörnchen) ausbilden, die ihnen innerhalb des Wirts fehlen. Über das Vorhandensein besonderer Reservestoffe in cyanellenführenden Paulinellen kann nichts ausgesagt werden, da cyanellenfreie Individuen bisher nicht bekannt geworden sind. Im elektronenmikroskopischen Bild lassen sich jedoch besondere, den Cyanellen anliegende, im Wirtsplasma gelegene Vesikel beobachten (Abb. 24, rechts oben), die vielleicht im Zusammenhang mit dem Stoffaustausch zwischen Wirt und Cyanelle zu sehen sind. PICKETT-HEAPS (1972) hat ähnliche Vesikel in unmittelbarer Nähe der Cyanellen von *Cyanophora paradoxa* beobachtet. Er vermutet in ihnen Peroxisomen.

Fräulein BRIGITTE SCHENDEL danke ich für ihre gute technische Mitarbeit, der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für Sachbeihilfe.

## Literatur

- BONNET, L., 1970: Les *Distomapyxidae* fam. nov. et la structure diplostome chez les Thécamoebiens (*Rhizopoda*, *Testacea*). C. R. Acad. Sci. Sér. D, Sci. Nat. (Paris) **271**, 1189—1191.
- BOURDU, R., et M. LEFORT, 1967: Structure fine, observée en cryodécapage, des lamelles photosynthétiques des Cyanophycées endosymbiotiques: *Glaucocystis nostochinearum* Itzigs. et *Cyanophora paradoxa* Korschikoff. C. R. Acad. Sci. Sér. D, Sci. Nat. (Paris) **265**, 37—40.
- BROWN, R. M., JR., W. FRANKE, H. KLEINIG, H. FALK, and P. SITTE, 1970: Scale formation in chrysophycean algae. I. Cellulosic and non cellulosic wall components made by the Golgi apparatus. J. Cell Biol. **45**, 246—271.
- CAMBAR, R., M. LE BLANC, M. MERCIER et R. THOMAS, 1964: Contribution à l'étude d'ultrastructures superficielles de protistes: constitution de la thèque de quelques Rhizopodes Testacés. In: Electron Microscopy. Proc. III. Europ. Reg. Conf. Electron Microscopy, Vol. B, pp. 185—186.
- CHARRET, R., et E. VIVIER, 1964: Sur l'ultrastructure d'*Arcella polypora* (Rhizopode Testacé). In: Electron Microscopy. Proc. III. Europ. Reg. Conf. Electron Microscopy. Vol. B, pp. 187—188.
- DARLEY, W. M., D. PORTER, and M. S. FULLER, 1973: Cell wall composition and synthesis via Golgi-directed scale formation in the marine eukaryote *Schizochytrium aggregatum*, with a note on *Thraustochytrium* sp. Arch. Mikrobiol. **90**, 89—106.

