

## Zum Feinbau der Foraminifere *Allogromia laticollaris*

### I. Mitteilung: Zellen mit ausgestreckten und eingezogenen Rhizopodien

A. M. LENGSELD

*Institut für Cytologie und Mikromorphologie der Universität Bonn,  
Bonn-Endenich*

**ABSTRACT:** On the fine structure of the foraminifer *Allogromia laticollaris*. I. Contribution: Cells with extended and withdrawn rhizopodia. The cytoplasm inside the shell of the monothalamous foraminifer *Allogromia laticollaris* is loosened and disrupted by a continuous vacuolar system (lacunary system), which extends through the entire cell. This system is separated from the cytoplasm by the cell-membrane and is directly connected to the outer medium (sea-water) across the shell-opening; it is therefore extracellular space. In extreme cases, most of the space inside the shell of cells with extended rhizopodia (reticulopodia) is filled with sea-water. The disruption of the cytoplasm is even more visible at a higher magnification: Numerous fine anastomosing cytoplasmic strands, partly with a diameter of only about 20  $m\mu$ , extend through these sea-water filled vacuolar spaces (lacunes). In this way an extreme enlargement of the cell-surface inside the shell is attained. Consequently, the lacunary system must be of importance for exchange processes (respiration, digestion) at this inner cell-surface. In addition, this system serves as a reservoir for the rhizopodia-material, not melted into a compact mass together with the cytoplasm inside the shell during rhizopodia withdrawal, but stored in the form of strands. Since the cytoplasm inside the shell, as well as within the reticulopodia, always exists in a vacuolar strand-like form, extension and withdrawal of the rhizopodia can take place without essential changes of the cytoplasmic structure and, therefore, can occur very fast. Within the shell *A. laticollaris* shows four differently structured cytoplasmic regions. In cells with extended reticulopodia these regions can be characterized by the different degree of extension of the lacunary system. The nucleus is surrounded by an extremely thin cytoplasmic layer and lies, often nearly isolated, within a large lacune of the vacuolar system. The transparent, flexible shell, consisting partly of acid mucopolysaccharides, is composed of filament-like structural elements embedded in a glue-like substance.

### EINLEITUNG

Die versteinerten Schalenreste der Foraminiferen haben als Zeugen der Fauna früherer Erdzeitalter seit langem das Interesse der Geologen auf sich gezogen und sind ausgiebig untersucht. Dagegen ist die Erforschung der lebenden Foraminiferen vernachlässigt worden, so daß unser Wissen über die Biologie dieser zahlenmäßig großen Protozoenordnung noch heute verhältnismäßig gering ist. Das liegt nicht zuletzt daran, daß die Kultivierung vieler Foraminiferenarten Schwierigkeiten bereitet. Erst in neuerer Zeit wurde versucht, Kulturbedingungen und physiologische Gegebenheiten genauer

zu bestimmen (ARNOLD 1954a, LEE et al. 1962, FREUDENTHAL & LEE 1963, LEE & PIERCE 1963, LEE et al. 1966), um die Voraussetzungen für eingehende morphologische, cytologische, physiologische und entwicklungsgeschichtliche Studien zu schaffen.

Dank der ausgedehnten Forschungen von MYERS (zitiert nach LE CALVEZ 1953 und GRELL 1956), LE CALVEZ (1950, 1953), ARNOLD (1955), GRELL (1956, 1957, 1958a, 1958b, 1965) und anderer sind heute die Entwicklungsgänge einiger Foraminiferen bekannt, doch ist die Cytologie dieser Protozoengruppe noch immer wenig aufgeklärt. Elektronenmikroskopische Untersuchungen liegen bisher nur von WOHLFARTH-BOTTERMANN (1961) an *Allogromia laticollaris* ARNOLD 1948 und neuerdings von DAHLGREN (1967a, b, c) an drei weiteren Foraminiferenarten [*Ovammina opaca* DAHLGREN, *Hippocrepinella alba* HERON-ALLEN und EARLAND, *Globobulimina turgida* (BAILEY)] vor. Letzterer hat sich hauptsächlich mit der Ultrastruktur des Zellkerns, weniger mit dem Gesamtfeinbau der genannten Arten befaßt.

*Allogromia laticollaris* ist wegen ihrer einfachen Kultivierbarkeit ein günstiges Studienobjekt. Diese monothalame Art ist in den Küstengewässern Nordamerikas weit verbreitet und wurde von ARNOLD (1948) erstmals beschrieben. Derselbe Autor veröffentlichte auch Untersuchungen über ihre Bewegung und Ortsveränderung (1953b), ihre Formvariabilität (1953a, 1954b) sowie ihre Morphologie und ihren Entwicklungsgang (1955). Von besonderem Interesse ist die eindrucksvolle Cytoplasmaströmung in den fadenförmigen Pseudopodien, welche mehrere Forscher zur Aufstellung von Hypothesen über den Strömungsmechanismus veranlaßt hat (JAHN & RINALDI 1959, WOHLFARTH-BOTTERMANN 1961, ALLEN 1964, RINALDI & JAHN 1964).

Das Ziel der vorliegenden Untersuchungen war es, die Feinstruktur von *A. laticollaris* weiter zu erhellen. Dabei wurde auch der Frage nach Herkunft bzw. Verbleib des Cytoplasma- und Membranmaterials beim Ausstrecken bzw. Einziehen der Rhizopodien nachgegangen und im Zusammenhang damit die Feinstruktur durch Abreißen isolierter Rhizopodien, sogenannter „protoplasmic satellites“ (JAHN & RINALDI 1959), untersucht.

## MATERIAL UND METHODEN

**Züchtungsverfahren:** Die Kulturen von *A. laticollaris*, bereits seit einigen Jahren in Bonn gezüchtet, stammen aus dem Material, welches ARNOLD 1946 in der Küstenzone der St.-Andrews-Bucht, bei Panama City, Florida, sammelte (ARNOLD 1948). Die Kultivierung erfolgte im wesentlichen in Anlehnung an die von ARNOLD (1954a, 1955) und RINALDI (1963, persönliche Mitteilung) angegebenen Methoden.

Als Nahrung wurde die fadenförmige Blaualge *Schizothrix calcicola* zugegeben, die die Kultivierung von *A. laticollaris* relativ einfach macht. Um ausreichenden Algenwuchs zu gewährleisten, wurden die Kulturen täglich ca. 12 Stunden mit zwei Osram-L-20-Watt-Röhren beleuchtet.

Als Kulturmedium hat sich gefiltertes natürliches Seewasser mit einem 0,5%igen Zusatz einer ErdschlammLösung [Zusammensetzung: 500 ccm Erdextrakt, 0,5 g Natriumnitrat ( $\text{NaNO}_3$ ), 0,5 g Natriumdihydrogenphosphat ( $\text{NaH}_2\text{PO}_4$ )] als günstig erwiesen. Die Nahrungsorganismen vermehren sich hierin besser als in reinem Seewasser.

Ein höherer (bereits 1%iger) Zusatz der ErdschlammLösung führt allerdings zu derart starkem Algenwuchs, daß die Allogromien überwuchert werden und absterben können.

Zur Herstellung neuer Kulturen wurden ca. 100–200 Allogromien zusammen mit den Algen ins Kulturmedium übertragen. Als günstiger erwies sich jedoch, die Foraminiferen in Gefäße mit bereits vorhandenem dünnen Algenrasen überzupipettieren. Nach ca. 3 Wochen waren die Kulturen optimal.

*A. laticollaris* ist unempfindlich gegenüber Temperaturschwankungen. Wie ARNOLD (1955) und JAHN & RINALDI (1959) berichten, vermehrt sich dieser Einzeller im Temperaturbereich von ca. 14–34°C. Allerdings tendiert er bei kühleren Temperaturen dazu, das Rhizopodiencytoplasma in die Schale zurückzunehmen, so daß es sich empfiehlt, die Kulturen bei etwa 23–25°C zu halten.

Versuchsvorbereitung: Um für die Versuche Zellen mit optimal ausgebreitetem und am Boden des Kulturgefäßes festhaftendem rhizopodiale Netzwerk zu erhalten, wurden 30–40 Foraminiferen in 4 cm große Petrischalen übertragen und über Nacht (ca. 12–20 Stunden) in reinem Seewasser ohne Algenzusatz bei ca. 24–25°C belassen. Als wichtig erwies sich dabei, daß die Gefäße vorher durch Ausspülen mit Aceton fettfrei gemacht waren.

Zur Untersuchung von Allogromien mit eingezogenen Rhizopodien mußten die Zellen zum Einziehen des rhizopodiale Netzwerkes veranlaßt werden, damit nicht irrtümlich Entwicklungsstadien, die keine Rhizopodien ausbilden, zur Untersuchung gelangten. Dazu wurden Foraminiferen mit optimal ausgestreckten Rhizopodien innerhalb von 10–15 Minuten von 24–25°C auf 14–15°C abgekühlt und dort ca. 2–3 Stunden belassen. Nach 3 Stunden war das Rhizopodiencytoplasma weitgehend in die Schale zurückgezogen; nur äußerst feine Cytoplasmastränge waren noch hier und da erkennbar.

Für die lichtmikroskopische Beobachtung stand ein Zeiss-Binokular-Stereomikroskop sowie ein Zeiss-Plankton-Mikroskop (mit umgekehrter Optik) mit Phasenkontrast- und zugehöriger Photoeinrichtung zur Verfügung.

Elektronenmikroskopie: Zur elektronenmikroskopischen Untersuchung gelangten *Allogromia*-Zellen verschiedener Größe und verschiedenen Alters mit ausgestreckten und eingezogenen Rhizopodien. Die Fixierung der ersteren erfolgte nach weitgehendem Abpipettieren des Kulturmediums durch Aufgießen der Fixierungsgemische in situ (WOHLFARTH-BOTTERMANN 1961), während letztere direkt in die Fixierungslösungen überpipettiert wurden. Zur Fixierung wurden vorwiegend vorgekühlte oder zimmerwarme Os/Cr-Gemische, variiert nach WOHLFARTH-BOTTERMANN (1957), mit 2% OsO<sub>4</sub> und 2% K<sub>2</sub>Cr<sub>2</sub>O<sub>7</sub>, pH 7,0–7,1, benutzt; Einwirkungszeit 8–12 Minuten. (Eine Fixierung bei pH 7,85 und anschließendem Auswaschen in Seewasser statt in Tyrode erbrachte im wesentlichen dieselben Ergebnisse.) Daneben wurde zum Vergleich mit eiskaltem 5%igem Glutaraldehyd in 0,1 m Cacodylatpuffer oder in 0,0224 m Na-Veronalacetatpuffer (SABATINI, BENSCH & BARNETT 1963) sowie mit 2-, 3- und 5%igem KMnO<sub>4</sub>, abgewandelt nach LUFT (1956), fixiert. Nach Auswaschen der Fixierungslösungen, Entwässerung in Aceton und Kontrastierung in 1% Phosphorwolframsäure und 0,5% Uranylacetat (WOHLFARTH-BOTTERMANN 1957) wurde nach dem Großblockverfahren (WOHLFAHRT-BOTTERMANN 1960) in Vestopal W (Hüls) eingebettet, teils unter Verwendung von 1% Initiator und 1% Aktivator von Jaeger

(RYTER & KELLENBERGER 1958), teils unter Verwendung von Kobaltbeschleuniger als Aktivator und Benzoylperoxyd oder Butanox als Initiator (VOGELL 1967, persönliche Mitteilung). Da *A. laticollaris* beim Schneidevorgang zum Herausbrechen tendiert, wurden die Objekte zur besseren Durchdringung vor der Polymerisation 2 bis 3 Tage bei Zimmertemperatur in dem mit Initiator und Aktivator versehenen Einbettungsmittel belassen.

## UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE

### Zellen mit ausgestreckten Rhizopodien

#### *Der zelluläre Aufbau*

Abbildung 1 zeigt eine Phasenkontrastaufnahme einer mittelgroßen *A. laticollaris* von ca. 100  $\mu$  Durchmesser. Der von einer kugeligen, durchscheinenden Hülle umgebene Protoplast hat durch die ventral liegende, nicht sichtbare Schalenöffnung radiär nach allen Seiten dickere (ca. 10  $\mu$ ), feine (ca. 2–5  $\mu$ ) und feinste fadenförmige Pseudopodien ausgesandt. Diese verzweigen sich, verschmelzen wieder miteinander, verästeln sich vor allem zur Peripherie hin stark und bilden somit ein weitreichendes dynamisches Netzwerk von Rhizopodien, welches als Reticulopodium bezeichnet wird. Die einzelnen Rhizo- oder „Reticulopodien“ werden häufig mehrere Millimeter lang; nicht selten erreicht ihre Länge den 15- bis 25fachen Betrag des Protoplastendurchmessers. Bei einem Rhizopodium von 5  $\mu$  Durchmesser kann das Verhältnis von Länge zu Breite etwa 300–500 : 1 sein.

Das aus der Schalenöffnung austretende Cytoplasma legt sich häufig mantelartig um die Schale (DOFLEIN & REICHENOW 1953, LE CALVEZ 1953), so daß man im Lichtmikroskop einen feinen, durchsichtigen, infolge der Körnchenströmung flimmernden Belag erkennen kann. Von dieser Schicht werden die Rhizopodien ausgestreckt, so daß sie oft radiär in den Raum ragen.

In Abbildung 2 ist in Form einer Zeichnung das Übersichtsfoto eines median geführten Ultradünnschnitts durch eine mittelgroße *Allogromia* wiedergegeben. Der Protoplast ist allseitig von einer kugel- bis eiförmigen Schale von ca. 2–5  $\mu$  Dicke umgeben, die sich im Bereich der Öffnung nach außen hin stark verdickt (auf ca. 10  $\mu$ ) und sich nach innen hin in Form eines dickwandigen Hohlzylinders (SO, eingestülptes Schalenmaterial im Öffnungsbereich), der von ARNOLD (1948) als „peduncular sheath“ bezeichnet wurde, ca. 20–35  $\mu$  tief ins Cytoplasma des Zell-Leibes hinein erstreckt und somit der Mundregion eine ausgeprägte Form verleiht. Gewöhnlich ist nur eine Öffnung vorhanden; von ARNOLD (1953a) wurden jedoch auch mehrere Schalenöffnungen beobachtet.

Das Cytoplasma (schwarz) im Innern der Schale zeigt den von WOHLFARTH-BOTTERMANN (1961) beschriebenen lakunenhaft vakuolären Strukturaspekt. Der Schale liegt im Innern lückenlos eine (im Vergleich zu den weiter innen gelegenen Cytoplasmabereichen) dicke Cytoplasmachicht an, die sich in Form dünnerer Stege und



Stränge ins Innere der Zelle fortsetzt und vielfältig verzweigt. Die Kerne – in diesem Dünnschnitt nicht getroffen – liegen gewöhnlich nahe der Schale.

