

## Zum Feinbau der Foraminifere *Allogromia laticollaris*

### II. Mitteilung: Ausgestreckte und durch Abreißen isolierte Rhizopodien<sup>1</sup>

A. M. LENGSELD

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

**ABSTRACT:** On the fine structure of the foraminifer *Allogromia laticollaris*. II. Contribution: Extended and by disrapture isolated rhizopodia. The thread-like pseudopodia ("reticulopodia") of the monothalamous foraminifer *Allogromia laticollaris* are not compact cytoplasmatic strands. They consist to a large extent of a cytoplasmatic network representing numerous branchings and anastomosing sub-strands of sub-light microscopical size. These sub-strands are, to a large degree, polarly directed, but generally not arranged in parallel bundles; they diverge and converge in constant change. They often seem to resemble not so much an even thread, but rather the spawn-cord of a frog. In addition to these "composite" reticulopodia, there are also "uniform" ones consisting of a single cytoplasmatic strand, which is uninterruptedly surrounded by the cell-membrane. Yet, the latter often show numerous small, irregular vacuolar structures ("lacunes") within the strand. Thus, a splintering of the cytoplasm into smaller areas is attained within these "uniform" reticulopodia by "lacunization", similar to the "composite" reticulopodia which are split into separate sub-strands. According to these morphological findings it is therefore not impossible to interpret the two-directional cytoplasmatic streaming in the lacunized "uniform" reticulopodia as well as in the "composite" ones on the basis of a "one-way street" concept. Uniting numerous sub-strands of a "composite" reticulopodium to a "uniform" one, flowing together of experimentally isolated pseudopodia into "drops", or withdrawal of reticulopodia into the shell generally do not lead to compact cytoplasmatic masses; the reticulopodia-material is rather stored in "lacunized" form; thereby, a great cell-membrane storage is accomplished as well.

#### EINLEITUNG

Über den Feinbau des Cytoplasmas im Inneren der Schale der monothalamen Foraminifere *Allogromia laticollaris* bei ausgestreckten und eingezogenen Rhizopodien wurde in der vorangehenden Mitteilung (LENGSELD 1969a) berichtet. Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der Struktur des durch die Schalenöffnung ausgesandten Rhizopodiencytoplasmas, welches der Fortbewegung und der Nahrungsaufnahme dient.

Die Rhizopodien – auch als Reticulopodien bezeichnet – sind bei den Foraminiferen als extrem dünne cytoplasmatische Fortsätze ausgebildet, welche mehrere Millimeter lang werden können, während ihr Durchmesser (zum Teil geringer als 1  $\mu$ ) im

---

<sup>1</sup> Mit dankenswerter Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Vergleich dazu äußerst klein ist. Durch zahlreiche Verzweigungen, Verästelungen und Anastomosen bilden sie ein weitreichendes, dynamisches Netzwerk aus Cytoplasmasträngen in der Umgebung des beschalteten Zellkörpers aus.

Die elektronenmikroskopischen Untersuchungen WOHLFARTH-BOTTERMANN (1961) haben ergeben, daß die im Dunkelfeld einheitlich erscheinenden Rhizopodien nicht aus kompakten Cytoplasmasträngen bestehen, sondern aus einer Vielzahl von unterschiedlich dicken Untersträngen zusammengesetzt sind, welche weitgehend voneinander getrennt verlaufen, jedoch miteinander verflochten sind. Die Verästelung und Verschmelzung der Cytoplasmafäden ist somit im sublichtmikroskopischen Größenbereich fortgesetzt.

Die Reticulopodien sind weiterhin durch den Besitz einer lebhaften „Körnchenströmung“ ausgezeichnet, welche an einem Cytoplasmastrang gleichzeitig in gegensinniger Richtung abläuft (SCHULTZE 1863, SANDON 1934, JAHN & RINALDI 1959, WOHLFARTH-BOTTERMANN 1961, ALLEN 1964, RINALDI & JAHN 1964). Zur Erklärung des Strömungsmechanismus wurden in neuerer Zeit verschiedene Hypothesen aufgestellt (JAHN & RINALDI 1959, WOHLFARTH-BOTTERMANN 1961, ALLEN 1964). Eine vergleichbare Strömungserscheinung findet sich auch bei vielen Pflanzenzellen in den dünnen, die Zellsaftvakuole durchziehenden Cytoplasmafäden; sie wird hier als „Zirkulationsströmung“ bezeichnet.

Um Verbleib und Herkunft des Membranmaterials beim Zusammenströmen des Rhizopodiencytoplasmas und beim Aussenden neuer Stränge zu klären, ist die elektronenmikroskopische Untersuchung isolierter Rhizopodien, sogenannter „protoplasmic satellites“ (JAHN & RINALDI 1959), von besonderem Interesse: Trennt man nämlich ausgestreckte Reticulopodien mittels einer Glasnadel vom beschalteten Zellkörper, so kugeln sie sich am verletzten Ende tropfenförmig ab und das Rhizopodiencytoplasma strömt in diese Tropfen ein. Nach kurzer Zeit (ca. 1 min), noch ehe das gesamte Cytoplasma zusammengeflossen ist, senden diese tropfigen Gebilde wieder feine Cytoplasmastränge radiär nach allen Seiten aus. Dies erinnert in auffälliger Weise an das Einziehen und Ausstrecken der Rhizopodien durch den beschalteten Protoplasten, und es liegt daher nahe, hier einen ähnlichen Prozeß wie beim Einziehen der Rhizopodien (LENGSFELD 1969a) zu vermuten.

## MATERIAL UND METHODEN

Die Kultur von *A. laticollaris* und die Fixierung, Entwässerung, Kontrastierung und Einbettung der Zellen mit ausgestreckten Rhizopodien erfolgten nach LENGSFELD (1969a).

Um für die elektronenmikroskopische Untersuchung der „protoplasmatischen Satelliten“ hinreichend große „Tropfen“ zu erhalten, wurden ausgestreckte Rhizopodien bei ca. 23° C mit einer Glasnadel abgetrennt und innerhalb von 12–15 min auf ca. 15° C abgekühlt: Es hatte sich gezeigt, daß unter Kälteeinwirkung fast das gesamte Cytoplasma abgerissener Rhizopodien in einen oder mehrere Tropfen zusammenströmt. Doch tritt eine zufriedenstellende Tropfenbildung nur ein, wenn die Abkühlung nicht zu schnell oder zu langsam vor sich geht. Die Fixierung der tropfigen Gebilde erfolgte

1 Stunde 40 min nach Abreißen der Rhizopodien. Abgerissene, abgekugelte Rhizopodien wurden nach 1 Std. 20 min zurück in die Wärme gesetzt, woraufhin sie radiäre Cytoplasmastränge aussandten. 7 min nach der Wärmezufuhr wurden sie dann fixiert. Die elektronenmikroskopische Präparation erfolgte im wesentlichen wie bei den Zellen mit ausgestreckten Rhizopodien, doch wurde zur Fixierung nur eine Lösung von 2 % OsO<sub>4</sub> und 2 % K<sub>2</sub>Cr<sub>2</sub>O<sub>7</sub>, pH 7,0, verwandt. Die Fixierdauer betrug 8 min.

Für die Lebendbeobachtungen stand ein Zeiss Binokular Stereomikroskop sowie ein Zeiss Plankton-Mikroskop (mit Phasenkontrast- und Photoeinrichtung) zur Verfügung. Die Untersuchung der Ultradünnschnitte erfolgte an einem Siemens-Elektronenmikroskop Typ UM 100d (Strahlspannung 60 kV) sowie an EM 200 der Fa. Philips (Strahlspannung 60 und 80 kV).

## UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE

### Ausgestreckte Rhizopodien

Nur ein Film vermag die eindrucksvolle Bewegung der fadenförmigen Pseudopodien von *A. laticollaris* wiederzugeben, welche sich bei der Beobachtung mit einem Planktonmikroskop darbietet: Die Rhizopodien verzweigen sich, fließen wieder zusammen, verändern fortlaufend ihre Lage, senden neue feine Cytoplasmastränge aus und ziehen andere ein; kurzum, sie stellen ein System dar, welches nie zur Ruhe kommt, sondern in dauernder Bewegung begriffen ist. In sämtlichen Reticulopodien, auch in den feinsten lichtoptisch erkennbaren Strängen, herrscht eine deutliche Gegenströmung, wie auch von JAHN & RINALDI (1959) sowie ALLEN (1964) beobachtet wurde.

Diese Formveränderlichkeit und Dynamik des rhizopodialen Netzwerks kann anhand der in Abbildung 1a und b wiedergegebenen Phasenkontrastaufnahmen des distalen Rhizopodienbereichs nur annähernd veranschaulicht werden. Die Bilder sind im Abstand von einer Minute gemacht worden und zeigen die Lageveränderung der Cytoplasmastränge innerhalb dieses Zeitraumes auf.

Wie schnell *A. laticollaris* nicht nur ihre Reticulopodien zu ändern vermag, sondern auch mit Hilfe eines dicken Rhizopodiums den beschalteten Zellkörper bewegen kann, ist in Abbildung 2 a, b und c wiedergegeben. Die Aufnahmen sind im Abstand von einer halben Minute entstanden und demonstrieren, daß dieser Einzeller innerhalb einer Minute über eine Strecke von ca. 400  $\mu$  kriechen kann.

Bei der elektronenmikroskopischen Untersuchung der Rhizopodien muß man sich vergegenwärtigen, daß nur statische Bilder dieser dynamischen Zelldifferenzierung erhalten werden. Innerhalb weniger Sekunden können sich die Reticulopodien so verändern, daß Quer- und Längsschnitte von derselben Stelle sehr verschieden aussehen.

Elektronenmikroskopische Aufnahmen von quer- und längsgeschnittenen Pseudopodien zeigen, daß die lichtmikroskopisch sichtbaren vielfältigen Verästelungen und Anastomosen der Reticulopodien im sublichtmikroskopischen Größenbereich weiter fortgesetzt sind. Die von WOHLFARTH-BOTTERMANN (1961) beobachtete Aufspaltung eines im Lichtmikroskop einheitlich erscheinenden Rhizopodiums in eine Vielzahl

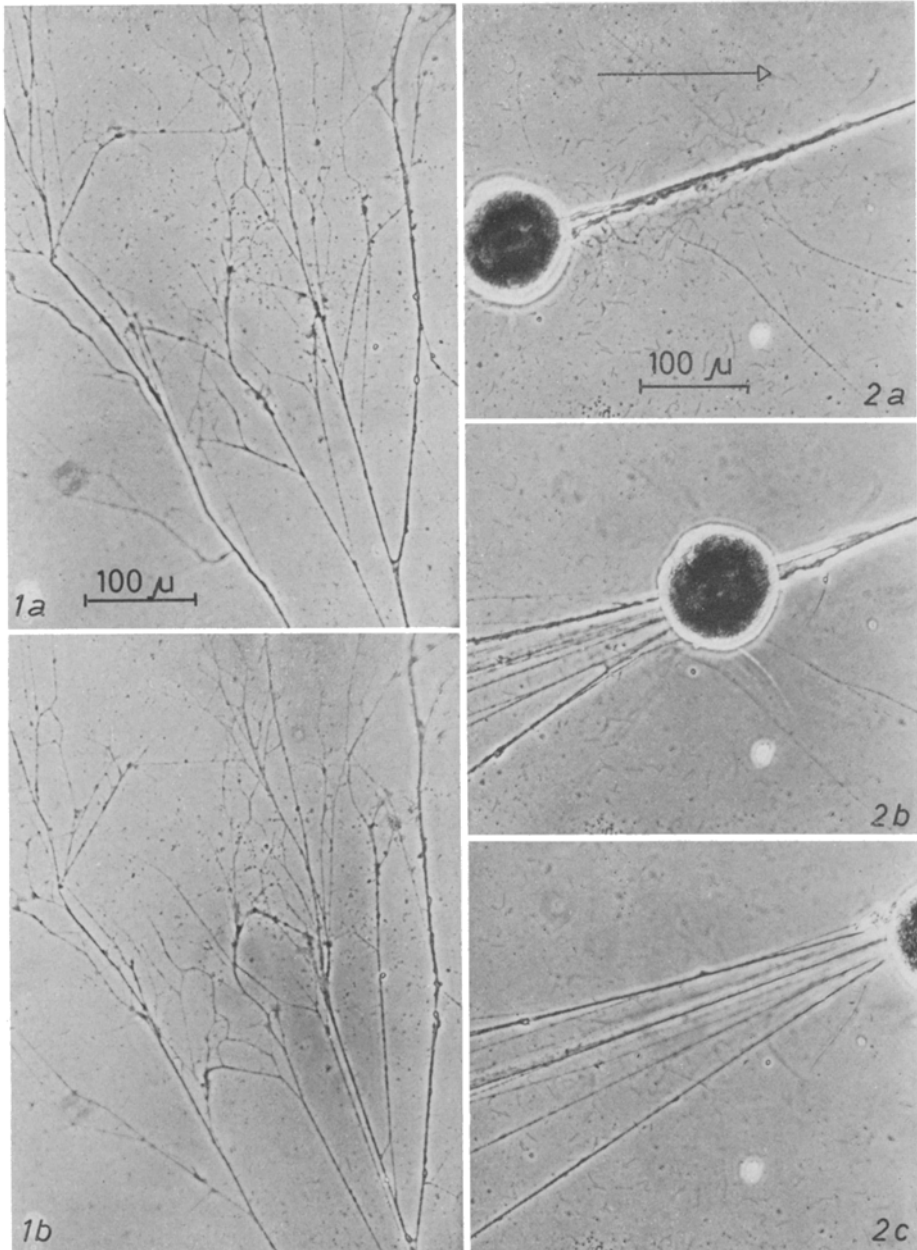


Abb. 1: Formveränderlichkeit des rhizopodialen Netzwerks im distalen Rhizopodienbereich innerhalb einer Minute (Phasenkontrast). *a* Lage der Rhizopodien zum Zeitpunkt Null, *b* 1 min später. (145:1)

Abb. 2: Ortsveränderung von *Allogromia laticollaris* (Phasenkontrast). Die Aufnahmen entstanden im Abstand von 1/2 Minute. Der Pfeil gibt die Bewegungsrichtung der Zelle an. (145:1)