- EDWARDS, M. R., D. S. BERNS, W. C. GHIORSE, and S. C. HOLT, 1968: Ultrastructure of the thermophilic blue-green alga, *Synechococcus lividus* Copeland. *J. Phycol.* **4**, 283—298.
- GEITLER, L., 1924: Der Zellbau von *Glaucocystis Nostochinearum* und *Gloeochaete Wittrockiana* und die Chromatophoren-Symbiosetheorie von Mereschkowsky. *Arch. Protistenk.* **47**, 1—24.
- 1927: Bemerkungen zu *Paulinella chromatophora*. *Zoolog. Anzeiger* **72**, 333—334.
- GRIFFITHS, H. B., and A. D. GREENWOOD, 1972: The concentric bodies of lichenized fungi. *Arch. Mikrobiol.* **87**, 285—302.
- HALL, R. P., and J. B. LOEFER, 1930: Studies on *Euglypha*. I. Cytoplasmic inclusions of *Euglypha alveolata*. *Arch. Protistenk.* **72** 366—376.
- HALL, W. T., and G. CLAUS, 1963: Ultrastructural studies on the blue-green algal symbiont in *Cyanophora paradoxa* Korschikoff. *J. Cell Biol.* **19**, 551—563.
- 1967: Ultrastructural studies on the cyanelles of *Glaucocystis nostochinearum* Itzigsohn. *J. Phycol.* **3**, 37—51.
- HELMCKE, J., and W. KRIEGER, 1953: Diatomeenschalen im elektronenmikroskopischen Bild. Photo-Verlag, Berlin.
- HOEGENRAAD, H. R., 1927: Zur Kenntnis der Fortpflanzung von *Paulinella chromatophora* Lauterb. *Zool. Anzeiger* **72**, 140—150.
- JOYON, L., et R. CHARRET, 1962: Sur l'ultrastructure du Thécamoebien *Hyalosphenia papilio* (Leidy). *C. R. Acad. Sci. (Paris)* **255**, 2661—2663.
- KNAPP, E., 1933: Über *Geosiphon pyriforme* Fr. Wettst., eine intrazelluläre Pilz-Algen-Symbiose. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **51**, 210—216.
- LAUTERBORN, R., 1895: Protozoenstudien. II. *Paulinella chromatophora* nov. gen. nov. spec., ein beschalter Rhizopode des Süßwassers mit blaugrünen chromatophorenartigen Einschlüssen. *Zeitschr. wiss. Zool.* **59**, 537—544.
- LEFORT, M., 1965: Sur le chromatoplasma d'une Cyanophycée endosymbiotique: *Glaucocystis nostochinearum* Itzigs. *C. R. Acad. Sci. (Paris) Sér. D*, **261**, 233—236.
- et M. POUPHLE, 1967: Données cytochimiques sur l'organisation structurale du chromatoplasma de *Glaucocystis nostochinearum*. *C. R. Soc. Biol. (Paris)* **161**, 992—994.
- MANTON, I., 1967: Further observations on the fine structure of *Chrysochromulina chiton* with special reference to the haptonema, "peculiar" Golgi structure and scale production. *J. Cell Biol.* **2**, 265—272.
- and G. F. LEEDALE, 1969: Observations on the microanatomy of *Coccolithus pelagicus* and *Cricosphaera carterae*, with special reference to the origin and nature of coccoliths and scales. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **49**, 1—16.
- MORACZEWSKI, J., 1970: Quelques observations sur l'ultrastructure du Thecamoebien: *Arcella rotundata* Play. *Protistologica* **6**, 353—359.
- NETZEL, H., 1971 a: *Euglypha rotunda* (Testacea). Bewegung und Fortpflanzung. Begleitveröff. zu Film E 1642/1971. *Encyclopaedia cinematographica*. Göttingen: Inst. Wiss. Film.
- 1971 b: Die Schalenbildung bei der Thekamöben-Gattung *Arcella* (Rhizopoda, Testacea). *Cytobiol.* **3**, 85—92.
- PASCHER, A., 1929 a: Über die Natur der blaugrünen Chromatophoren des Rhizopoden *Paulinella chromatophora*. *Zool. Anzeiger* **81**, 189—194.
- 1929 b: Studien über Symbiosen. I. Über einige Endosymbiosen von Blaualgen in Einzellern. *Jb. wiss. Bot.* **71**, 386—462.
- PENARD, E., 1905: Notes sur quelques Sarcodines. I. *Rev. Suisse Zool.* **13**, 603—610.
- PEVELING, E., 1969: Elektronenoptische Untersuchungen an Flechten: IV. Die Feinstruktur einiger Flechten mit Cyanophyceen-Phycobionten. *Protoplasma* **68**, 209—222.
- PICKETT-HEAPS, J. D., 1972: Cell division in *Cyanophora paradoxa*. *New Phytol.* **71**, 561—567.

- REIMANN, B. E. F., 1964: Deposition of silica inside a diatom cell. *Exp. Cell Res.* **34**, 605—608.
- REYNOLDS, E. S., 1963: The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.* **17**, 208—212.
- RICHARDSON, F. L., and T. E. BROWN, 1970: *Glaucosphaera vacuolata*, its ultrastructure and physiology. *J. Phycol.* **6**, 165—171.
- SCHEWIAKOFF, W., 1888: Über die karyokinetische Kerntheilung der *Euglypha alveolata*. *Morphol. Jahrb.* **13**, 193—255.
- SCHNEPF, E., 1964: Zur Feinstruktur von *Geosiphon pyriforme*. Ein Versuch zur Deutung cytoplasmatischer Membranen und Kompartimente. *Arch. Mikrobiol.* **49**, 112—131.
- 1969: Sekretion und Exkretion bei Pflanzen. *Protoplasmatologia VIII*, 8. Wien-New York: Springer-Verlag.
- und G. DEICHGRÄBER, 1969: Über die Feinstruktur von *Synura petersenii* unter besonderer Berücksichtigung der Morphogenese ihrer Kieselschuppen. *Protoplasma* **68**, 85—106.
- W. KOCH und G. DEICHGRÄBER, 1966: Zur Cytologie und taxonomischen Einordnung von *Glaucocystis*. *Arch. Mikrobiol.* **55**, 149—174.
- and R. M. BROWN, JR., 1971: On relationships between endosymbiosis and the origin of plastids and mitochondria. In: *Origin and continuity of cell organelles* (J. REINERT and H. URSPRUNG, eds.), pp. 299—322. Berlin-Heidelberg-New York: Springer Verlag.
- TAYLOR, D. L., 1970: Chloroplasts as symbiotic organelles. *Int. Rev. Cytol.* **27**, 29—64.
- TILNEY, L. G., and K. R. PORTER, 1967: Studies on microtubules in *Heliozoa*. II. The effect of low temperature on these structures in the formation and maintainance of the axopodia. *J. Cell Biol.* **34**, 327—343.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. LUDWIG KIES, Institut für Allgemeine Botanik der Universität, Jungiusstraße 6—8, D-2000 Hamburg 36, Bundesrepublik Deutschland.