Ein großer Bereich innerhalb der Schale – in Abbildung 2 etwa 53 % der Fläche – wird von ausgedehnten Vakuolen und lakunenförmigen Hohlräumen (weiß) eingenommen, welche ein einheitlich zusammenhängendes, die Zelle durchziehendes Sy-

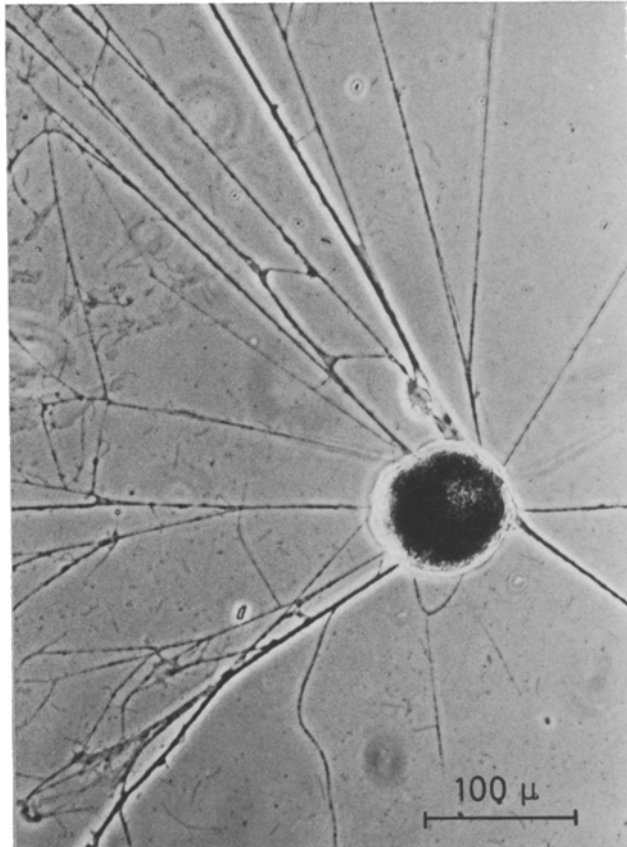


Abb. 1: Phasenkontrastaufnahme einer lebenden *Allogromia laticollaris* mittlerer Größe. Der von einer kugligen Hülle umgebene Protoplast hat radiär nach allen Seiten fadenförmige Pseudopodien unterschiedlichen Durchmessers ausgesandt, welche durch zahlreiche Verzweigungen und Verschmelzungen ein rhizopodiales Netzwerk bilden. (195 : 1)

stem darstellen. Dieses steht an der Austrittsstelle des Rhizopodiencytoplasmas eindeutig mit dem Außenmedium (Meerwasser) in Verbindung (siehe auch Abb. 10). Im äußeren Drittel haben die Hohlräume oft rundliche Gestalt und sind durch z. T. sehr schmale cytoplasmatische Stege voneinander getrennt, während im zentralen Bereich der Zelle das Hohlraumssystem von (in Quer- und Längsschnitten inselartig erscheinenden) Cytoplasmasträngen unterbrochen ist (Abb. 2). In den Hohlräumen findet sich häufig elektronendichtes amorphes Material, welches beim Schneidevorgang leicht her-



Abb. 2: *Allogromia laticollaris* mit ausgestreckten Rhizopodien. Zeichnung nach dem Übersichtsbild eines median längs geführten Dünnschnitts durch eine mittelgroße Zelle. Das Cytoplasma im Inneren der Schale ist durch ein ausgedehntes, mit dem Außenmedium (Seewasser) in Verbindung stehendes Hohlraumsystem stark aufgelockert und zerklüftet. Das Rhizopodien-cytoplasma wird als Bündel von Strängen durch die Schalenöffnung ausgesandt. A, B, C, D, E = Cytoplasmabereiche (siehe p. 239). L = Lakunen des Hohlraumsystems, MP = Mantelplasma, R = Rhizopodium, SO = Schalenmaterial, welches sich im Mündungsbereich in Form eines Hohlzylinders in den Schalenraum erstreckt. Die Ausschnitte I, II und III erscheinen vergrößert als Abbildungen 9a, b und 10. (850 : 1)

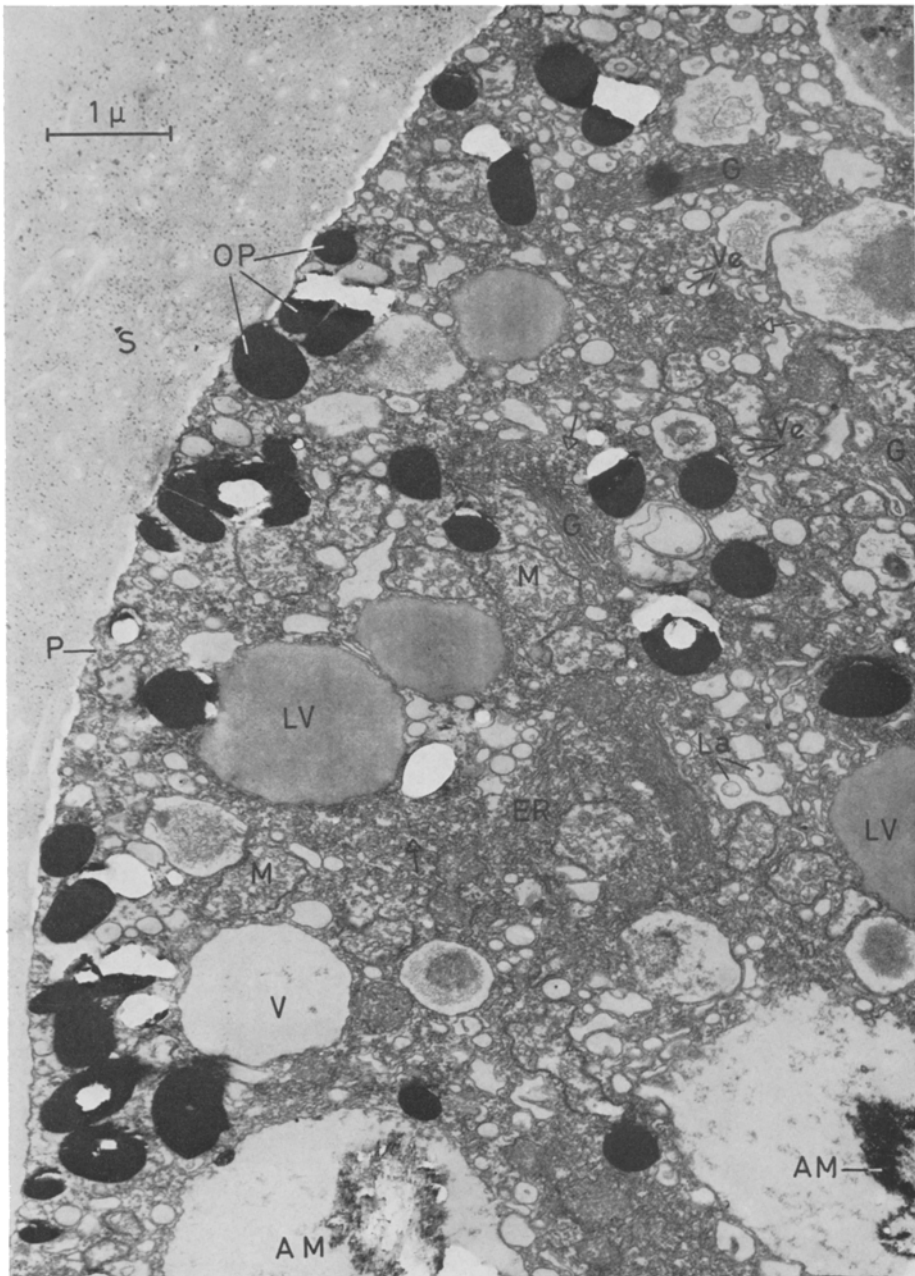


Abb. 3: Feinstruktur des Cytoplasmas aus dem Randbereich (= Bereich A) bei ausgestreckten Rhizopodien; Querschnitt durch den Schalenraum. Beachte die vakuolären Membranstrukturen (Ve und La), die dem Cytoplasma den charakteristischen lockeren Strukturaspekt geben. AM = amorphes Material im Hohlraumssystem, ER = endoplasmatisches Retikulum, G = Golgiapparat, La = feinste Ausläufer des Lakunensystems, LV = lipoidhaltige Vakuole, M = Mitochondrium, OP = opake Partikel, P = Plasmalemm, S = Schale, V = Vakuole, Ve = Vesikel, Pfeilmarkierung: Polysomen. (OsO<sub>4</sub>-Fixierung; 16 000 : 1)

ausrichtet (Abb. 3, AM). Möglicherweise handelt es sich dabei um unverdauliche Stoffe, die bei der Nahrungsaufnahme ins Hohlraumsystem gelangt sind.

Die von netzartig verwobenen Cytoplasmabrücken begrenzten Lakunen sind von einer Vielzahl feiner und feinsten Cytoplasmastränge durchzogen, wie anhand von Ausschnittvergrößerungen (Abb. 4, 5, 6, 7, CS) verdeutlicht wird. Außer den unregelmäßig geformten Lakunen, welche bei kleiner Vergrößerung infolge der sie durchziehenden feinen Cytoplasmastränge „gesprenkelt“ erscheinen, sind auch rundliche Hohlräume zu finden, die keine Querschnitte von feineren Cytoplasmasträngen erkennen lassen (Abb. 3, V). Da sie allseitig von Cytoplasma umgeben sind und mit dem Hohlraumsystem nicht kommunizieren, können sie als echte Vakuolen angesprochen werden.

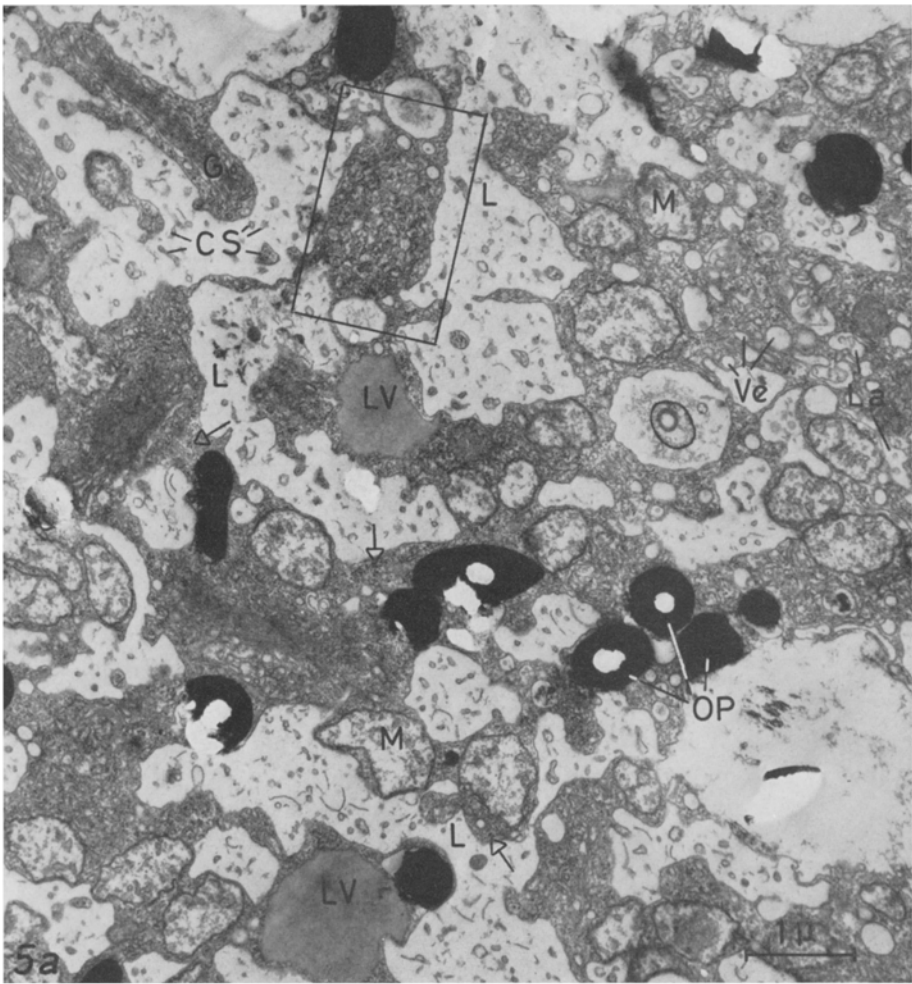
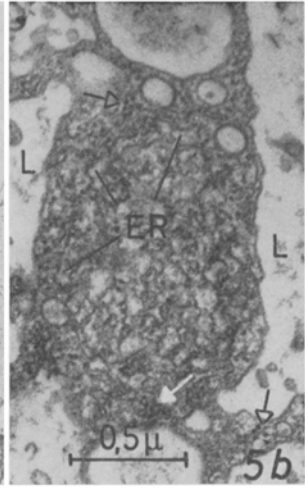
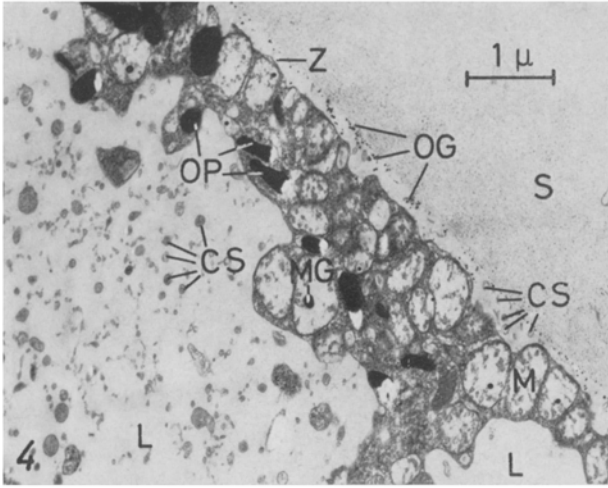
Das Hohlraumsystem kann unterschiedlich stark entwickelt sein. Manchmal ist es so ausgedehnt, daß im zentralen Innenbereich des Zell-Leibes nur noch wenige Cytoplasmastege vorhanden sind und auch der der Schale anliegende Cytoplasmabelag sehr dünn, z. T. dünner als  $1 \mu$ , ist (Abb. 4). Bei kleinen Zellen ist das Hohlraumsystem meist nicht sehr ausgeprägt, sondern das Cytoplasma nimmt den größten Raum innerhalb der Schale ein.

Wie WOHLFARTH-BOTTERMANN (1961) ausführt, sind die cytoplasmatischen Stege und auch die feinsten Stränge innerhalb des Schalenraumes zum Hohlraumsystem hin durchweg von einer Elementarmembran abgegrenzt, die feinstrukturell der tierischen Zellmembran entspricht. Diese setzt sich in der den Protoplasten zur Schale hin abschließenden sowie in der die Rhizopodien umgebenden Zellmembran fort (Abb. 10, 11, 12, P) und darf daher auch im Schalenraum als Plasmalemma aufgefaßt werden. Folglich kann das mit dem Außenmedium kommunizierende Hohlraumsystem als extrazellulärer Raum betrachtet werden. Das bedeutet aber, daß bei Zellen mit ausgestreckten Rhizopodien der weitaus größte Bereich innerhalb des Schalenraumes extrazelluläres Gebiet ist.

Das aus vielen einzelnen, unterschiedlich dicken Cytoplasmasträngen bestehende Rhizopodienmaterial (R) wird als dickes Bündel durch die Schalenöffnung ausgesandt und erweitert sich nach Durchtritt durch die Schale pilzförmig (Abb. 2). Es lagert sich der Schale in der Nähe der Mündung allseitig an und bildet dort den als Mantelplasma bezeichneten Cytoplasmabelag (Abb. 2, MP), von dem auch Rhizopodien ausgestreckt werden. Einzelne Cytoplasmastränge erstrecken sich von hier aus über die Schalenoberfläche, so daß in größerer Entfernung von der Schalenöffnung nur wenige Querschnitte von Cytoplasmasträngen (MP) im Dünnschnitt nachweisbar sind.