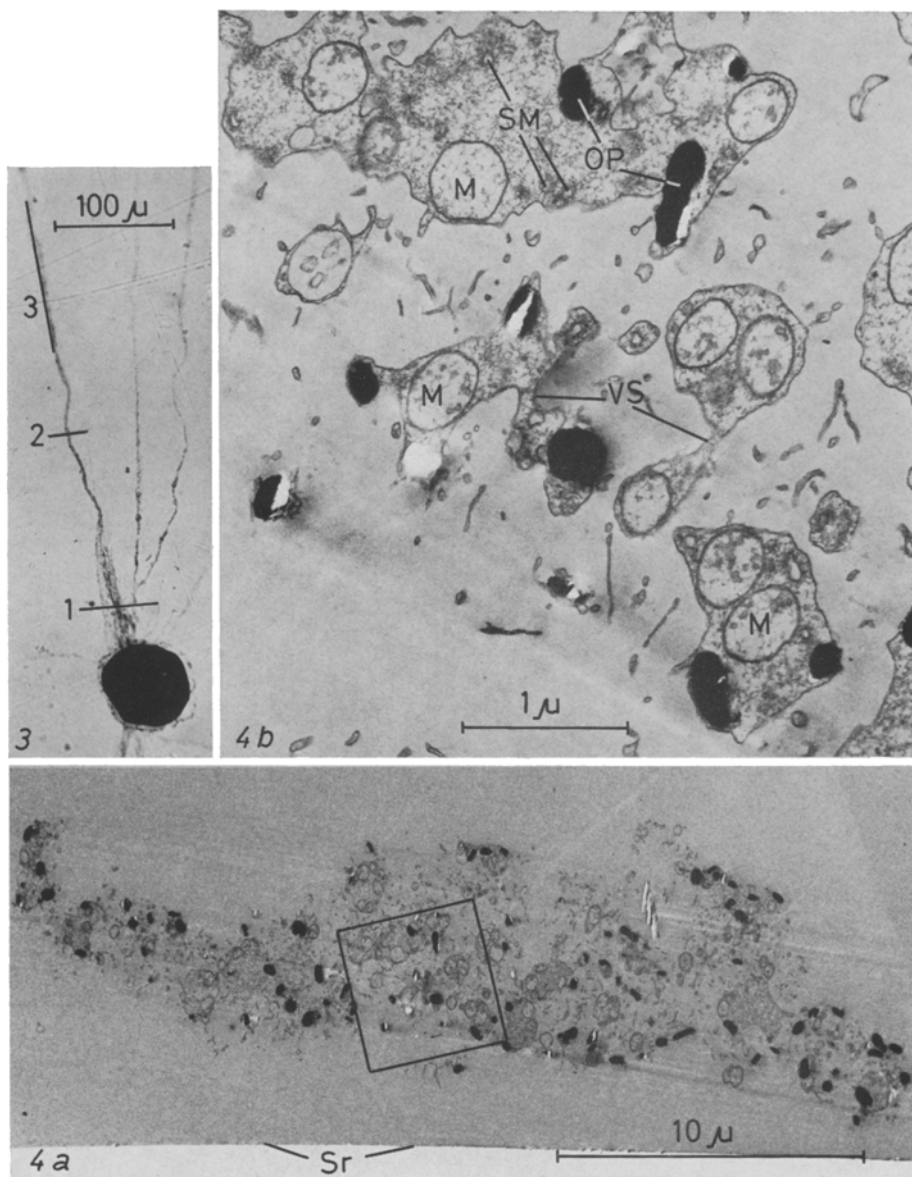


Abb. 3: *Allogromia laticollaris* mit ausgestreckten Rhizopodien nach  $\text{OsO}_4$ -Fixierung und Einbettung im Vestopalblock. Die Markierungen 1, 2, 3 geben die Schnittstellen und -richtungen des in den Abb. 4-6 dargestellten Rhizopodiums an. ( $\sim 155:1$ )

Abb. 4: *a* Querschnitt in Schnittlage 1 durch das in Abbildung 3 oben links gelegene Rhizopodium (Übersichtsbild). Das Rhizopodium besteht aus einer Vielzahl großer, kleiner und feinsten Cytoplasmatränge. Beachte die Dichteunterschiede des Cytoplasmas in verschiedenen Strängen. *b* Ausschnittvergrößerung aus Abbildung 4*a*. In das locker strukturierte, fadenförmige Grundcytoplasma der größeren Stränge sind Mitochondrien (M), opake Partikel (OP) und schlauchförmige Membranstrukturen (SM) eingelagert. SR = Schnitttrand, VS = Verzweigungs- oder Verschmelzungsstelle zweier mitteldicker Cytoplasmatränge. ( $\text{OsO}_4$ -Fixierung; *a* 4050:1, *b* 21 900:1)

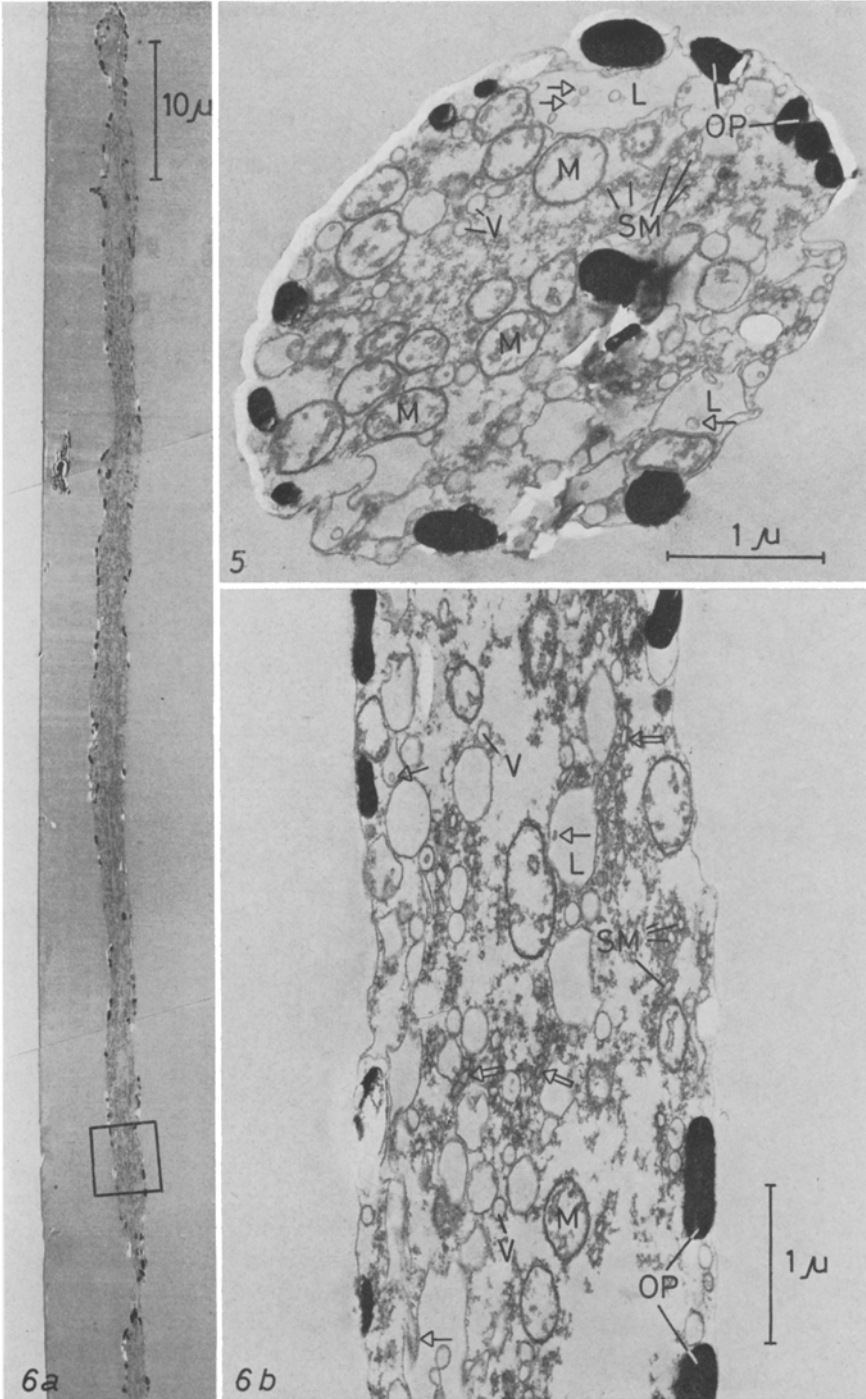
größerer, feiner und feinsten Cytoplasmastränge wurde an Rhizopodienquerschnitten von  $\text{OsO}_4$ - und  $\text{KMnO}_4$ -fixiertem Material weitgehend bestätigt. Abbildung 4a zeigt den Querschnitt in Schnittlage 1 durch das obere, ca.  $30 \mu$  breite Rhizopodium der in Abbildung 3 dargestellten *Allogromia*, Abbildung 4b einen stärker vergrößerten Ausschnitt daraus. Das Rhizopodium weist den von WOHLFAHRTH-BOTTERMANN beschriebenen Feinbau auf. Neben der Vielzahl der unterschiedlich dicken quergeschnittenen Cytoplasmastränge fällt besonders die in verschiedenen Strängen unterschiedliche Dichte des Grundcytoplasmas auf. Manche Stränge erscheinen sogar leer. Im Grundplasma findet man opake Partikel (OP), viele schlauchförmige Membranstrukturen (SM), meist quer angeschnitten, sowie zahlreiche Mitochondrien (M).