### *Die Struktur des Cytoplasmas*

In das Grundcytoplasma sind Ribosomen, Mitochondrien, Golgiapparate und endoplasmatisches Reticulum (= ER) eingelagert. Letzteres scheint durchweg agranulär zu sein. Daneben kommen ellipsoid- bis kugel- oder hantelförmige elektronendichte Einschlüsse und schlauchförmige Membranstrukturen vor [VON WOHLFARTH-BOTTERMANN (1961) als opake Partikel bzw. als schlauchförmige Membrankomponenten bezeichnet]. Lipoidhaltige Vakuolen sind häufig, aber nicht bei allen Zellen vorhanden.



Die Mitochondrien (M) zeigen den bei Protozoen üblichen Feinbau des Tubulus-Typ. Nach Osmiumfixierung erscheint die Mitochondrienmatrix i. a. locker strukturiert (Abb. 3, 4, 5, 6, 12 u. a.), während sie nach Glutaraldehydfixierung in Cytoplasmabereichen innerhalb des Schalenraumes eine dichte Struktur aufweist. Bei  $\text{OsO}_4$ -fixiertem Material sind in den Mitochondrien bisweilen stark osmiophile Granula von 100 bis 1000 Å Durchmesser zu finden (Abb. 4, MG), die frei in der Mitochondrienmatrix liegen. Derartige osmiophile Granula sind in der Literatur als „mitochondriale Granula“ (WEISS 1955, PEACHEY 1962) oder „intermitochondriale Granula“ (GONZALES & KARNOVSKY 1961) beschrieben worden.

Die Feinstruktur der anderen Zellorganellen und Cytoplasmaeinschlüsse wird im folgenden im Zusammenhang mit den Cytoplasmabereichen erörtert.

Längs- und Querschnitte durch *Allogromia*-Zellen lassen, insbesondere bei stärkeren elektronenmikroskopischen Vergrößerungen, Cytoplasmabereiche unterschiedlicher Strukturierung erkennen, die innerhalb der Schale auch anhand der quantitativ verschieden starken Ausbildung des Lakunensystems unterschieden werden können (siehe Abb. 2):

Bereich A: Mäßig kompakter Randbereich des Zell-Leibes in unmittelbarer Nähe der Schale (Volumen der Lakunen relativ gering).

Bereich B: Zone zwischen Randbereich und zentralem Cytoplasma mit netzartig verwobenen, dicht strukturierten Cytoplasmaarealen (Lakunen *ausgedehnt*).

Bereich C: Zentrale Region des Zell-Leibes mit locker strukturierten und im Schnittbild inselartig erscheinenden Cytoplasmasträngen (Volumen der Lakunen *sehr groß*).

Bereich D: Cytoplasmabezirk der Schalenöffnung, besonders innerhalb des „peduncular sheath“.

Bereich E: Rhizopodien und Schalenplasma<sup>1</sup>.

#### Bereich A: Randbereich des Zell-Leibes

Die Abbildungen 3 und 4 stellen Ausschnitte aus dem Randbereich von *Allogromia* dar. Das dichte Grundcytoplasma enthält zahlreiche Mitochondrien (M) sowie Ribo-

<sup>1</sup> Der Feinbau der Rhizopodien wird in einer zweiten Mitteilung gesondert behandelt (LENGSFELD 1969a).

Abb. 4: Cytoplasmabereich A (= Randbereich) im Innern der Schale (S). Das Hohlraumssystem (L) ist so ausgedehnt, daß nur eine schmale Cytoplasmaschicht den Protoplasten zur Schale hin abgrenzt. Im Zwischenraum (Z) zwischen Schale und Cytoplasma liegen osmiophile Granula (OG) und feine Cytoplasmastränge (CS). M = Mitochondrium, MG = Mitochondrium mit intermitochondrialem Granulum, OP = opake Partikel. ( $\text{OsO}_4$ -Fixierung; 11 000 : 1)

Abb. 5: *a* Übergangsbereich zwischen dem verhältnismäßig locker strukturierten Cytoplasmabereich A der Randregion (rechts im Bild) und den kompakt strukturierten, an ER und Golgiapparaten (G) reichen Cytoplasmaarealen des Bereichs B (links im Bild). Die unregelmäßigen Lakunen (L) des Hohlraumensystems sind von zahlreichen feinen Cytoplasmasträngen (CS) durchzogen. *b* Ausschnittvergrößerung aus Abbildung 5*a*. ER = Endoplasmatisches Reticulum, La = feinste Ausläufer des Lakunensystems, LV = lipoidhaltige Vakuole, M = Mitochondrium, OP = opake Partikel, Ve = Vesikel im Bereich A; Pfeilmarkierung: Polysomen. ( $\text{OsO}_4$ -Fixierung; *a* 13 700 : 1; *b* 29 500 : 1)



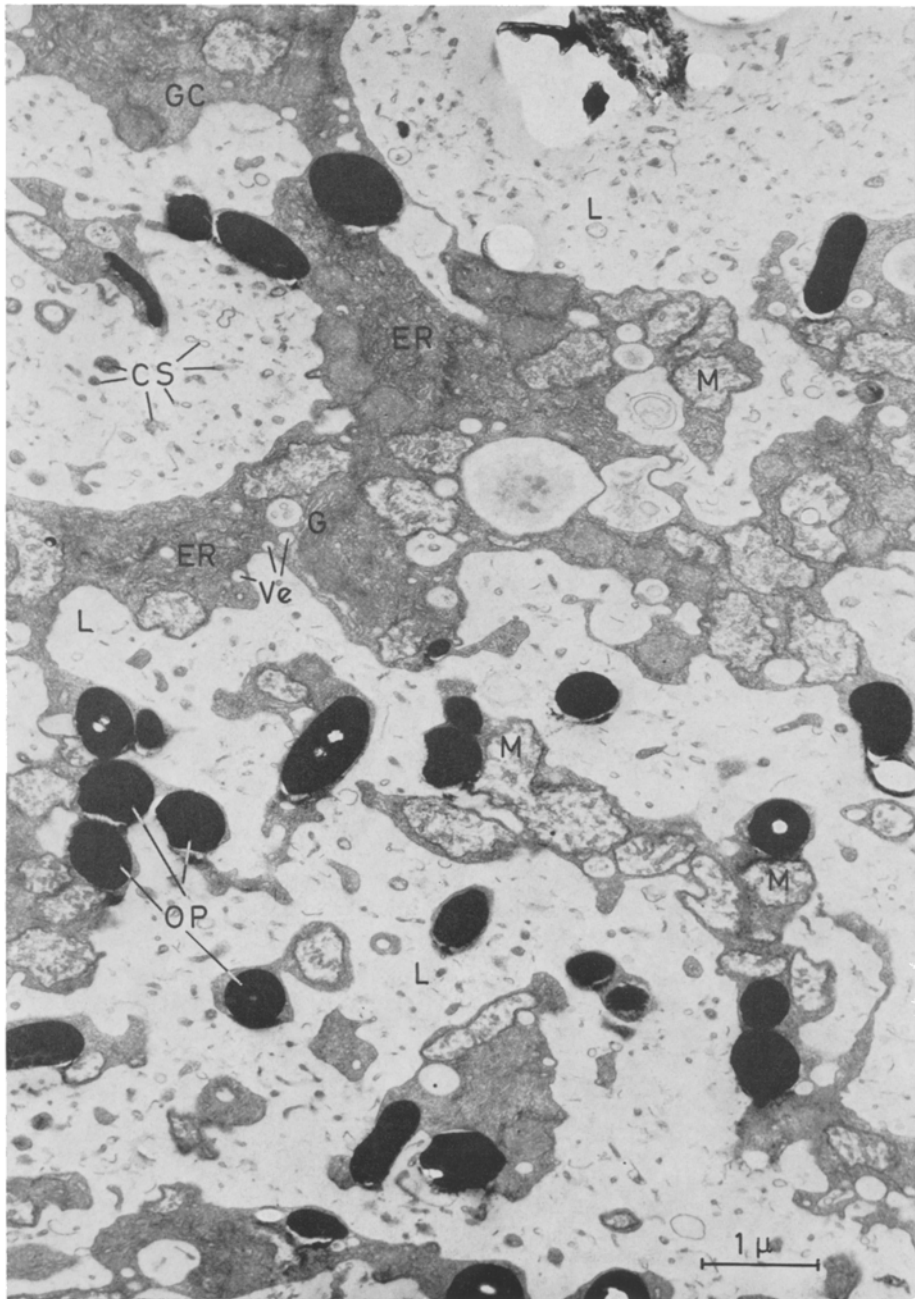


Abb. 6: Feinstruktur des Cytoplasmas aus dem Cytoplasmabereich B (= Bezirk zwischen dem Randbereich und dem zentralen Bereich). Das Cytoplasma, durch unregelmäßige Lakunen (L) des Hohlraumsystems zerklüftet, ist reich an cytoplasmatischen Membranstrukturen und Mitochondrien (M). In den Lakunen sind zahlreiche Schnittprofile feinsten Cytoplasmastränge (CS) sichtbar. ER = endoplasmatisches Retikulum, G = Golgiapparat, GC = Areale reinen Grundcytoplasma, OP = opake Partikel, Ve = Vesikel. (OsO<sub>4</sub>-Fixierung; 15 000 : 1)

somen (Abb. 3, Pfeilmarkierung) und ausgedehnte cytoplasmatische Membranstrukturen, die dem endoplasmatischen Reticulum zuzurechnen sind (Abb. 3, ER). Golgiapparate kommen häufig vor und liegen z. T. in Golgifeldern zusammen (Abb. 3, G). Ferner finden sich einige lipoidhaltige Vakuolen (Abb. 3, LV) von 1–2  $\mu$  Durchmesser und in großer Zahl opake Partikel (OP) von ca.  $1/8$ – $1/2$   $\mu$  Durchmesser und ca.  $1/3$ –1  $\mu$  Länge, welche überall im Cytoplasma vorhanden und vornehmlich nahe der Schale angehäuft sind.

Charakteristisch ist für das Cytoplasma dieses Bereiches das Vorhandensein einer Vielzahl kugelig oder unregelmäßig geformter Membranstrukturen von 0,1–0,4  $\mu$  Durchmesser, wodurch das an sich dichte Grundcytoplasma den für den Randbereich typischen aufgelockerten Strukturaspekt aufweist. Es handelt sich dabei z. T. um Membranvesikel (Ve) – etwa um vesikelartige Abkömmlinge der Golgikomplexe oder um blasig aufgequollene ER-Membranen –, z. T. um feinste Ausläufer des Lakunensystems (L und La), die sich fast bis zur Schale erstrecken können (Abb. 3, 5a). Letztere sind immer dann eindeutig zu identifizieren, wenn sie Querschnittprofile feinerer Cytoplasmastränge enthalten. Fehlen feine Cytoplasmastränge, so kann meist nicht entschieden werden, ob feine Verästelungen des Hohlraumsystems oder „echte“ Vakuolen vorliegen. Doch dürfen die rundlichen Vesikel (Ve), die mit einem Durchmesser von 0,1–0,2  $\mu$  in der Größenordnung von Golgivesikeln liegen (YAMAMOTO 1963), als echte Vakuolen angesprochen werden, zumal sie auch in den Cytoplasmabereichen B und C in geringerem Maße auftreten (siehe Abb. 6 und 7, Ve).

Mittelgroße (ca.  $1/2$ –1  $\mu$  Durchmesser) und große Lakunen des Hohlraumsystems (L), welche feine und feinste quergeschnittene Cytoplasmastränge mit unterschiedlicher cytoplasmatischer Dichte aufweisen, kommen in diesem Cytoplasmabereich zahlreich vor. Sie sind z. T. nur durch einen  $1/2$ –1  $\mu$  breiten Cytoplasmabelag von der Schale getrennt (Abb. 4, L).

Zwischen dem Plasmalemm und der Schalensubstanz ist gewöhnlich ein 0,1–0,2  $\mu$  breiter Zwischenraum (Abb. 4, Z). Querschnitte feinsten Cytoplasmastränge (CS), wie sie in den Lakunen vorhanden sind, können dort ebenfalls vorkommen. Ferner findet man osmiophile Granula (OG) unterschiedlicher Größe (von 20–50  $m\mu$  Durchmesser), die, wie später ausgeführt wird, auch im Hohlraumsystem und intrazellulär im Cytoplasma auftreten können und deren Bedeutung ungeklärt ist.

#### Bereich B: Zone zwischen Randbereich und zentralem Cytoplasma

Abbildung 5a stellt den Übergangsbereich vom aufgelockerten Cytoplasma der Randregion (rechts im Bild) zu den netzartig verwobenen, dicht strukturierten Cytoplasmasträngen des Bereichs B (links im Bild) dar, Abbildung 6 einen Ausschnitt aus Bereich B. Bei hinreichend starker elektronenmikroskopischer Vergrößerung ist zu erkennen, daß die von Lakunen (L) umgebenen und vielfältig zerfurchten Cytoplasmabezirke des Bereichs B fast vollständig von zahlreichen Mitochondrien (M), relativ häufigen Golgiapparaten (G) und vor allem ausgedehnten cytoplasmatischen Membranstrukturen des ER (ER) ausgefüllt sind. Dadurch tritt das dichte Grundcytoplasma, welches zahlreiche, des öfteren deutlich zu Polysomen zusammengelagerte Ribosomen



erkennen läßt (Abb. 5a, Pfeilmarkierung), flächenmäßig kaum in Erscheinung. Das ER liegt in Form netzartig verzweigter, unregelmäßiger, mehr oder weniger aufgequollener oder flachgedrückter Schläuche von ca. 30–100  $m\mu$  Durchmesser vor (Abb. 5b, 12, ER). Bisweilen sind zwischen den Membranen des ER kleinere Areale reinen, dicht strukturierten Grundcytoplasmas sichtbar (Abb. 6, GC). Lipidhaltige Vakuolen (Abb. 5, LV) und opake Partikel (OP) finden sich in diesem Bereich in unterschiedlich großer Zahl im Cytoplasma.

Feine Cytoplasmastränge (CS) durchziehen in Vielzahl die Lakunen des Hohlraumsystems. Sie sind z. T. von dichtem Grundcytoplasma erfüllt, welches auch ER enthalten kann, z. T. erscheinen sie als elektronenoptisch leere Schläuche. Die kleinsten weisen einen Durchmesser von nur ca. 250 Å auf.

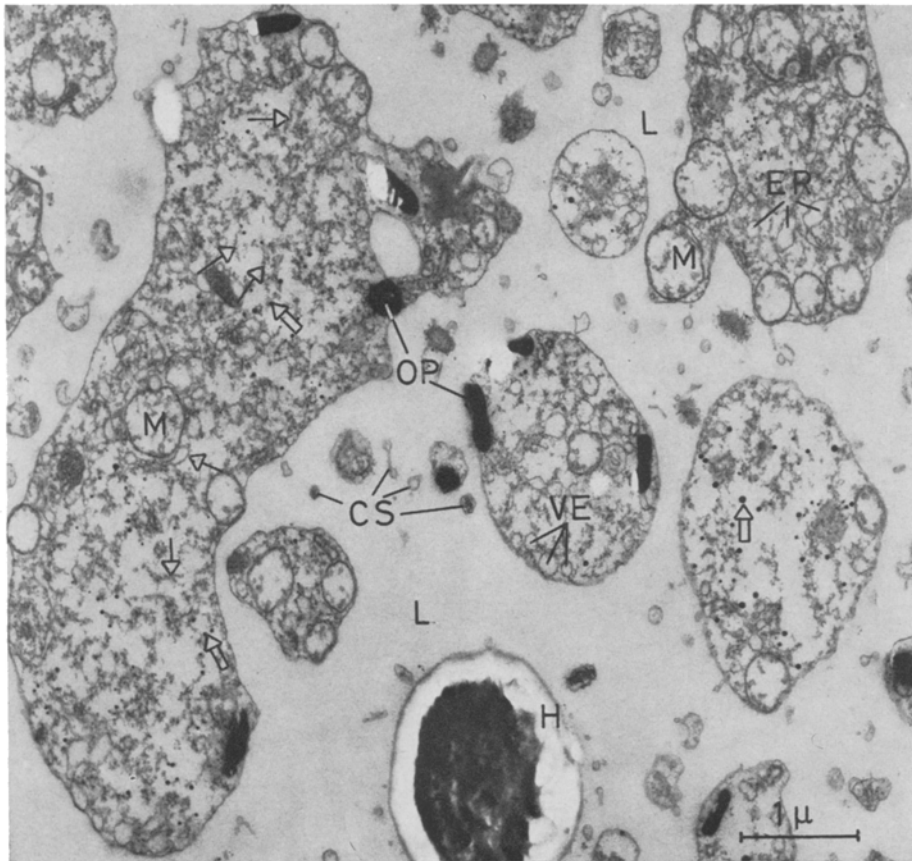


Abb. 7: Feinstruktur der cytoplasmatischen „Inseln“ aus dem zentral im Schalenraum gelegenen Cytoplasmabereich C. Beachte die lockere Struktur des Grundcytoplasmas, welches fädige Elemente (Pfeilmarkierung) und zahlreiche osmiophile Granula (Doppelpfeilmarkierung) aufweist. Mitochondrien (M) und endoplasmatisches Retikulum (ER) scheinen gequollen. CS = feine Cytoplasmastränge, H = Hefezelle, L = Lakunensystem, OP = opake Partikel, Ve = Vesikel. (OsO<sub>4</sub>-Fixierung; 15 000 : 1)

## Bereich C: Zentrale Region des Zell-Leibes

Das Cytoplasma weist zur Mitte des Schalenraumes hin eine immer lockerer werdende Strukturierung auf [was besonders bei großen Zellen (über  $100\ \mu$ ) auffällt] und liegt, wie bereits erwähnt, hier mehr in Form von inselartigen Schnittprofilen als von netzartig verwobenen Strängen vor.

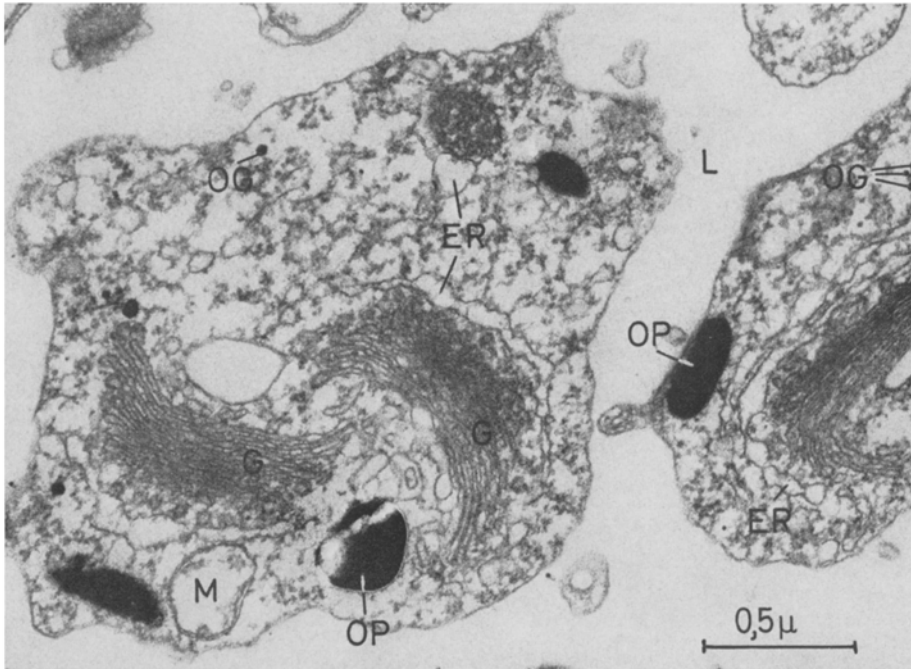
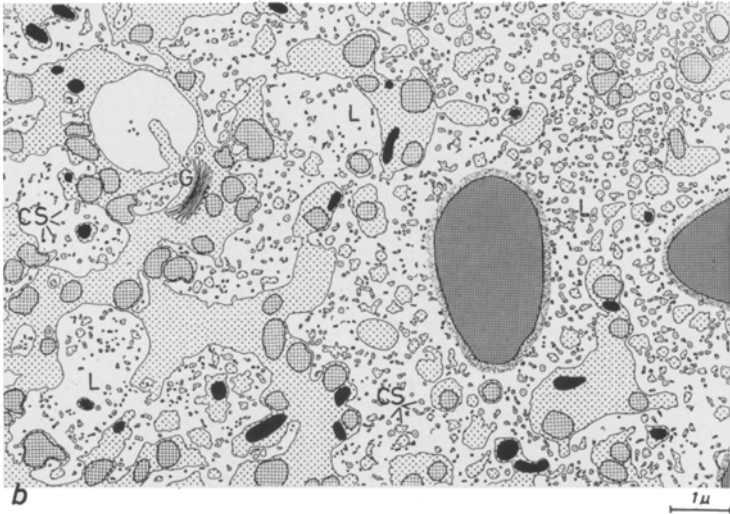
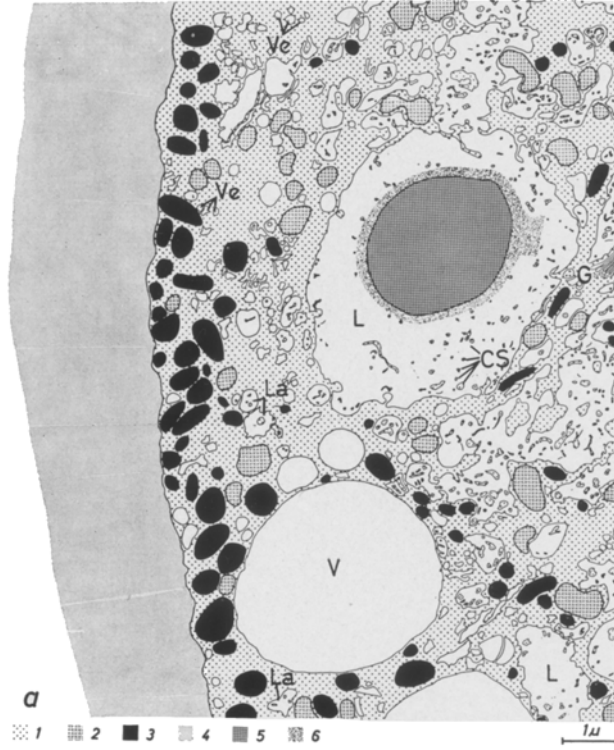


Abb. 8: Locker strukturierte cytoplasmatische Stränge aus der zentralen Region des Zell-Leibes (= Cytoplasmabereich C) im Schaleninneren bei stärkerer Vergrößerung. ER = endoplasmatisches Reticulum, G = Golgiapparat, L = Lakunensystem, M = Mitochondrium, OG = osmiophile Granula, OP = opake Partikel (Die umgebende Membran ist bei den bezeichneten opaken Partikeln erkennbar). ( $\text{OsO}_4$ -Fixierung; 39 000 : 1)

In den Abbildungen 7 und 8 sind Ausschnitte aus der Cytoplasmaregion C einer ca.  $175 \times 190\ \mu$  großen *Allogromia* wiedergegeben, und zwar zeigt Abbildung 7 einen zentral gelegenen Cytoplasmabereich, Abbildung 8 einen etwas weiter peripher gelegenen Bezirk bei stärkerer Vergrößerung.

In ein sehr lockeres Grundcytoplasma mit deutlich erkennbaren fädigen Elementen (Abb. 7, Pfeilmarkierung) sind vereinzelt opake Partikel (OP) – in Abbildung 8 deutlich von einer Membran zum Cytoplasma abgegrenzt –, einige Mitochondrien (M) und Membranelemente des ER (ER) eingelagert. Die Membranen des ER erscheinen aufgequollen und häufig vesikulär. Auch die Mitochondrien sind gequollen. Golgiapparate (G), bisweilen zu Golgifeldern zusammengelagert, kommen ebenfalls vor. In Abbildung 8 ist ihr Bau aus ca. 8–10 dichtgelagerten, abgeflachten Golgisäcken besonders gut



erkennbar. Auf der konvexen Seite des Stapels kommt oft, so wie hier, eine Reihe regelmäßig angeordneter Golgivesikel vor. In unmittelbarer Umgebung der Golgiapparate befinden sich – wie in Abbildung 8 deutlich sichtbar – gewöhnlich Membranstrukturen des ER. Es liegt daher nahe, einen möglichen Zusammenhang zwischen beiden Membransystemen zu vermuten.

Auffällig sind die zahlreichen, frei im Cytoplasma liegenden, ca. 250–600 Å großen, stark osmiophilen Granula (Abb. 7, Doppelpfeilmarkierung, Abb. 8, OG). Man findet sie intrazellulär im Cytoplasma vorwiegend in den locker strukturierten Cytoplasmasträngen des zentralen Bereiches C von großen Allogromien, bisweilen auch in randständigen Cytoplasmabezirken mit sehr lockerem, anscheinend „schlecht fixiertem“ Grundcytoplasma. Dabei erscheint das Grundcytoplasma um so lockerer strukturiert, je mehr osmiophile Granula vorhanden sind. Weitaus häufiger treten diese Granula jedoch extrazellulär in den Lakunen des Hohlraumsystems auf, meist dort, wo Nahrungsorganismen oder -partikel liegen (Abb. 12, OG).

In den Zeichnungen der Abbildung 9 sind die in Abbildung 2 markierten Ausschnitte I und II aus der Randregion (Cytoplasmabereich A) und aus einem zentral gelegenen Cytoplasmabezirk (Übergangsbereich B/C) stärker vergrößert dargestellt. Sie demonstrieren, in welchem Maße die bereits im Übersichtsbild eindrucksvolle Zerklüftung des Cytoplasmas im sublichtmikroskopischen Größenbereich weiter fortgeführt ist: Die Lakunen (L) – besonders im zentralen Bereich des Schalenraumes (Abb. 9b) – weisen eine Vielzahl kleiner und feinsten cytoplasmatischer Querschnittprofile auf, deren Durchmesser z. T. nur ca. 20 m $\mu$  messen. Auch die feinstrukturellen Unterschiede zwischen der Randregion und dem zentralen Bereich werden deutlich: Während die der Schale anliegenden, ausgedehnten Cytoplasmabezirke der Randregion durch zahlreiche vesikuläre Strukturen von ca. 0,1–0,4  $\mu$  Durchmesser aufgelockert werden (Abb. 9a), sind die im zentralen Bereich als netzartig verwobene Stränge vorliegenden Cytoplasmaareale kompakter (Abb. 9b).

#### Bereich D: Gebiet der Schalenöffnung

Abbildung 10 zeigt einen Längsschnitt durch den Mündungsraum (= Ausschnitt III aus Abb. 2). Das Cytoplasma (punktiert) liegt dem Schalenmaterial (SO) des „pedun-

---

Abb. 9: Die Feinstruktur der Randregion (= Cytoplasmabereich A) und des zentralen Cytoplasmas (= Übergangsbereich B/C) im Innern der Schale nach elektronenmikroskopischen Aufnahmen; *a* Ausschnitt I aus Abbildung 2; *b* Ausschnitt II aus Abbildung 2. Die bereits im Übersichtsbild der Abbildung 2 eindrucksvolle Zerklüftung und Aufsplitterung des Cytoplasmas ist im sublichtmikroskopischen Größenbereich weiter fortgeführt: Die Lakunen (L) des Hohlraumsystems, welche sich bis fast an die Schale heran erstrecken, weisen – besonders im zentralen Bereich des Schalenraumes (9b) – zahlreiche kleine und feinste Cytoplasmaareale (CS) auf. Die periphere Region ist charakterisiert durch ausgedehnte, der Schale innen lückenlos anliegende Cytoplasmabezirke, welche durch zahlreiche kleinere Membranvesikel und -strukturen (Ve und La) aufgelockert werden (9a), während die im zentralen Schalenraum in Form netzartig verwobener Stränge oder inselartiger Schnittprofile vorliegenden Cytoplasmaareale kompakter sind (9b). 1 = Grundcytoplasma mit eingelagerten Ribosomen und cytoplasmatischen Membranstrukturen (ER), 2 = Mitochondrien, 3 = opake Partikel, 4 = Schale, 5 = als Nahrung aufgenommene Hefezellen, 6 = Zellwand der Hefezellen, G = Golgiapparat, La = feinste Ausläufer des Hohlraumsystems, V = Vakuole, Ve = Vesikel. (7800 : 1)

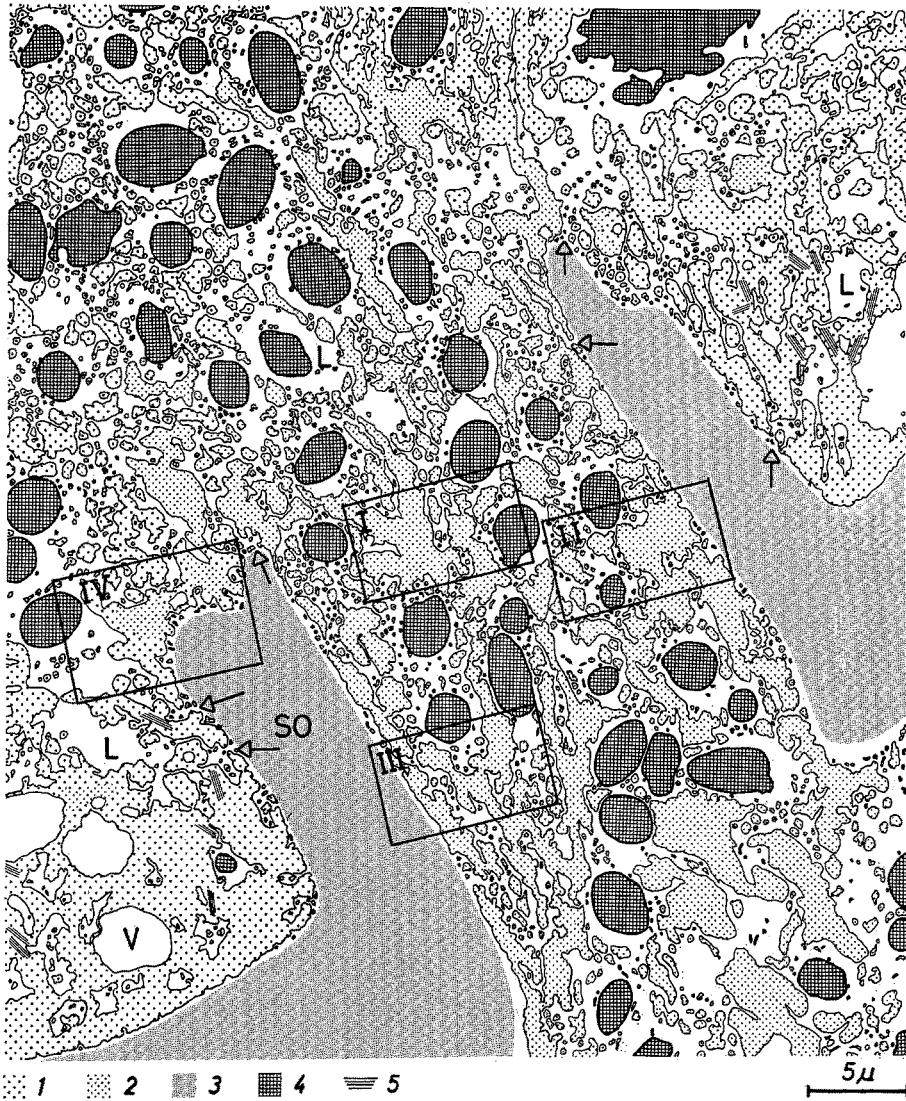


Abb. 10: Die Struktur des Cytoplasmas im Bereich der Schalenöffnung nach einer elektronenmikroskopischen Aufnahme (Ausschnitt III aus Abbildung 2). Das Lakunensystem ist an mehreren Stellen zur Schale hin offen (Pfeile) und hat über die Schalenöffnung direkte Verbindung nach außen, so daß Seewasser eindringen kann. Die charakteristische Verteilung unterschiedlich strukturierter Cytoplasmabezirke im Mündungsraum ist durch verschiedenartige Punktierung verdeutlicht: Die an cytoplasmatischen Membranstrukturen reichen Bezirke sind grob punktiert = 1, die Areale reinen Grundcytoplasmas fein punktiert = 2. 3 = Schale, 4 = Hefezellen und Fremdkörper, 5 = Golgiapparate, L = Lakunen des Hohlraumsystems, SO = Schalenmaterial des „peduncular sheath“, V = Vakuole. Die umrandeten Bezirke I, II, III und IV sind in den Abbildungen 11 und 12 als elektronenmikroskopische Bilder vergrößert wiedergegeben. (2550 : 1)