In Längsschnitten kann man ähnliche Bilder antreffen, besonders dann, wenn Nahrungspartikel transportiert werden: Die zahlreichen Cytoplasmastränge des Bündels liegen in Form unregelmäßiger, inselartiger Schnittprofile vor, ähnlich wie sie auch im längsgeschnittenen Rhizopodienbündel in der Schalenöffnung (vgl. LENGSELD 1969a, Abb. 10 und 11) vorhanden sind; sie verlaufen nicht streng parallel zur Längsachse des Rhizopodiums, wie man es bei einem aus vielen Strängen aufgebauten Bündel erwarten könnte.

Nicht alle Rhizopodienquerschnitte weisen eine so starke Aufsplitterung wie in Abbildung 4 auf. Es kommen ebenso Rhizopodien, selbst größere von  $5\text{--}10 \mu$  Durchmesser, vor, die lückenlos von einer Elementarmembran umgeben sind und aus einem einheitlichen Cytoplasmastrang bestehen. Abbildung 5 gibt den Querschnitt eines solchen ca.  $3\text{--}5 \mu$  breiten Rhizopodiums wieder, welches aus einem einzigen Cytoplasmastrang besteht. Es ist durch Verzweigung aus dem in Abbildung 4a im Querschnitt dargestellten und aus vielen Cytoplasmasträngen aufgebauten Rhizopodium hervorgegangen und weiter distal (Abb. 3, Schnittlage 2) quergeschnitten. Auch die anderen aus derselben Verzweigung (Abb. 3, Schnittlage 1) entstandenen Reticulopodien zeigen in Schnittlage 2 diesen einheitlichen Feinbau. Folglich müssen die sehr zahlreichen Cytoplasmastränge (vgl. Abb. 4a), welche an der Stelle 1 in Abbildung 3 das Rhizopodium aufbauen, weitgehend miteinander verschmolzen sein, um weiter distal als drei „einheitliche“ Rhizopodien aufzutreten.

Bemerkenswert sind in den einheitlich gebauten Reticulopodien neben kleineren echten Vakuolen (V) zahlreiche und teilweise sehr unregelmäßig geformte „Vakuolen“ (L), welche wiederum Querschnittsprofile von feineren Cytoplasmasträngen aufweisen können (Abb. 5, Pfeilmarkierung). Wie später diskutiert werden wird, handelt es sich hier nicht um echte Vakuolen, sondern um Lakunen (vgl. LENGSELD 1969a). Solche Lakunen findet man innerhalb der einzelnen Cytoplasmastränge von „zusammengesetzten“ Rhizopodien in viel geringerem Maße als bei „einheitlichen“ Rhizopodien.

In Abbildung 6a ist ein Längsschnitt durch das in den Abbildungen 4 und 5 im Querschnitt dargestellte Rhizopodium wiedergegeben – weiter distal in Schnittlage 3 (Abb. 3) geführt –, in Abbildung 6b der markierte Ausschnitt daraus bei stärkerer Vergrößerung. Der Längsschnitt zeigt ebenso wie der Querschnitt in Schnittlage 2 (Abb. 5) den Bau aus nur einem Cytoplasmastrang. Bezirke unterschiedlich dichter Strukturierung sind bereits im Übersichtsbild deutlich erkennbar. Auch der Feinbau des Längsschnitts (Abb. 6b) entspricht demjenigen des Querschnitts in Abbildung 5. Das aus fädigen Elementen bestehende Grundcytoplasma ist locker strukturiert und unregel-



mäßig dicht gelagert. Besonders dichte Areale treten dort auf, wo schlauchförmige Membrankomponenten (SM) gehäuft beieinander liegen. Letztere zeigen oft eine lineare Ausrichtung in Strömungsrichtung, ähnlich wie in den Cytoplasmasträngen in der Schalenöffnung (vgl. Abb. 11 in LENGSELD 1969a). Das ist besonders auffällig, wenn sie wie eine Perlenkette in den schmalen cytoplasmatischen Stegen zwischen den elektronenoptisch leeren Lakunen (L) aufgereiht auftreten (Abb. 6b, Doppelpfeilmarkierung). Die Lakunen „durchlöchern“ gleichsam das Cytoplasma des Stranges, und zwar ist die „Durchlöcherung“ in verschiedenen Bezirken entlang des Stranges unterschiedlich stark ausgeprägt.

Die in Quer- und Längsschnitten „einheitlicher“ Rhizopodien zahlreich vorhandenen Lakunen (Abb. 5 und 6b, L) entsprechen – zumindest dann, wenn sie feinere Cytoplasmastränge aufweisen (Abb. 5 und 6b, Pfeilmarkierung) – offenbar den Lakunen innerhalb des Schalenraumes, welche ebenfalls von zahlreichen feinen Cytoplasmasträngen durchquert werden (LENGSELD 1969a). Eine Verbindung dieser Lakunen zum Außenmedium (Seewasser) ist in den Abbildungen 5 und 6b nicht festzustellen. Auch sonst tritt sie in längs- und quergeschnittenen „einheitlichen“ Rhizopodien verhältnismäßig selten auf. Es kann daher in den meisten Fällen nicht entschieden werden, ob die Lakunen in den „einheitlichen“ Rhizopodien mit dem Außenmedium kommunizieren, d. h. ob sie extrazelluläres Milieu sind. Es ist jedoch anzunehmen, daß die Verbindung mit dem Außenmedium zumindest ursprünglich bestanden hat.

Durch die zahlreichen kleinen Lakunen (meist unter  $1 \mu$  Durchmesser) erfährt das Cytoplasma auch in den „einheitlichen“ Rhizopodien eine Aufsplitterung und Trennung in kleinere Areale, ähnlich wie es in den „zusammengesetzten“ Rhizopodien durch Zersplitterung in zahlreiche streckenweise getrennte Unterstränge erreicht ist. Das bedeutet aber, daß die lückenlos von einer Elementarmembran umgebenen, aus einem Cytoplasmastrang bestehenden Rhizopodien, welche bisher „einheitlich“ genannt wurden, in Wirklichkeit nicht einheitliche Stränge im Sinne einer kompakt zusammenhängenden Cytoplasmamasse darstellen. Gleichwohl sollen auch weiterhin solche lakunisierten, aus einem Strang bestehenden Rhizopodien als „einheitlich“ bezeichnet werden.

Die in situ Untersuchung der Rhizopodien ist nur nach  $\text{OsO}_4$ - und  $\text{KMnO}_4$ -Fixierung möglich, nicht aber nach Glutaraldehyd-Fixierung, da dieses Fixierungsmittel nicht schnell genug wirkt. Die Allogromien haben noch Zeit zu einer Reaktion: Die

Abb. 5: Querschnitt in Schnittlage 2 durch das Rhizopodium (Abb. 3) bei mittlerer Vergrößerung. Das Rhizopodium besteht weiter distal aus einem einheitlichen Cytoplasmastrang. Auffällig ist die starke „Durchlöcherung“ des Cytoplasmas durch unregelmäßig geformte Membranstrukturen (L), welche selbst häufig von feinen Cytoplasmasträngen (Pfeilmarkierung) durchzogen sind. M = Mitochondrium, OP = opake Partikel, SM = schlauchförmige Membranstrukturen, V = Vakuolen. ( $\text{OsO}_4$ -Fixierung; 20 600:1)

Abb. 6: *a* Längsschnitt durch das Rhizopodium (Abb. 3, Schnittrichtung 3) bei kleiner Vergrößerung. Das Rhizopodium besteht (hier ebenso wie in Schnittlage 2) aus einem einheitlichen Cytoplasmastrang. *b* Ausschnittvergrößerung aus Abbildung 6*a*. Der Längsschnitt zeigt ebenso wie der Querschnitt in Abbildung 5 eine starke Auflockerung durch Lakunen (L). Pfeilmarkierung: Feiner Cytoplasmastrang in einer Lakune. Auffällig ist die perlenförmige, einreihige Anordnung schlauchförmiger Membranstrukturen (SM, Doppelpfeilmarkierung) in der Strömungsrichtung. M = Mitochondrium, OP = opake Partikel, V = Vakuole. ( $\text{OsO}_4$ -Fixierung; *a* 1800:1, *b* 20 800:1)



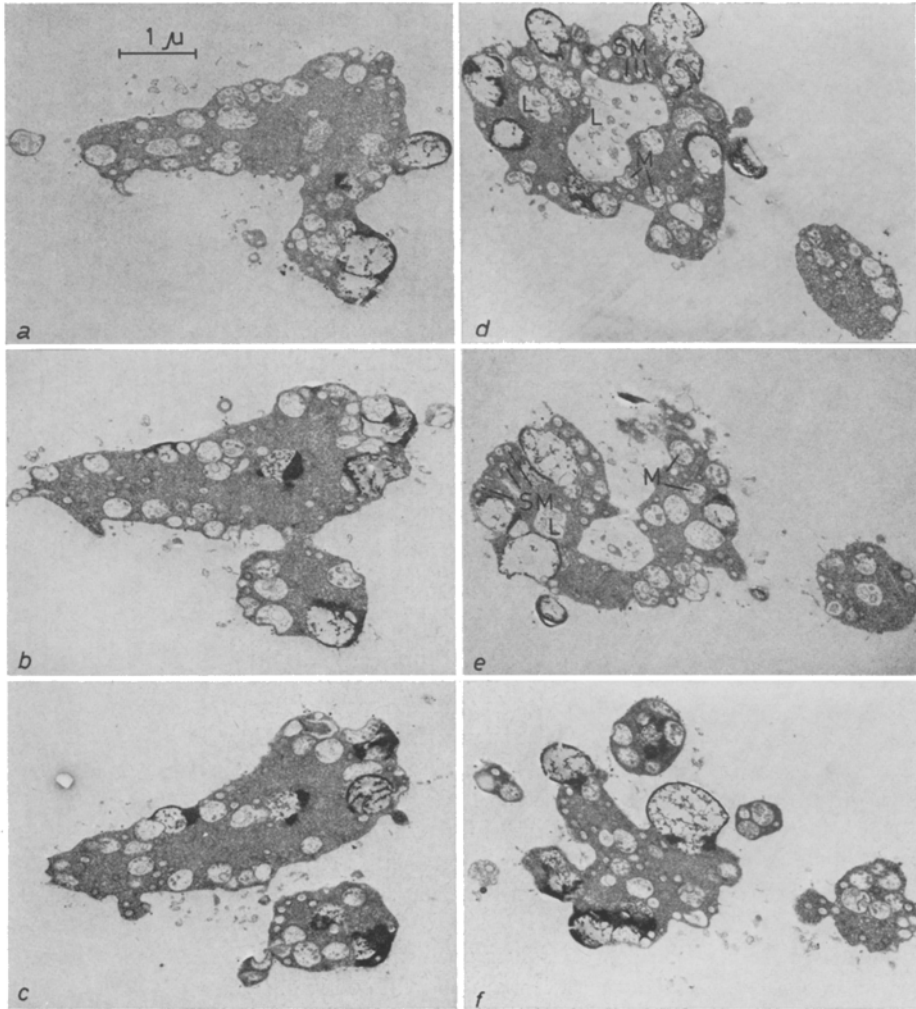


Abb. 7: Rhizopodienquerschnitte aus dem Bereich einer Verzweigungsstelle. Die Aufsplitterung (oder Verschmelzung) eines dicken Cytoplasmastranges in viele feinere kann innerhalb weniger  $\mu$  erfolgen (Aufnahmen von Ultradünnschnitten einer Schnittserie). M = Mitochondrien, L = Lakune, SM = schlauchförmige Membranstrukturen. (Glutaraldehyd-Fixierung; 10 100:1)

Rhizopodien lösen sich vom Boden des Kulturgefäßes ab und kontrahieren, die feineren Cytoplasmastränge verschmelzen teilweise mit den dickeren. Im Vestopalblock findet man nur wenige Rhizopodien wieder, und zwar nur, wenn sie während des Entwässerungs- und Einbettungsprozesses nicht vom beschalteten Zellkörper abreißen. Sie sind dann als welliges, fädiges Anhängsel nahe der Schalenöffnung zu erkennen, aber nie wie beim lebenden Objekt – und nach  $\text{OsO}_4$ - und  $\text{KMnO}_4$ -Fixierung – radiär ausgestreckt.

Querschnitte durch Glutaraldehyd-fixierte Rhizopodien (Abb. 7) weisen folglich niemals eine so starke Aufsplitterung in feinere Cytoplasmastränge auf, wie sie nach  $\text{OsO}_4$ - und  $\text{KMnO}_4$ -Fixierung anzutreffen ist. Bemerkenswert und im Unterschied zu  $\text{OsO}_4$ -fixierten Rhizopodien auffallend ist die dichte Struktur des Grundcytoplasmas, welche man in Glutaraldehyd-fixierten Rhizopodien fast ausnahmslos findet. Neben Mitochondrien (M) und einigen Lakunen (L) kommen hier zahlreiche, ca. 80–100 m $\mu$  große vakuoläre Strukturen (SM) vor, welche innen leere Vesikel erkennen lassen.

Die Bildserie der Abbildung 7 zeigt Querschnitte durch ein Rhizopodium im Bereich einer Verzweigungsstelle. Durch fortlaufende Verästelung ist aus dem zunächst einheitlichen Cytoplasmastrang (Abb. 7a) ein aus vielen Strängen bestehendes Rhizopodium geworden (Abb. 7f). Die Aufnahmen stammen von Schnitten aus einer Schnittserie. Wenn man auf einem Kupfernetzchen ca. 30 Schnitte von etwa 500 Å Dicke annimmt, so ergibt sich, daß die Aufsplitterung eines ca. 5  $\mu$  dicken Rhizopodiums in eine Anzahl feinerer Cytoplasmastränge auf einer Strecke von nur ca. 1,5  $\mu$  vor sich gehen kann.

Aus den Befunden an  $\text{OsO}_4$ -,  $\text{KMnO}_4$ - und Glutaraldehyd-fixiertem Material geht übereinstimmend hervor, daß innerhalb kleiner Strecken zahlreiche Verzweigungen bzw. Verschmelzungen von Cytoplasmasträngen stattfinden müssen, um aus Bündeln von Cytoplasmasträngen einheitlich gebaute Rhizopodien hervorgehen zu lassen und umgekehrt.