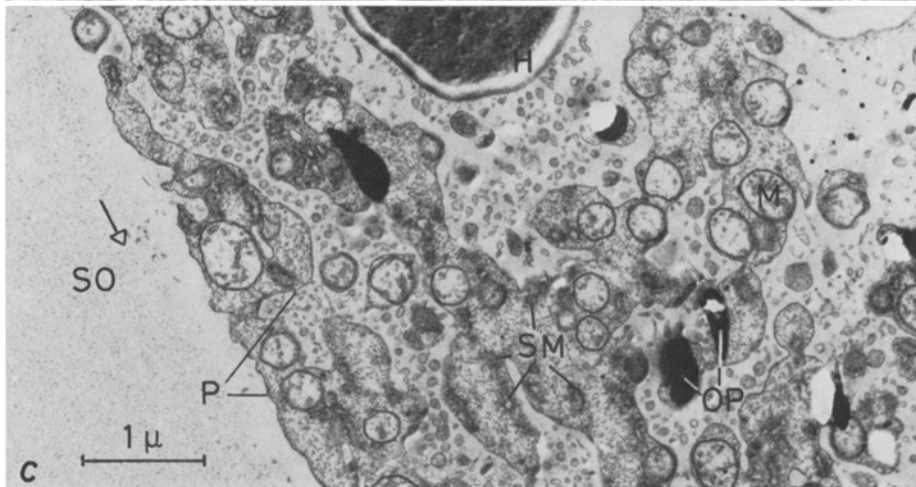
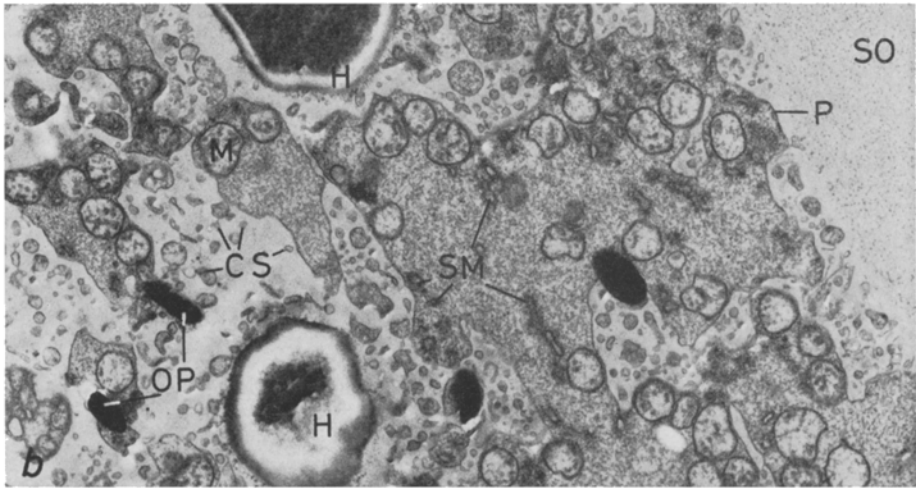
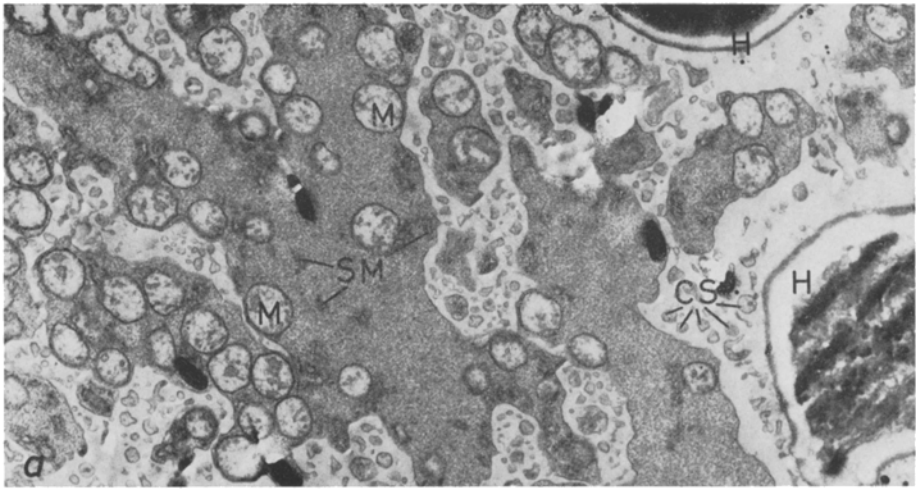
cular sheath“ nicht lückenlos an (Pfeilmarkierungen), wodurch das Hohlraumssystem (weiß) hier zur Schale hin offen ist. Über die Schalenöffnung besitzt das Lakunensystem zahlreiche direkte Verbindungen zum extrazellulären Milieu.

Die mit I, II und III markierten Ausschnitte aus dem Rhizopodienbündel innerhalb der Schalenöffnung sind in Abbildung 11a, b und c als elektronenmikroskopische Aufnahmen vergrößert wiedergegeben. Die Cytoplasmastränge sind mit fädigen Elementen des Grundcytoplasmas in unterschiedlicher Dichte angefüllt, in das zahlreiche Mitochondrien (M) und in geringer Zahl opake Partikel (OP) eingelagert sind. Membranen des ER und Golgiapparate fehlen; statt dessen treten hier zahlreiche längs- und quergetroffene schlauchförmige Membrankomponenten (SM) von ca. 50–100  $m\mu$  Durchmesser und einer maximal mit ca. 250  $m\mu$  gemessenen Länge auf. Diese lassen stellenweise eine reihenweise Längsausrichtung parallel zur Längsachse des „peduncular sheath“ und damit in der Hauptströmungsrichtung des Rhizopodienzytoplasmas (Pfeilrichtung in Abb. 11c) erkennen. In ihrer unmittelbaren Umgebung ist das Grundcytoplasma besonders dicht, so daß die Areale mit zahlreichen schlauchförmigen Membrankomponenten besonders elektronendicht erscheinen. Ursprung und Funktion dieser Membranstrukturen sind nicht bekannt; meines Wissens sind solche Strukturen bei anderen Organismen nicht beschrieben worden.

Auffällig ist die Tatsache, daß die Dichte des Grundcytoplasmas im Rhizopodienbündel im Bereich der Schalenöffnung häufig nach außen hin abnimmt, wie es auf Abbildung 11a, b und c deutlich sichtbar ist.

Bemerkenswert ist die charakteristische Verteilung unterschiedlich strukturierter Cytoplasmabezirke im Mündungsraum, welche in Abbildung 10 in halbschematischer Darstellung wiedergegeben ist (grob punktiert: ER- und Golgikörper-haltige Cytoplasmabereiche; fein punktiert: Grundcytoplasma-reiche Areale). Im Inneren der Schale, nahe der Schalenöffnung, wo die Cytoplasmabereiche B und D (B = Bereich mit netzartig verwobenen, dicht strukturierten Cytoplasmasträngen; D = Grundcytoplasma-reiches Rhizopodienmaterial im Bereich der Schalenöffnung) ineinander übergehen, sind kompakte, an ER und Golgikörpern reiche Cytoplasmabezirke und Areale reinen Grundcytoplasmas stellenweise unmittelbar benachbart. Das ist besonders auffällig in der mit IV markierten Region, die daher in Abbildung 12 als elektronenmikroskopisches Ausschnittbild vergrößert wiedergegeben ist.

Nach Glutaraldehydfixierung zeigen *Allogromia*-Zellen – besonders in den zentralen Cytoplasma-Bereichen B und C – einen schlechten Erhaltungszustand. Auf einen Bildbeleg ist daher verzichtet worden. Es treten nicht selten Quellungen und Zerreißungen der begrenzenden Cytoplasmamembranen auf. In den Lakunen kommen häufig aufgequollene, leere Membranvesikel vor, während man die bei  $OsO_4$ -fixiertem Material beobachteten zahlreichen feinen und feinsten Cytoplasmastränge in viel geringerem Maße findet. Wahrscheinlich haben die *Allogromien*, welche auf das Hinzu-fügen des Glutaraldehydfixierungsmittels noch reagieren, indem sie ihre Rhizopodien vom Boden des Kulturgefäßes lösen, auch innerhalb des Schalenraumes die feineren Cytoplasmastränge zurückgezogen. Das verminderte Vorkommen der feinen Cytoplasmastränge im Innern der Schale glutaraldehydfixierter Zellen ist demnach als Lebendartefakt zu werten. Aus diesem Grunde ist Glutaraldehyd für die Fixierung dieser Foraminifere weniger geeignet.



## Der Zellkern

Die Kerne liegen gewöhnlich im äußeren Drittel des Schalenraumes. Sie kommen je nach Entwicklungsstadium des Individuums in Ein- oder Mehrzahl vor (ARNOLD 1955). Nicht selten zeigen Übersichtsbilder von Ultradünnschichten gleichzeitig die Anschnitte mehrerer Kerne.

Einer der Kerne einer ca.  $175 \times 190 \mu$  großen *Allogromia* ist in Abbildung 13 wiedergegeben, in Abbildung 14a ein Ausschnitt daraus bei stärkerer Vergrößerung. Der Kern liegt, nur von einer dünnen, ca. 50–100  $m\mu$  dicken Cytoplasmasschicht allseitig umgeben, fast isoliert in einer großen „Lichtung“ des Hohlraumsystems. An einigen Stellen (Abb. 13, Pfeile) sind Verbindungen des Cytoplasmasaumes zu größeren Cytoplasmasträngen angedeutet, was auf die zu fordernde Kontinuität dieser Cytoplasmasschicht mit den übrigen Cytoplasmaarealen der Zelle hinweist. Es ist jedoch nicht mit Sicherheit auszuschließen, daß die große Lichtung um den Kern möglicherweise artefiziell vergrößert ist.

Wenn auch in Anbetracht der im Schaleninnern strangförmig vorliegenden Cytoplasmamasse nicht zu erwarten wäre, daß die Kerne in kompakte Cytoplasmaareale eingebettet liegen, so überrascht doch die Tatsache, daß die den Kern unmittelbar umgebende Cytoplasmasschicht so extrem dünn ist. Auch bei Kernen, welche anscheinend in eine größere Cytoplasmamasse eingelagert sind, ist infolge der Vakuolisierung bzw. Lakunisierung des kernnahen Cytoplasmas nur eine schmale Cytoplasmasschicht vorhanden (Abb. 14c).

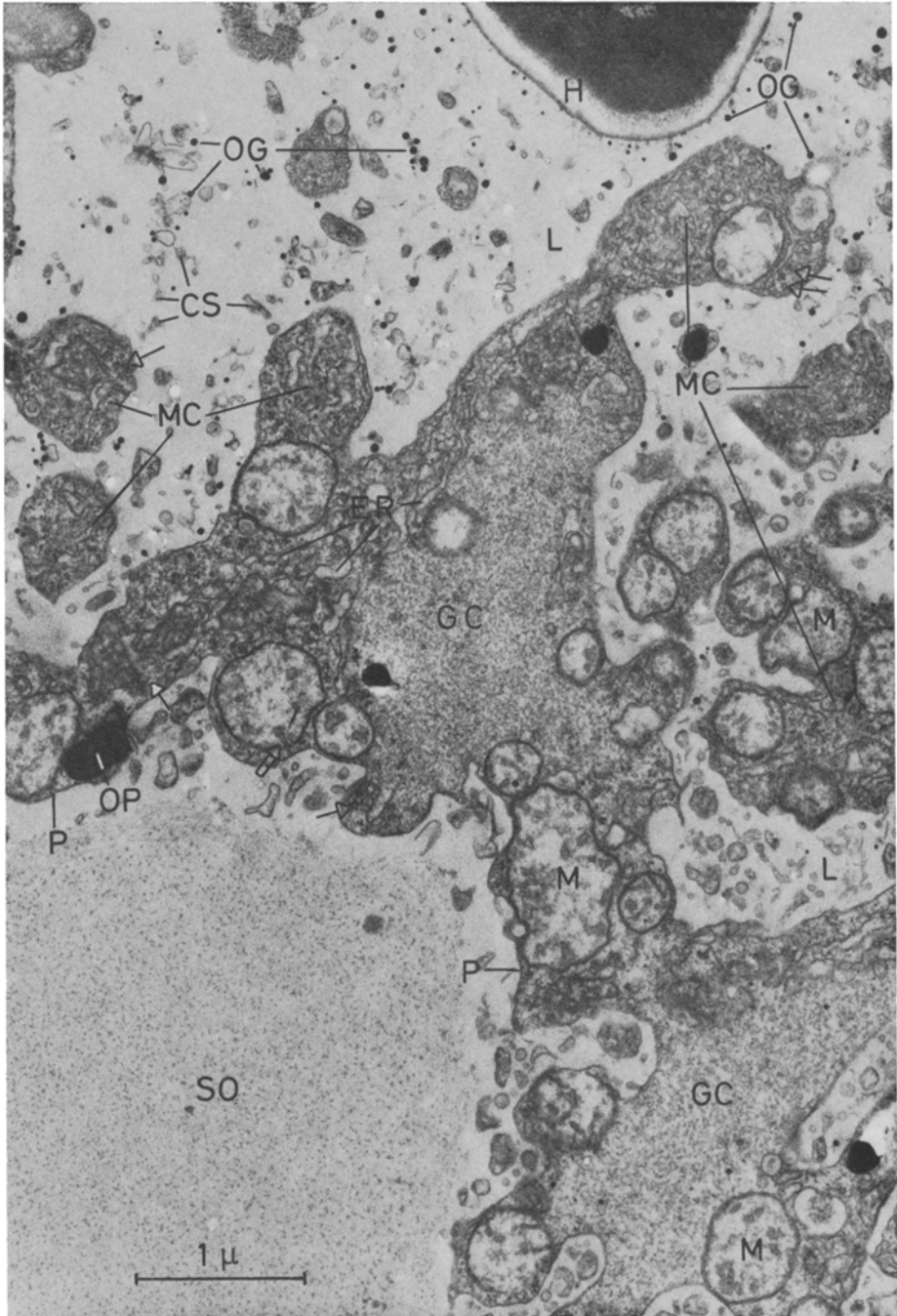
Die Oberfläche des Kernes ist gewöhnlich unregelmäßig und mehr oder weniger amöboid ausgebuchtet. Häufig sind zottige Vorstülpungen vorhanden (Abb. 14b), wie sie von DAHLGREN (1967a, b, c) auch bei *Ovammima opaca* DAHLGREN und weniger stark ausgeprägt bei *Globobulimina turgida* (BAILEY) gefunden und als „nuclear villi“ bezeichnet wurden. Die Kernmembran (KM) weist eine Dicke von ca. 250–400 Å auf. In Abbildung 14b sind tangential angeschnittene Kernporen ( $KP_t$ ) mit einem Durchmesser von ca. 600–800 Å erkennbar. Der Kernmembran liegt innen eine unregelmäßige, ca. 150–400 Å breite elektronendichte Schicht (IS) an, ähnlich wie sie bei *Ovammima opaca* (DAHLGREN 1967a) vorkommt.