In Abbildung 8 ist ein mehrfach in Verzweigung und Verschmelzung begriffener Cytoplasmastrang aus dem Bereich der Schalenöffnung längs getroffen. Bemerkenswert ist, daß hier die Dichte des Grundcytoplasmas nach distal (Pfeilrichtung) abnimmt (vgl. auch Abb. 11 bei LENGSELD 1969a).

Längsgeschnittene Verzweigungs- bzw. Verschmelzungsstellen wurden jedoch im Ultradünnschnitt selten gefunden. Der Grund dafür ist wohl darin zu suchen, daß die zahlreichen Cytoplasmastränge eines Bündels, d. h. eines lichtmikroskopisch einheitlichen Rhizopodiums, gewöhnlich nicht streng parallel zur Längsachse ausgerichtet sind, sondern wahrscheinlich in dauernd wechselndem Winkel dazu verlaufen und daher meist schräg angeschnitten werden. Außerdem sind die Übergangsstellen zwischen „zusammengesetzten“ und „einheitlichen“ Rhizopodien weder in vivo noch im Vestopalblock lichtmikroskopisch zu erkennen und werden folglich nur zufällig im Dünnschnitt getroffen.

Das Mantelplasma ist ein Teil des Rhizopodienmaterials, wie in der vorangehenden Mitteilung (LENGSELD 1969a) ausgeführt wurde. Es ist folglich, wie bereits die elektronenmikroskopischen Untersuchungen WOHLFARTH-BOTTERMANN'S (1961) ergaben, dem Feinbau der Rhizopodien entsprechend aus einzelnen Cytoplasmasträngen aufgebaut und besteht nicht aus einem einheitlichen, flächenhaft ausgedehnten Cytoplasmabelag.

### Durch Abreißen isolierte Rhizopodien

Abbildung 9 zeigt zwei „protoplasmatische Satelliten“ (JAHN & RINALDI 1959), den einen in kurzen Zeitintervallen unmittelbar nach Abtrennen der Rhizopodien

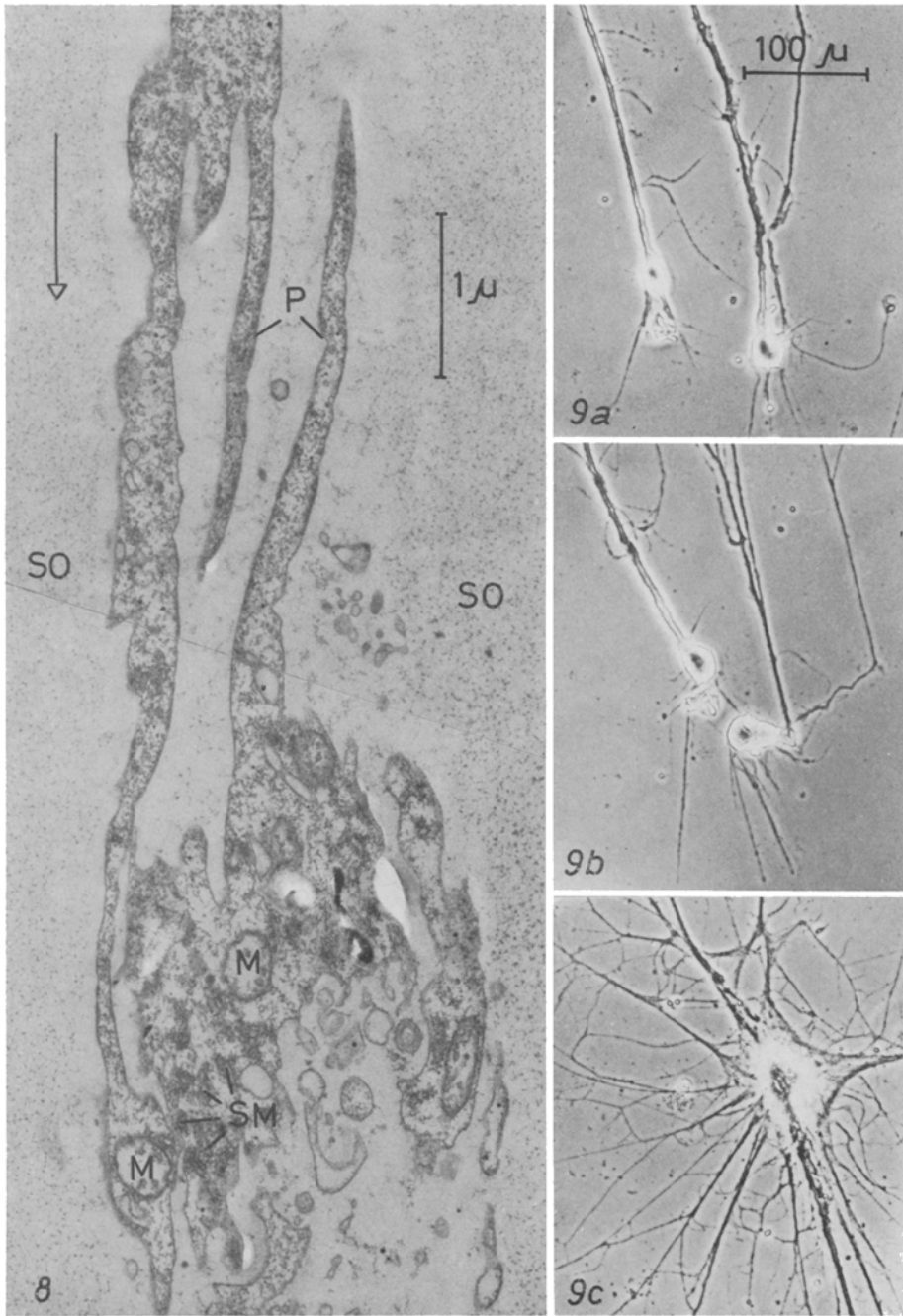


Abb. 8: Längsgeschnittener Cytoplasmastrang in der Schalenöffnung (SO) mit zahlreichen Verzweigungs- und Verschmelzungsstellen. Die Dichte des Grundcytoplasmas, welches fädige Elemente aufweist, verringert sich nach distal (Pfeilrichtung). M = Mitochondrium, P = Plasmalemm, SM = schlauchförmige Membranstrukturen. (OsO<sub>4</sub>-Fixierung; 22 000:1)

Abb. 9: Experimentell isolierte Rhizopodien, sog. „protoplasmic satellitis“ (JAHN & RINALDI 1959), von *A. laticollaris* (Phasenkontrast). a: 1 min, b: 1 1/2 min nach Abtrennen der Rhizopodien, c: ein anderer protoplasmatischer Satellit 8 1/2 min nach Isolierung. (165:1)

(Abb. 9a und b), den anderen 8½ min nach Isolierung (Abb. 9c). Die Reticulopodien kugeln sich am verletzten Ende tropfenförmig ab und das Rhizopodien-cytoplasma strömt in diese Tropfen ein. Häufig verschmelzen mehrere Tropfen zu einem größeren (Abb. 9b). Unter dem Einfluß kühler Temperatur (15° C) werden die tropfenförmigen Gebilde besonders groß (ca. 30 µ Durchmesser), während sie bei Zimmertemperatur sehr bald radiär nach allen Seiten kleinere Cytoplasmastränge aussenden und oft sternförmig aussehen (Abb. 9c). Die Protoplasmaströmung verläuft in den isolierten Rhizopodien wie bei intakten Organismen (JAHN & RINALDI 1959). Für abgerissene Reticulopodien wurde eine Lebensdauer von 6–7 Std. beobachtet. Bei Kältebehandlung kann die Lebenszeit noch länger sein: 19 Std. nach Abreißen des Gehäuses bildete ein abgekugeltetes Rhizopodium noch ein verzweigtes System aus Cytoplasmasträngen aus, als es in die Wärme (ca. 23–26° C) gesetzt wurde.

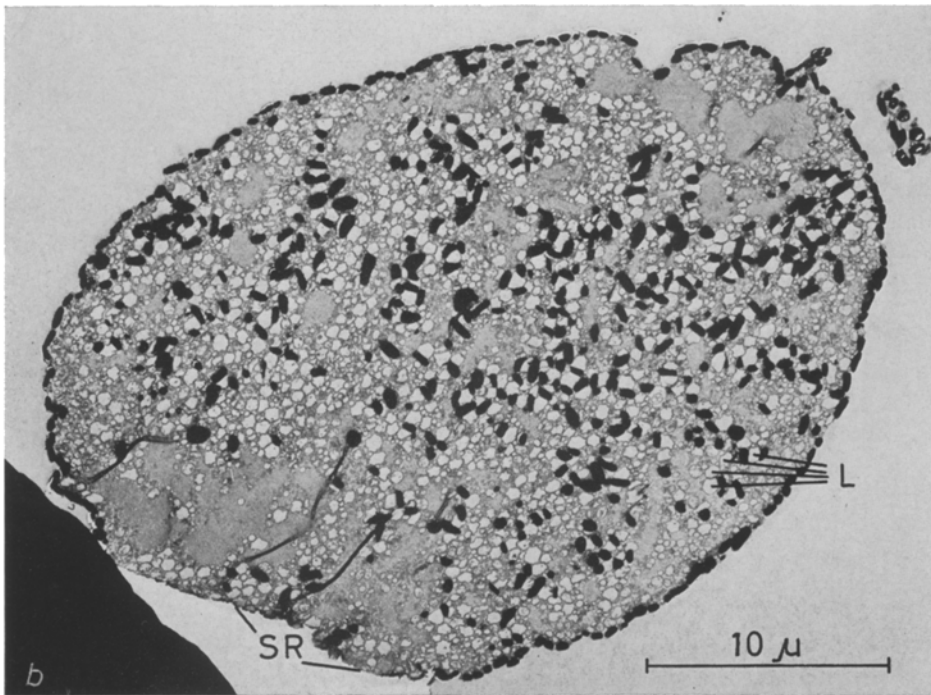
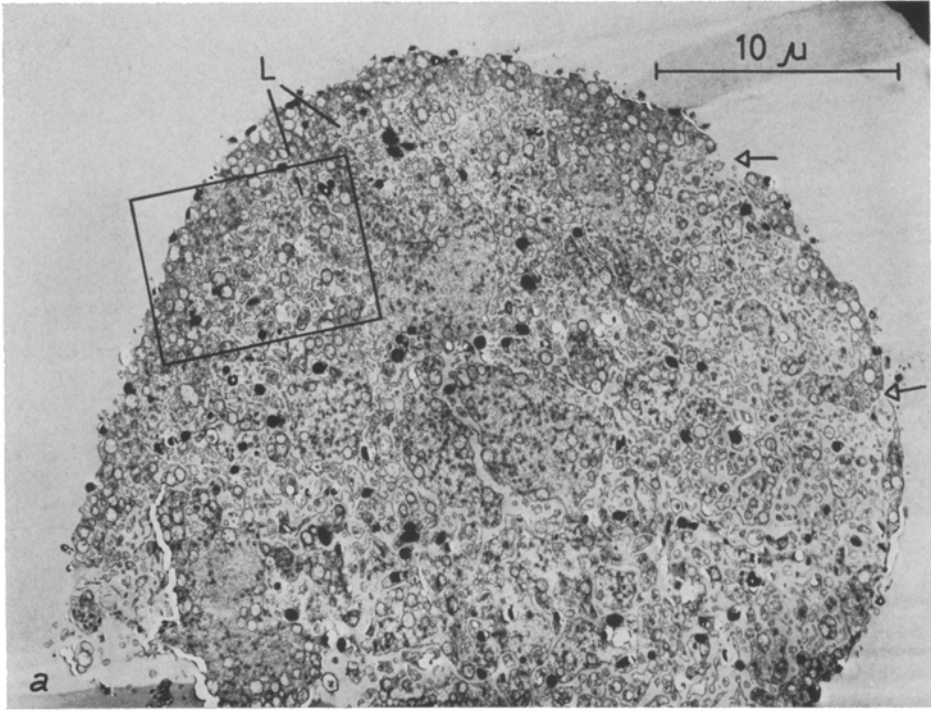
Die unter Kälteeinwirkung kontrahierten, abgekugelten Rhizopodien weisen denselben Feinbau auf wie die ausgestreckten Reticulopodien (Abb. 10). Der in Abbildung 10a wiedergegebene, querschnittene Rhizopodientropfen läßt eine Vielzahl großer, mittlerer, kleiner und feinsten isolierter cytoplasmatischer Schnittprofile erkennen, ähnlich wie sie bei „zusammengesetzten“ Rhizopodien vorkommen. Doch liegen die Cytoplasmastränge dicht gedrängt angeordnet, so daß man bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck gewinnen kann, als sei der Tropfen ein kompaktes cytoplasmatisches Gebilde. Ausgedehnte Cytoplasmastränge, die sich vielfach aufspalten und verästeln und durch dünne Cytoplasmabrücken mit anderen Strängen verbunden sind, treten – wie hier – häufig an der Peripherie auf und schließen den Tropfen stellenweise nach außen ab. Die Hohlräume (L) im Innern des Tropfens sind an mehreren Stellen (Abb. 10a, Pfeilmarkierung) mit dem Außenmedium verbunden. Auch hier stellen diese Lakunen wie in den Rhizopodien und im Gehäuse (LENGSFELD 1969a) extrazelluläres Milieu dar.

Ebenso wie einheitlich gebaute Reticulopodien kommen auch Tropfen vor, die von einer Elementarmembran lückenlos umgeben sind (Abb. 10b). Aber auch hier verschmilzt das Rhizopodienmaterial beim Zusammenströmen nicht zu einer kompakten Masse, sondern es ist durch zahlreiche unregelmäßige Lakunen (L) aufgelockert.

Insgesamt fällt im Vergleich mit Rhizopodienquerschnitten auf, daß das Grundcytoplasma in den kontrahierten, abgekugelten Rhizopodien im allgemeinen dichter strukturiert ist als in den ausgestreckten Reticulopodien (Abb. 10, 11 und 12; vgl. Abb. 4, 5 und 6). Doch variiert die Dichte des Grundplasmas stark in verschiedenen Strängen, ja oft auch in demselben Strang (Abb. 11 und 12). Schlauchförmige Membrankomponenten (SM) treten in ausgedehnten, dichtstrukturierten Grundcytoplasmabereichen meist in größerer Zahl auf (Abb. 11), ähnlich wie im Rhizopodienbündel innerhalb der Schalenöffnung (Abb. 8, vgl. auch Abb. 11 in LENGSFELD 1969a).

Bringt man unter Kälteeinwirkung kontrahierte Rhizopodientropfen zurück auf Zimmertemperatur, so senden sie in kurzer Zeit allseitig neue Cytoplasmastränge aus. Dünnschnitte durch derartige Tropfen zeigen, daß sie sich abgeflacht haben und nicht mehr den für kontrahierte Rhizopodien typischen, fast kreisrunden Querschnitt aufweisen. Auch das Gefüge erscheint lockerer.