Ins Karyoplasma (Ka) sind rundliche bis eiförmige Areale (N) von stärkerem Elektronenkontrast in kranzförmiger Anordnung eingelagert und stellenweise besonders zahlreich vorhanden (Abb. 13). Es handelt sich dabei offenbar um die bei Foraminiferen zahlreich vorkommenden Nukleolen, die von HOFKER als „Endosomen“ bezeichnet wurden (LE CALVEZ 1953). Dazwischen liegen kleinere kontrastreiche Strukturen, die möglicherweise DNS darstellen. Innerhalb des Nukleolenkranzes weist

---

Abb. 11: Feinstruktur des Rhizopodiencytoplasmas aus dem Bereich der Schalenöffnung (Cytoplasmabereich D). *a*, *b* und *c* geben die in Abbildung 10 mit I, II, III gekennzeichneten Ausschnitte wieder. Das Rhizopodienmaterial weist reines Grundcytoplasma auf, in das einige opake Partikel (OP) und zahlreiche Mitochondrien (M) und schlauchförmige Membranstrukturen (SM) eingelagert sind. Der Pfeil zeigt den Verlauf des Stranges und die Strömungsrichtung des Cytoplasmas von innen nach außen an. Die Dichte des Cytoplasmas nimmt nach distal ab. CS = feine Cytoplasmastränge, H = Hefezelle, P = Plasmalemm, SO = Schalenmaterial des „peduncular sheath“ (ARNOLD 1948). ( $OsO_4$ -Fixierung; 15 600 : 1)





das Karyoplasma gewöhnlich eine losere Struktur als in dem Bereich zwischen Nukleolen und Kernmembran auf.

Die Nukleolen zeigen jedoch nicht immer diese kranzförmige Anordnung. Sie liegen in manchen Schnittbildern auch unregelmäßig im Karyoplasma verstreut. Bemerkenswerterweise ist das Karyoplasma in diesen Fällen im ganzen Kernbereich von gleichmäßiger Dichte.

Diese Beobachtungen lassen sich erklären durch eine hohlkugelförmige Anordnung der Nukleolen, innerhalb derer das Karyoplasma lockerer strukturiert ist. Der in Abbildung 13 dargestellte Kerndünnschnitt könnte dann als Medianschnitt gedeutet werden.

### *Die Schale*

Die durchscheinende, ca. 2–5  $\mu$  dicke Schale ist nicht starr, sondern flexibel und formveränderlich; sie kann bei Aufnahme von Nahrungsorganismen deformiert werden, so daß selbst Nahrungspartikel, die größer sind als der Schalendurchmesser, in das Gehäuse hineingenommen werden können.

Die Hüllsubstanz ist organischer Natur; doch ist die chemische Zusammensetzung nicht untersucht, was allgemein für die chitinigen und pseudochitinigen Foraminiferenschalen gilt (DOFLEIN & REICHENOW 1953, LE CALVEZ 1953, ARNOLD 1955). Die Schale reagiert in Färbeversuchen positiv mit Alcianblau, einem spezifischen Nachweismittel saurer Mucopolysaccharide. Sie besteht somit zumindest teilweise aus sauren Mucopolysacchariden. Der elektronenmikroskopische Flußsäurenachweis auf Silicium (STOCKEM 1966) erbrachte ein negatives Ergebnis.

Die elektronenoptischen Untersuchungen haben ergeben, daß die Schale, welche beim Schneidevorgang nicht stört, aus filamentartigen Elementen besteht, die in eine Kittsubstanz eingelagert sind. Tangentialschnitte (Abb. 15) lassen diese filamentartigen Strukturen (F) deutlich im Längs- und Querschnitt ( $F_1$  und  $F_0$ ) erkennen. Die fädigen Elemente sind stellenweise parallel zueinander geordnet und weisen manchmal eine Ausrichtung auf, die sich schichtweise ändern kann. In Querschnitten (Abb. 3, 4, 11 und 12) hingegen erscheint die Schale (S, SO) mehr oder weniger homogen punktiert; die filamentartigen Strukturen sind hier offensichtlich meist quer getroffen, seltener längs angeschnitten. Die fädigen Strukturelemente müssen folglich weitgehend parallel zur Oberfläche des Zell-Leibes angeordnet, also tangential und nicht radial ausgerichtet sein, so daß sie in Tangentialschnitten mehr in Erscheinung treten als in Querschnitten.

Im Außenbereich der Schale ist die Körnung gröber; fädige Strukturen sind hier nicht zu erkennen (Abb. 15). Bemerkenswert sind die unregelmäßig geformte Ober-

---

Abb. 12: Ausschnitt aus dem Bereich der Schalenöffnung im Übergangsbereich B/D (Ausschnitt IV aus Abbildung 10). Areale reinen Grundcytoplasmas, wie sie für Cytoplasma-bereich D charakteristisch sind, grenzen unmittelbar an die ER-haltigen Cytoplasmabezirke des Bereichs B. Die Pfeile weisen auf Polysomen, der Doppelpfeil auf die Verbindung eines mitochondrialen Tubulus mit der inneren Mitochondrienmembran. CS = feine Cytoplasmastränge, ER = endoplasmatisches Retikulum, H = Hefezelle, L = Lakunen des Hohlraumsystems, M = Mitochondrium, OG = osmiophile Granula, OP = opake Partikel, P = Plasmalemm, SO = Schalenmaterial des „peduncular sheath“. (OsO<sub>4</sub>-Fixierung; 22 500 : 1)

fläche der Schale sowie die mehr oder weniger häufige Einlagerung von Bakterien (B), vornehmlich in die äußeren Bereiche der Hüllsubstanz.

Schalensporen, wie sie bei den perforaten Foraminiferen vorkommen (DOFLEIN & REICHENOW 1953, GRELL 1956) und auch auf Grund elektronenmikroskopischer Untersuchungen bei verschiedenen Sand- und Kalkschalern (JAHN 1953) sowie bei *Gromia oviformis*, einer den Allogromien nahe verwandten Form aus der Unterklasse der *Filosia Leidy* (HEDLEY & BERTAUD 1962) beschrieben sind, konnten bei *A. laticollaris* nie beobachtet werden. Die Rhizopodien werden nur durch die Schalenöffnung nach außen gesandt.

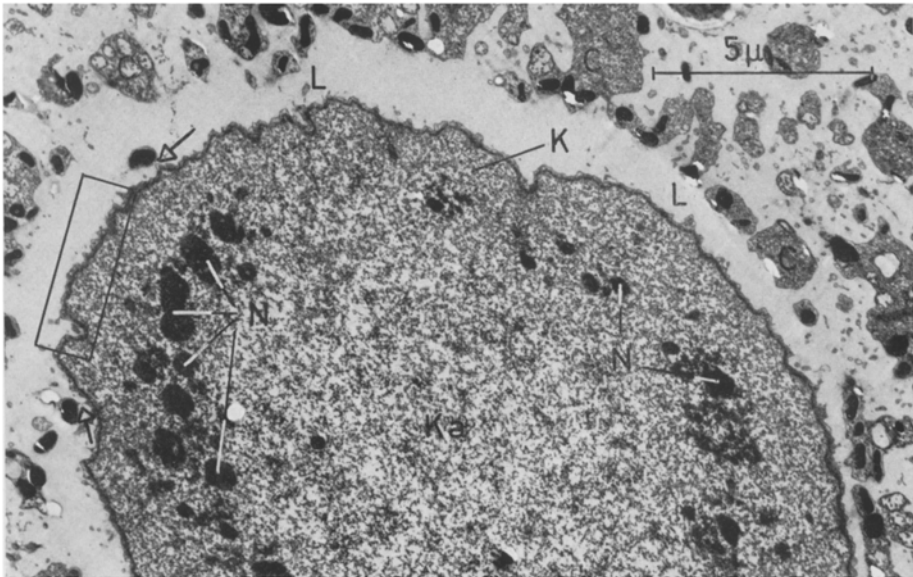


Abb. 13: Querschnitt durch den Zellkern (K) einer mehrkernigen, ca.  $175 \times 190 \mu$  großen *A. laticollaris*. Der Zellkern liegt, nur von einer dünnen Cytoplasmaschicht gesäumt, fast isoliert in einer großen Lakune (L) des Hohlraumsystems. Die Pfeile deuten auf Verbindungsstellen dieses Cytoplasmasaumes mit größeren Cytoplasmasträngen hin. Der umrandete Ausschnitt ist in Abbildung 14a vergrößert wiedergegeben. C = Cytoplasmastränge, Ka = Karyoplasma, N = Nukleolen. (OsO<sub>4</sub>-Fixierung; 5700 : 1)

### Zellen mit eingezogenen Rhizopodien

Zellen, welche durch Kälteeinwirkung zum Einziehen ihres rhizopodialen Netzwerks veranlaßt wurden, haben das gesamte durch die Schalenöffnung ausgesandte Cytoplasmamaterial in den Schalenraum zurückgeholt; äußeres Schalenplasma ist nicht mehr vorhanden.

Das Cytoplasma im Innern der Schale einer Zelle nach Einziehen der Rhizopodien ist in Abbildung 16 wiedergegeben. Es weist auch hier – ebenso wie bei Zellen mit ausgestreckten Rhizopodien – einen lakunären Strukturaspect auf; doch fehlen die über-

aus großräumigen Hohlräume, wie sie bei Zellen mit ausgestreckten Rhizopodien vorkommen (vgl. mit Abb. 4, 5 und besonders Abb. 6). Die Lakunen sind kleinräumiger und verzweigter, die cytoplasmatischen Stege dazwischen oft mächtiger als bei Allo-

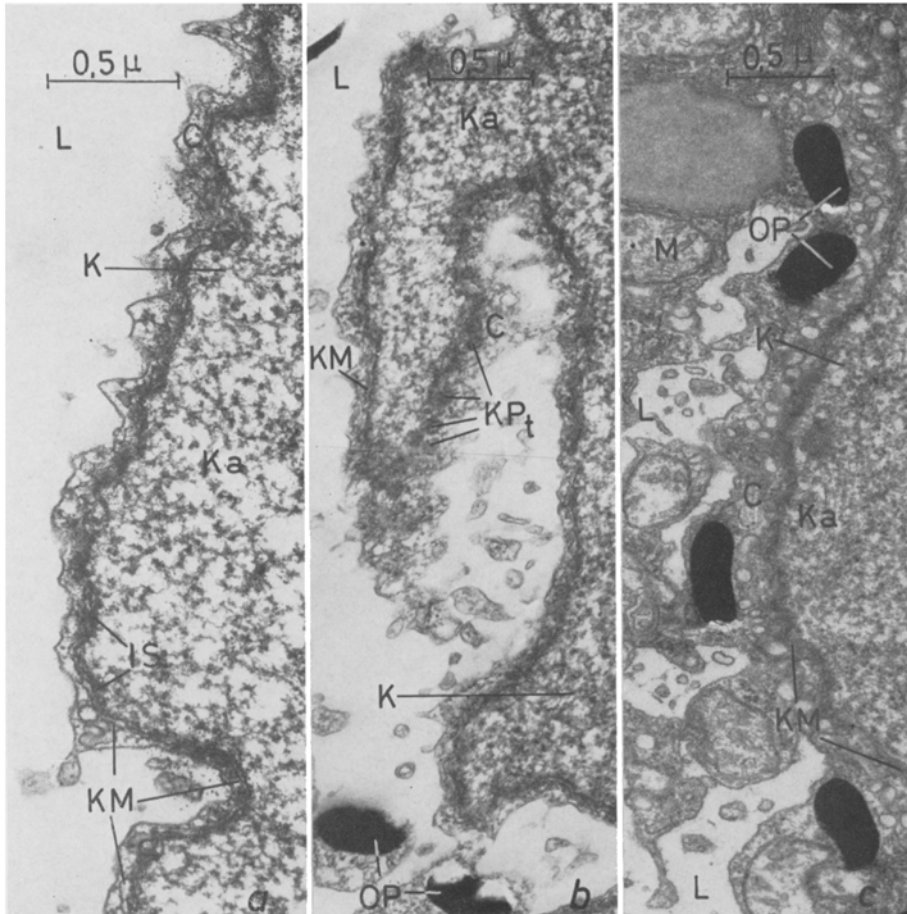


Abb. 14: Kern-Cytoplasma-Kontakt. *a* und *b* Zellen mit ausgestreckten Rhizopodien. *a* Ausschnittvergrößerung aus Abbildung 13. *c* Zelle mit eingezogenen Rhizopodien. Die Lakunisierung bzw. Vakuolisierung des den Zellkern (K) unmittelbar umgebenden Cytoplasmas (C) kann unterschiedlich stark ausgeprägt sein (hier von *a* nach *c* abnehmend). Der Kern ist meist amöboid ausgebuchtet, häufig mit zottigen Vorstülpungen (*b*). IS = der Kernmembran innen anliegende elektronendichte Schicht, Ka = Karyoplasma, KM = Kernmembran, KP<sub>t</sub> = tangential angeschnittene Kernporen, L = Lakune des Hohlraumsystems, M = Mitochondrium, OP = opake Partikel. (OsO<sub>4</sub>-Fixierung; *a* 34 000 : 1, *b* und *c* 27 000 : 1)

gromien mit ausgestreckten Rhizopodien. Cytoplasmastränge mittleren und kleineren Durchmessers sind in den Hohlräumen ziemlich dicht gelagert. Sie sind im Durchschnitt dicker als die feinen Plasmastränge in den weiträumigen Lakunen und weisen häufig eine dichtere Struktur als bei Zellen mit ausgestreckten Rhizopodien auf (vgl. CS in

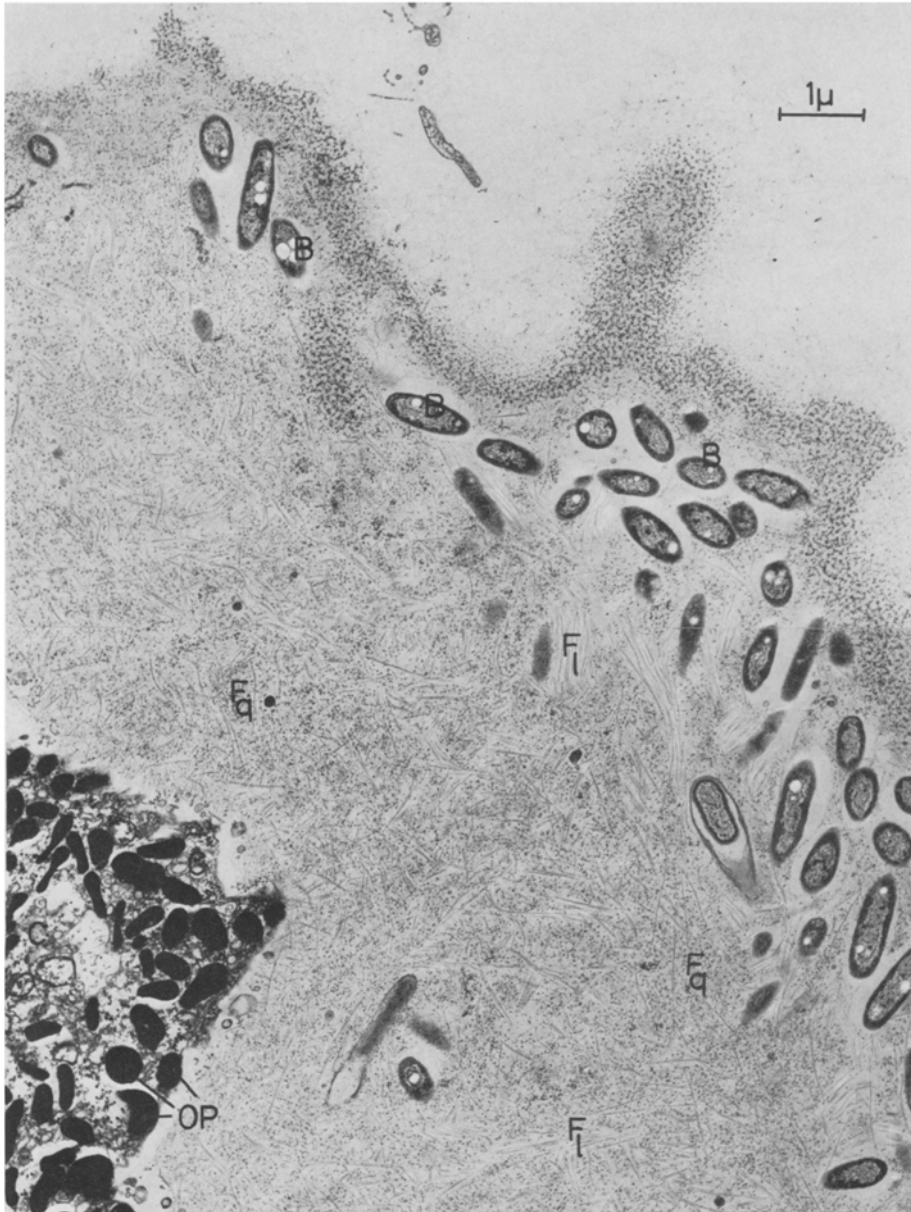


Abb. 15: Tangentialschnitt durch die Schale. Die Schale weist einen Bau aus filamentartigen Strukturelementen, die hier im Längs- und Querschnitt ( $F_l$  und  $F_q$ ) erkennbar sind, auf. B = Bakterienzelle, C = Cytoplasma im Innern der Schale, OP = opake Partikel. ( $OsO_4$ -Fixierung; 10 800 : 1)

Abb. 16 und 6). Leere Schläuche sind seltener. Bei manchen Zellen erscheinen die Lakunen nahezu mit Schnittprofilen von Cytoplasmasträngen ausgefüllt, so daß man die Hohlräume selbst bei mittlerer Vergrößerung nur bei genauer Betrachtung erkennt.

Die in Abbildung 16 dargestellte Cytoplasmaregion entspricht dem in Abbildung 6 wiedergegebenen Cytoplasmabezirk aus dem Bereich B (= Bereich mit dicht strukturierten, netzartig verwobenen Cytoplasmasträngen zwischen Randbereich und zentralem Cytoplasma) einer in etwa gleich großen Zelle mit ausgestreckten Rhizopodien. Es wurden an diesen beiden Ausschnittvergrößerungen vergleichende morphometrische Messungen der Cytoplasmfläche und ihres membranbegrenzten Umfangs durchgeführt. Die Ergebnisse sollen in einer späteren Mitteilung im Zusammenhang mit dem Problem der Membranstapelung ausgewertet werden.

Insgesamt läßt sich feststellen, daß sich der Volumanteil des Lakunensystems nach Einzug der Rhizopodien verringert hat: Auch die der Schale benachbarte, ausgedehnte Cytoplasmachicht ist dicker als bei Individuen mit ausgestreckten Rhizopodien, und es durchziehen netzartig verwobene Cytoplasmastränge in dichtem Geflecht nicht nur den Cytoplasmabereich B, sondern auch den zentralen Bereich des Zell-Leibes, so daß man sich die ganze Zelle wie eine stark durchlöchernde und zerklüftete Cytoplasmamasse vorstellen kann. Es ist auffällig, daß Areale reinen Grundcytoplasmas nach Einziehen der Rhizopodien innerhalb des Schalenraumes in viel stärkerem Maße als bei Zellen mit ausgestreckten Rhizopodien auftreten (vgl. Abb. 16 und 6).

Die der Kälte ausgesetzten Individuen haben nicht nur ihre Rhizopodien einbezogen, sondern der gesamte Protoplast hat sich kontrahiert, so daß er den Schalenraum nicht mehr ausfüllt. Er liegt daher der Hülle außer im Bereich der Schalenöffnung und in der näheren Umgebung derselben meist nicht an. In Schnittbildern ist stellenweise ein nahezu 1  $\mu$  breiter Zwischenraum zwischen Schale und Plasmalemm vorhanden, wie er bei Zellen mit ausgestreckten Rhizopodien nicht anzutreffen ist. Es bleibt allerdings fraglich, ob eine so starke Kontraktion des Protoplasten auch unter natürlichen Lebensbedingungen auftritt.

## DISKUSSION UND DEUTUNG DER BEFUNDE

Wie auf p. 237 ausführlich dargestellt und von WOHLFARTH-BOTTERMANN (1961) bereits vermutet wurde, stellen die Lakunen im Innern der Schale von *A. laticollaris* mit Seewasser gefülltes, extrazelluläres Milieu dar. Sie können in extremen Fällen den weitaus größten Raum innerhalb der Schale einnehmen.

In Anbetracht dieser Ergebnisse ist DAHLGREN'S Interpretation des „exonuclear vacuome“ und des verzweigten, das Cytoplasma zerklüftende „reticular system“ bei *Ovammima opaca* und *Hippocrepinella alba* wahrscheinlich eine Fehldeutung (DAHLGREN 1967a, b, c). Es handelt sich bei diesen Hohlräumen entgegen seiner Annahme nicht um Elemente des ER, sondern (siehe Abb. 3 in DAHLGREN 1967a) um das bei *Allogromia* beobachtete, ausgedehnte Lakunensystem, während das ER, wohl ebenso wie bei *Allogromia*, in den cytoplasmatischen Strängen selbst zu suchen ist.

Durch die starke „Durchlöcherung“ des Cytoplasmas im Schaleninnern und vor allem durch die in den Hohlräumen zahlreich vorhandenen feinen Cytoplasmastränge

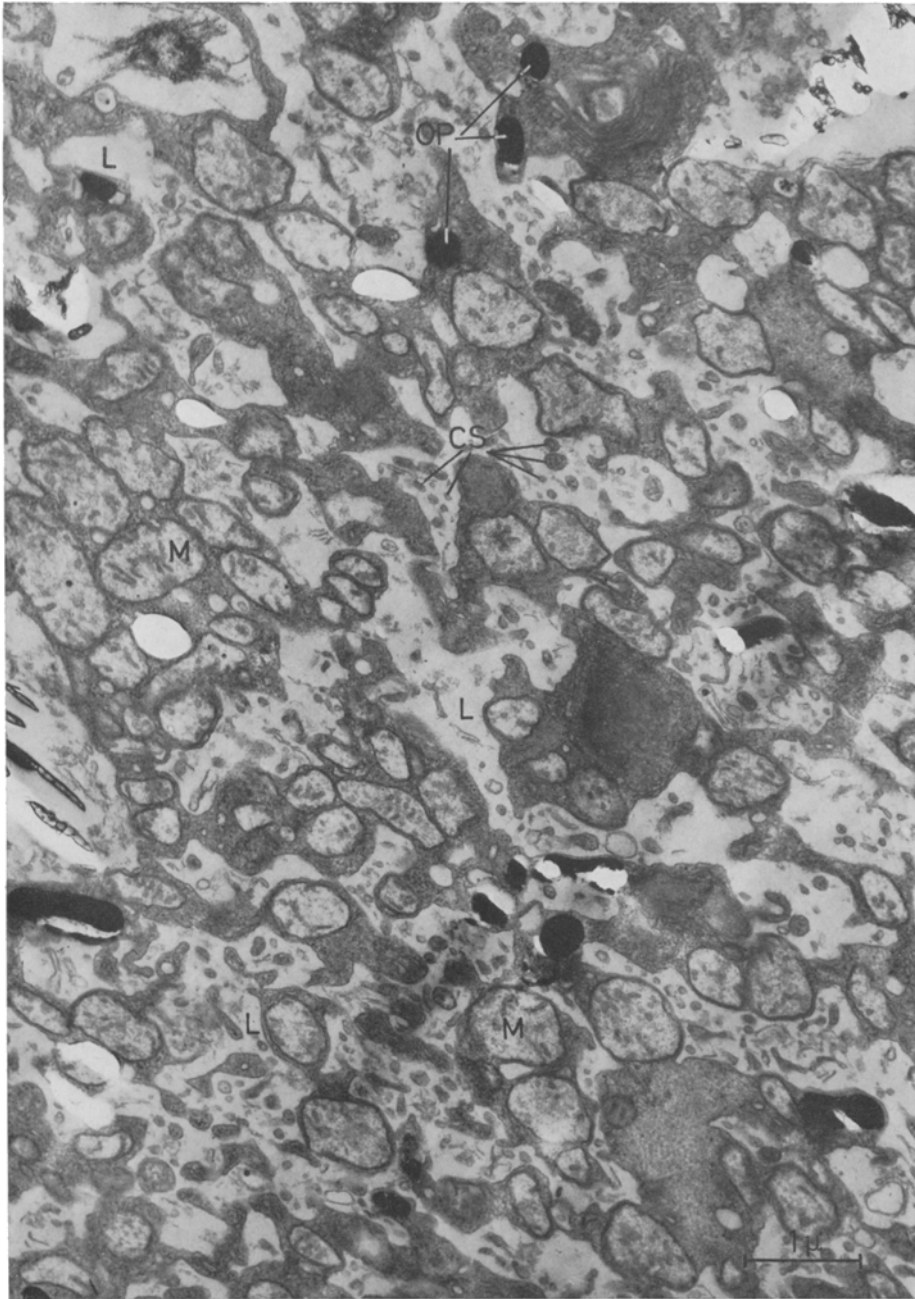


Abb. 16: Feinbau des Cytoplasmas im Innern der Schale einer *A. laticollaris* mit eingezogenen Rhizopodien (Bereich B; vgl. Abb. 6). Das Cytoplasma ist ebenso wie bei Zellen mit ausgestreckten Rhizopodien durch ein reich verzweigtes Extracellulärsystem zerklüftet, doch sind die Lakunen (L) kleinräumiger und von zahlreichen kleinen und feinsten Cytoplasmasträngen (CS) dicht durchzogen. M = Mitochondrium, OP = opake Partikel. (OsO<sub>4</sub>-Fixierung; 15 000 : 1)



wird eine extreme Oberflächenvergrößerung erreicht. Diese ist ohne Zweifel von großer Bedeutung für den Stofftransport im Rahmen des Atmungsstoffwechsels, der sich innerhalb des Schalenraumes an den Grenzflächen zwischen Cytoplasma und Seewasser vollziehen kann und in Anbetracht der Beschalung der Zelle nicht nur mit Hilfe des Rhizopodiencytoplasmas ausgeführt werden muß. Auf die Bedeutung dieser inneren Oberfläche für die Verdauung wird an anderer Stelle ausführlich eingegangen.

Daneben stellt das Lakunensystem, wie von WOHLFARTH-BOTTERMANN (1961) bereits vermutet wurde, ein Platzreservoir für das ausgesandte Rhizopodienmaterial dar. Dieses wird, wie vergleichende elektronenmikroskopische Untersuchungen an Zellen mit ausgestreckten und eingezogenen Rhizopodien aufzeigen (vgl. Abb. 6 und 16), beim Einziehen nicht mit dem Cytoplasma in der Schale zu einer einheitlichen, kompakten Cytoplasmamasse verschmolzen, sondern in Form von Strängen in den Hohlräumen „gespeichert“. Ausstrecken und Einziehen der Rhizopodien können somit, da auch das Rhizopodiencytoplasma strangförmig vorliegt (WOHLFARTH-BOTTERMANN 1961, LENGSELD 1969a) ohne wesentliche Strukturveränderung erfolgen und daher sehr schnell vor sich gehen, wie es besonders eindrucksvoll bei der Neubildung abgetrennter Rhizopodien zu beobachten ist.

Von besonderem Interesse ist der Befund, daß *A. laticollaris* im Schalenraum Cytoplasmabereiche mit unterschiedlichem Feinbau (Bereiche A, B, C, D; vgl. pp 239 bis 247 und Abb. 2) aufweist.

Die beobachtete räumliche Trennung unterschiedlich strukturierten Cytoplasmamaterials in der Zelle deutet darauf hin, daß gewisse Funktionen und Arbeitsleistungen an bestimmte Gebiete des Protoplasten gebunden sind oder vorwiegend dort ablaufen. Dabei wird den an ER, Ribosomen, Golgiapparaten und Mitochondrien reichen, netzartig verwobenen Strängen des Cytoplasmabereichs B und z. T. auch dem Randbereich A eine besondere Rolle bei Eiweißsynthese und Stoffwechsel zufallen.

Welche Aufgabe dagegen die locker strukturierten, an osmiophilen Granula reichen cytoplasmatischen Stränge des zentralen Bereichs C zu erfüllen haben, kann hier nur vermutet werden. Da das Grundcytoplasma des Bereichs C um so aufgelockerter erscheint, je mehr osmiophile Granula auftreten, liegt es nahe, einen funktionellen Zusammenhang zu vermuten. Es besteht die Möglichkeit, daß es sich bei diesen Granula um spezifische Osmiumniederschläge handelt, die im Zusammenhang mit dem Substratabbau stehen.

Die charakteristische Verteilung von Cytoplasmabereichen unterschiedlicher Strukturierung in der Nähe der Schalenöffnung (vgl. Abb. 10) und besonders das Vorkommen reinen Grundcytoplasmas im Schalenraum nahe der Mündung und im Rhizopodienbündel innerhalb des „peduncular sheath“ deuten auf die besondere Rolle des Grundcytoplasmas beim Ausstrecken und Einziehen der Rhizopodien hin.

Eine Unterscheidung zwischen endo- und ektoplasmatischen Bereichen, wie sie bei Amöben (WOHLFARTH-BOTTERMANN 1964, SCHÄFER-DANNEEL 1967) möglich ist, kann bei *A. laticollaris* nicht durchgeführt werden, da auch die vorwiegend Grundcytoplasma enthaltenden Cytoplasmastränge Mitochondrien, opake Partikel und schlauchförmige Membranstrukturen aufweisen.

Die bei *A. laticollaris* beobachtete Tendenz, den Zellkern nur mit einer extrem dünnen Cytoplasmachicht zu umgeben, zeigen übereinstimmend auch *Ovammina*



*opaca* und *Hippocrepinella alba*, wie ein Vergleich der Abbildungen 13 und 14 mit den elektronenmikroskopischen Abbildungen von DAHLGREN (1967a und b) zeigt. Es ist bemerkenswert, daß die bei *Ovammima opaca* und *Hippocrepinella alba* unterschiedlich ausgebildeten Typen des „exonuclear vacuome“ (d. h. der den Kern unmittelbar umgebenden Hohlräume) auch bei *A. laticollaris* verwirklicht sind, und zwar durch unterschiedlich starke Vakuolisierung bzw. Lakunisierung des den Kern umgebenden Cytoplasmas. Darüber hinaus gibt es bei *A. laticollaris* Übergänge zwischen beiden Erscheinungsbildern (Abb. 14). Es scheint also ein Charakteristikum der Foraminiferen zu sein, daß die Zellkerne oft nur von einer dünnen Cytoplasmaschicht gesäumt werden.

Mitochondrien sind in allen Bereichen des Protoplasten zahlreich vorhanden. Im Gegensatz zu den Befunden HEDLEYS (1964) an *Gromia oviformis* stehen die Tubuli mitochondriales mit der inneren Mitochondrienmembran in Verbindung (Abb. 12, Doppelpfeil).

Nach WOHLFARTH-BOTTERMANN (1961) sind die in sämtlichen Zellen reichlich vorkommenden opaken Partikel wahrscheinlich die bei allen Foraminiferen lichtmikroskopisch beobachteten pigmentierten Cytoplasmaeinschlüsse unterschiedlicher Färbung, welche von LE CALVEZ (1953) als „Xanthosomen“ bezeichnet worden sind und als Exkretprodukte des Stoffwechsels gedeutet werden. Nach LE CALVEZ sollen Exkretprodukte und Pigmente im Zusammenhang mit dem Vermehrungsprozeß, besonders der Gamogonie, im Zuge einer Reinigung des Cytoplasmas weitgehend ausgeschieden werden. Da eine Ausstoßung der opaken Partikel auch in Vermehrungsstadien nicht beobachtet werden konnte, erscheint es zweifelhaft, ob es sich hierbei um die als „Xanthosomen“ bezeichneten Stoffwechselabfallprodukte handelt. Die Tatsache, daß sie ebenso wie andere Pigmentkörner, etwa die schillernden Melaninkörner des Glanzstars (DURRER & VILLIGER 1967) oder die Melaninkörnchen bei *Xenopus*-Larven (GARTZ, unveröffentlicht), von einer Membran umgeben sind (Abb. 8, OP) und ihnen im elektronenmikroskopischen Bild ähneln, scheint dafür zu sprechen, daß es sich bei den opaken Partikeln um die Pigmentträger, welche für die Orangefärbung des Cytoplasmas von *A. laticollaris* verantwortlich sind, handelt. Pigmente können im Cytoplasma zwar auch in Lipoidtropfen gelöst vorliegen, doch darf auf Grund des unregelmäßigen Vorkommens und selbst Fehlens von lipoidhaltigen Vakuolen in verschiedenen Zellen angenommen werden, daß gelöste Farbstoffe nicht die typische Cytoplasmafärbung dieser *Allogromia* verursachen.

Nach LE CALVEZ (1953) soll die Schale bei den meisten Foraminiferenarten als „Innenskelett“ vorliegen. Dies konnte jedoch für *A. laticollaris* nicht bestätigt werden, da hier das Schalenplasma nicht gleichmäßig die ganze Hülle umgibt und auch nur temporär – nämlich bei ausgestreckten Rhizopodien – vorhanden ist.

## ZUSAMMENFASSUNG

1. Das Cytoplasma im Innern der Schale der monothalamen Foraminifere *Allogromia laticollaris* ist durch ein zusammenhängendes, die ganze Zelle durchziehendes Lakunensystem aufgelockert und zerklüftet. Dieses System steht über die Schalen-

öffnung mit dem Außenmedium (Seewasser) in Verbindung und wird zum Cytoplasma hin durch das Plasmalemm abgegrenzt; es ist somit extrazelluläres Gebiet. In extremen Fällen kann bei Zellen mit ausgestreckten Rhizopodien der größte Raum innerhalb der Schale mit Seewasser gefüllt sein. Die Zerklüftung des Cytoplasmas setzt sich im sublichtmikroskopischen Größenbereich weiter fort: Zahlreiche feine, zusammenhängende Cytoplasmastränge, z. T. mit einem Durchmesser von nur ca. 20  $m\mu$ , durchziehen diese Seewasser-Lakunen. Dadurch wird eine extreme Oberflächenvergrößerung des Protoplasten innerhalb der Schale erreicht.

2. Das Lakunensystem ist daher sicher von Bedeutung für Austauschvorgänge (Atmung, Verdauung), die sich an dieser inneren Oberfläche vollziehen können. Daneben dient es als Platzreservoir für das Rhizopodienmaterial, welches beim Einziehen der Rhizopodien nicht mit dem Cytoplasma im Schalenraum zu einer kompakten Masse verschmolzen, sondern in Form von Strängen gestapelt wird.
3. Da das Cytoplasma sowohl im Schalenraum als auch in den Rhizopodien immer in lakunierter, strangförmiger Form vorliegt, können Ausstrecken und Einziehen der Rhizopodien ohne wesentliche Strukturveränderung des Cytoplasmas erfolgen und deshalb sehr schnell vor sich gehen.
4. Innerhalb des Schalenraumes weist *A. laticollaris* vier unterschiedlich strukturierte Cytoplasmabereiche auf, die bei Zellen mit ausgestreckten Rhizopodien auch durch die quantitativ verschieden starke Ausbildung der Lakunen charakterisiert sind. Der Zellkern wird von einer extrem dünnen Cytoplasmaschicht gesäumt und liegt häufig fast isoliert in einer großen Lichtung des Hohlraumsystems.
5. Die durchscheinende, flexible Schale ist aus filamentförmigen Strukturelementen aufgebaut, welche in eine Kittsubstanz eingelagert sind. Sie besteht zumindest teilweise aus sauren Mucopolysacchariden.

*Danksagung:* Herrn Prof. Dr. K. E. WOHLFARTH-BOTTERMANN danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für ihre Betreuung und Förderung. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft unterstützte die Untersuchungen durch eine Sachbeihilfe.

#### ZITIERTE LITERATUR

- ALLEN, R. D., 1964. Cytoplasmic streaming and locomotion in marine Foraminifera. In: Primitive motile systems in cell biology. Ed. by R. D. Allen & N. Kamiya. Academic Press, New York, 407-432.
- ARNOLD, Z. M., 1948. A new foraminiferan belonging to the genus *Allogromia*. *Trans. Am. microsc. Soc.* **67**, 231-235.
- 1953a. Paleontology and the study of variation in living Foraminifera. *Contr. Cushman Fdn foramin. Res.* **4**, 24-26.
- 1953b. An introduction to the study of movement and dispersal in *Allogromia laticollaris* ARNOLD. *Contr. Cushman Fdn foramin. Res.* **4**, 15-21.
- 1954a. Culture methods in the study of living Foraminifera. *J. Paleont.* **28**, 404-416.
- 1954b. Variation and isomorphism in *Allogromia laticollaris*: A clue to foraminiferal evolution. *Contr. Cushman Fdn foramin. Res.* **5**, 78-87.
- 1955. Life history and cytology of the foraminiferan *Allogromia laticollaris*. *Univ. Calif. Publs Zool.* **61**, 167-252.

- DAHLGREN, L., 1967a. On the ultrastructure of the gamontic nucleus and the adjacent cytoplasm of the monothalamous foraminifer *Ovammmina opaca* DAHLGREN. *Zool. Bidr. Upps.* **37**, 77–112.
- 1967b. On the nuclear distribution of RNA and DNA and on the ultrastructure of nuclei and adjacent cytoplasm of the foraminifers *Hippocrepinella alba* HERON-ALLEN and EARLAND and *Globobulimina turgida* (BAILEY). *Zool. Bidr. Upps.* **37**, 113–138.
- 1967c. On the nuclear distribution of RNA and DNA and on the ultrastructure of nuclei and adjacent cytoplasm of the foraminifers *Ovammmina opaca* DAHLGREN, *Hippocrepinella alba* HERON-ALLEN and EARLAND, and *Globobulimina turgida* (BAILEY). *Abstr. Upps. Diss. Sci.* **97**.
- DOFLEIN, F. & REICHENOW, E., 1953. Lehrbuch der Protozoenkunde. 6. Aufl. G. Fischer, Jena, T. **1.2**, 1–1213.
- DURRER, H. & VILLIGER, W., 1967. Bildung der Schillerstruktur beim Glanzstar. Elektronenmikroskopische Untersuchungen der Entstehung gasgefüllter Melaninkörner. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* **81**, 445–456.
- FREUDENTHAL, H. D. & LEE, J. J., 1963. Preliminary observations on the culture requirements of planctonic Foraminifera. *J. Protozool.* **10** (Suppl.), 12–13.
- GONZALES, F. & KARNOVSKY, M. J., 1961. Electron microscopy of osteoclasts in healing fractures of rat bone. *J. biophys. biochem. Cytol.* **9**, 299–316.
- GRELL, K. G., 1956. Protozoologie. Springer, Berlin, 284 pp.
- 1957. Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen. I. *Rotaliella roscoffensis*. *Arch. Protistenk.* **102**, 155–164.
- 1958a. Untersuchungen ... II. *Rubratella intermedia*. *Arch. Protistenk.* **102**, 291–308.
- 1958b. Untersuchungen ... III. *Glabratella sulcata*. *Arch. Protistenk.* **102**, 449–472.
- 1965. Sexual reproduction in Foraminifera. *Int. Congr. Protozool.* **2** (London 1965). Also in: *Excerpta med. int. Congr. Ser.* **91**.
- HEDLEY, R. H., 1964. The biology of Foraminifera. *Int. Rev. gen. exp. Zool.* **1**, 1–45.
- & BERTAUD, W. S., 1962. Electron microscopic observations of *Gromia oviformis* (Sarcodina). *J. Protozool.* **9**, 79–87.
- HONIGBERG, B. M., BALAMUTH, W., BOVEE, E. C., CORLISS, J. O., GOJDIĆ, M., HALL, R. P., KUDO, R. R., LEVINE, N. D., LOEBLICH, jr., A. R., WEISER, J. & WENRICH, D. H., 1964. A revised classification of the phylum Protozoa. *J. Protozool.* **11**, 7–20.
- JAHN, B., 1953. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Foraminiferenschalen. *Z. wiss. Mikrosk.* **61**, 294–297.
- JAHN, T. L. & RINALDI, R. A., 1959. Protoplasmic movement in the foraminiferan, *Allogromia laticollaris*; and a theory of its mechanism. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **117**, 100–118.
- LE CALVEZ, J., 1950. Recherches sur les Foraminifères. II. Place de la méiose et sexualité. *Archs Zool. exp. gén.* **87**, 211–244.
- 1953. Ordre des Foraminifères (Foraminifera d'Orbigny 1826). In: *Traité de zoologie*. Ed. par. P. P. Grassé. Masson & Cie., Paris, **1** (2), 149–265.
- LEE, J. J., MCENERY, M., PIERCE, S., FREUDENTHAL, H. D. & MULLER, W. A., 1966. Tracer experiments in feeding littoral Foraminifera. *J. Protozool.* **13**, 659–670.
- & PIERCE, S., 1963. Growth and physiology of Foraminifera in the laboratory. Pt 4. Monoxenic culture of an allogromiid with notes on its morphology. *J. Protozool.* **10**, 404–411.
- PIERCE, S., FREUDENTHAL, H. D., TENTCHOFF, M. & MULLER, W. A., 1962. Studies on in vitro growth of Foraminifera. III. *J. Protozool.* **9** (Suppl.), 16–17.
- LENGSELD, A. M., 1969a. Zum Feinbau der Foraminifere *Allogromia laticollaris*. II. Mitt. Ausgestreckte und durch Abreißen isolierte Rhizopodien. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **19**, 262–283.
- 1969b. Nahrungsaufnahme und Verdauung bei der Foraminifere *Allogromia laticollaris*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **19** (im Druck).
- LUFT, J. H., 1956. Permanganate – a new fixative for electron microscopy. *J. biophys. biochem. Cytol.* **2**, 799–801.

- PEACHEY, L. D., 1962. Accumulation of divalent ions in mitochondrial granules of intact cells. In: Proceedings of the 5th International Congress for Electron Microscopy. Ed. by S. S. Breese. Academic Press, New York, 2, 1-3.
- REIMER, L., 1967. Elektronenmikroskopische Untersuchungs- und Präparationsmethoden. Springer, Berlin, 598 pp.
- RINALDI, R. A. & JAHN, T. L., 1964. Shadowgraphs of protoplasmic movement in *Allogromia laticollaris* and a correlation of this movement to striated muscle contraction. *Protoplasma* **58**, 369-390.
- RYTER, A. & KELLENBERGER, E., 1958. L'inclusion au polyester pour l'ultramicrotomie. *J. Ultrastruct. Res.* **2**, 200-214.
- SABATINI, D. D., BENSCH, K. & BARNETT, R. J., 1963. Cytochemistry and electron microscopy. The preservation of cellular ultrastructure and enzymatic activity by aldehyde fixation. *J. Cell Biol.* **17**, 19-58.
- SCHÄFER-DANNEEL, S., 1967. Strukturelle und funktionelle Voraussetzungen für die Bewegung von *Amoeba proteus*. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* **78**, 441-462.
- STOCKEM, W., 1966. Pinocytose und Bewegung von Amöben. I. Mitt. Die Reaktion von *Amoeba proteus* auf verschiedene Markierungssubstanzen. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* **74**, 372-400.
- VENABLE, J. H. & COGGESHALL, R., 1965. A simplified lead citrate stain for use in electron microscopy. *J. Cell Biol.* **25**, 407-408.
- WEISS, J. M., 1955. Mitochondrial changes induced by potassium and sodium in the duodenal absorptive cell as studied with the electron microscope. *J. exp. Med.* **102**, 783-788.
- WOHLFARTH-BOTTERMANN, K. E., 1957. Die Kontrastierung tierischer Zellen und Gewebe im Rahmen ihrer elektronenmikroskopischen Untersuchung an ultradünnen Schnitten. *Naturwissenschaften* **44**, 287-288.
- 1960. Protistenstudien X. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Amöbe *Hyalodiscus simplex* n. sp. *Protoplasma* **52**, 58-107.
- 1961. Cytologische Studien VIII. Zum Mechanismus der Cytoplasmaströmung in dünnen Fäden. *Protoplasma* **54**, 1-26.
- 1964. Cell structures and their significance for ameboid movement. *Int. Rev. Cytol.* **16**, 61-131.
- YAMAMOTO, T., 1963. On the thickness of the unit membrane. *J. Cell Biol.* **17**, 413-421.

Anschrift der Autorin: Dr. A. M. LENGSELD  
Max-Planck-Institut für medizinische Forschung  
Abteilung Physiologie  
69 Heidelberg  
Jahnstraße 29