In Abbildung 13 ist ein Querschnitt durch einen solchen Tropfen sieben Minuten nach Wärmezufuhr wiedergegeben, und zwar ein Ausschnitt aus dem Randbereich von



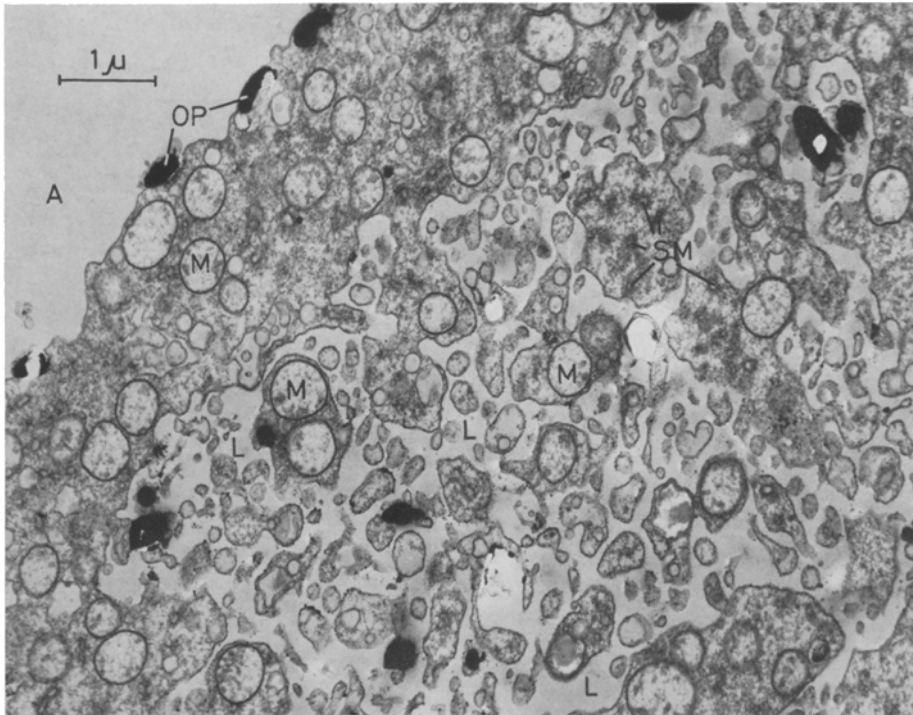


Abb. 11: Ausschnittvergrößerung aus dem Randbereich eines querschnittenen, kontrahierten Rhizopodientropfens (Ausschnitt aus Abb. 10a). Man beachte die Dichteunterschiede des Grundcytoplasmas, die in verschiedenen Strängen, aber auch im selben Strang auftreten. A = Außenmedium, L = Lakunen, M = Mitochondrium, OP = opake Partikel, SM = schlauchförmige Membranstrukturen. ( $\text{OsO}_4$ -Fixierung; 12 300:1)

der dem Glasgefäß anhaftenden Seite [diese ist anhand des Schnittrandes (SR) eindeutig bestimmbar]. Es ist bemerkenswert, daß auf dieser Seite viele kleine und feinste Cytoplasmastränge liegen und das tropfige Gebilde hier an vielen Stellen zum Außenmedium offene Verbindung hat, während es auf der Oberseite durch eine zusammenhängende, weitverzweigte und verwobene, durch Lakunen aufgelockerte Cytoplasmamasse nach außen hin abgeschlossen ist. Eine ähnliche Tendenz zeigt sich allgemein bei den tropfzig zusammengeflossenen, strangförmig gebauten Rhizopodien.

Abb. 10: Querschnitte durch isolierte, tropfenförmig zusammengeflossene Rhizopodien, ca. 1½ Std. nach Abtrennen der Reticulopodien und Abkühlung auf ca. 15° C. Das Cytoplasma ist nicht zu einer kompakten Masse verschmolzen, sondern liegt in Form großer und kleiner, dichtgelagerter, getrennter Stränge (10a) oder als zusammenhängendes, jedoch stark lakunisiertes Gebilde (10b) vor. Der markierte Ausschnitt in Abbildung 10a ist in Abbildung 11 vergrößert wiedergegeben. L = Lakunen, SR = Schnittrand, Pfeilmarkierung: Offene Verbindungen der verzweigten Lakunen im Tropfeninneren mit dem Außenmedium. ( $\text{OsO}_4$ -Fixierung; 3200:1)

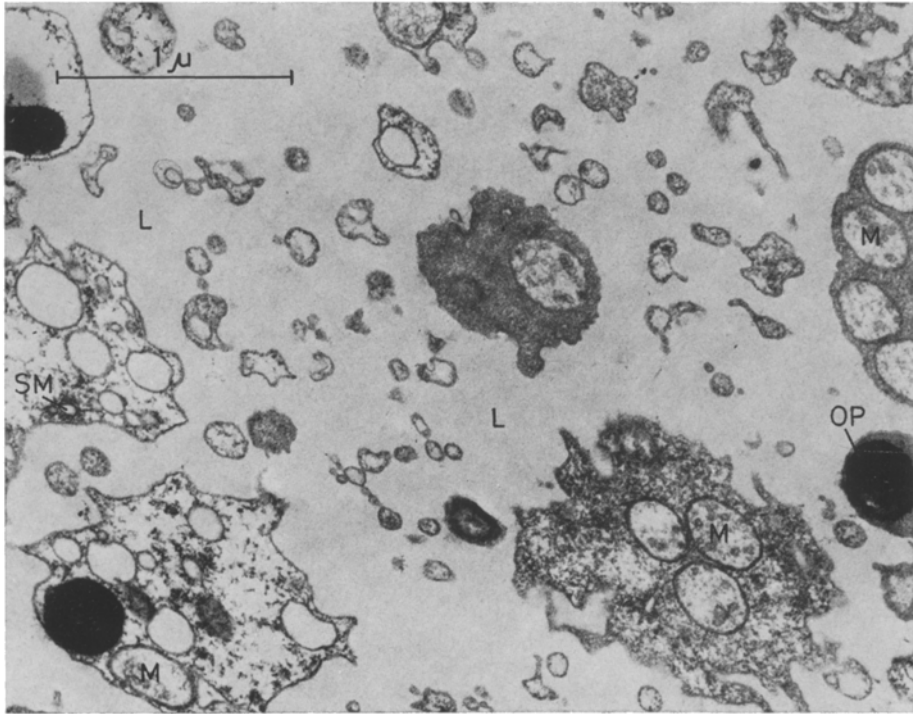


Abb. 12: Ausschnittvergrößerung aus dem Inneren eines querschnittenen, kontrahierten Rhizopodientropfens. Bemerkenswert sind die Dichteunterschiede des Grundcytoplasmas, welche in verschiedenen Strängen, aber auch im selben Strang auftreten. L = Lakunen, M = Mitochondrium, OP = opaker Partikel, SM = schlauchförmige Membranstrukturen. (OsO<sub>4</sub>-Fixierung; 31 200:1)

Querschnittbilder (Abb. 14) durch die neu ausgestreckten Rhizopodien desselben protoplasmatischen Satelliten – wie in Abbildung 13 – zeigen sowohl im proximalen wie im distalen Bereich eine parallel zum Gefäßboden abgeflachte Cytoplasmamasse, welche durch kleine, mehr noch durch weiträumige Lakunen (L) aufgelockert und bisweilen extrem zerklüftet ist. In den Lakunen sowie außerhalb des Hauptstranges können kleine und feinste isolierte Cytoplasmastränge (CS) auftreten.

## DISKUSSION

Die vorliegenden Befunde demonstrieren die Dynamik und Formvariabilität des Rhizopodiencytoplasmas, welche im sublichtmikroskopischen Bereich noch stärker zum Ausdruck kommen als bei lichtmikroskopischer Beobachtung.

Die von WOHLFARTH-BOTTERMANN (1961) beobachtete Aufsplitterung eines lichtmikroskopisch einheitlich erscheinenden Rhizopodiums in eine Vielzahl von Untersträngen wurde weitgehend bestätigt. Es kommen jedoch neben diesen „zusammen-

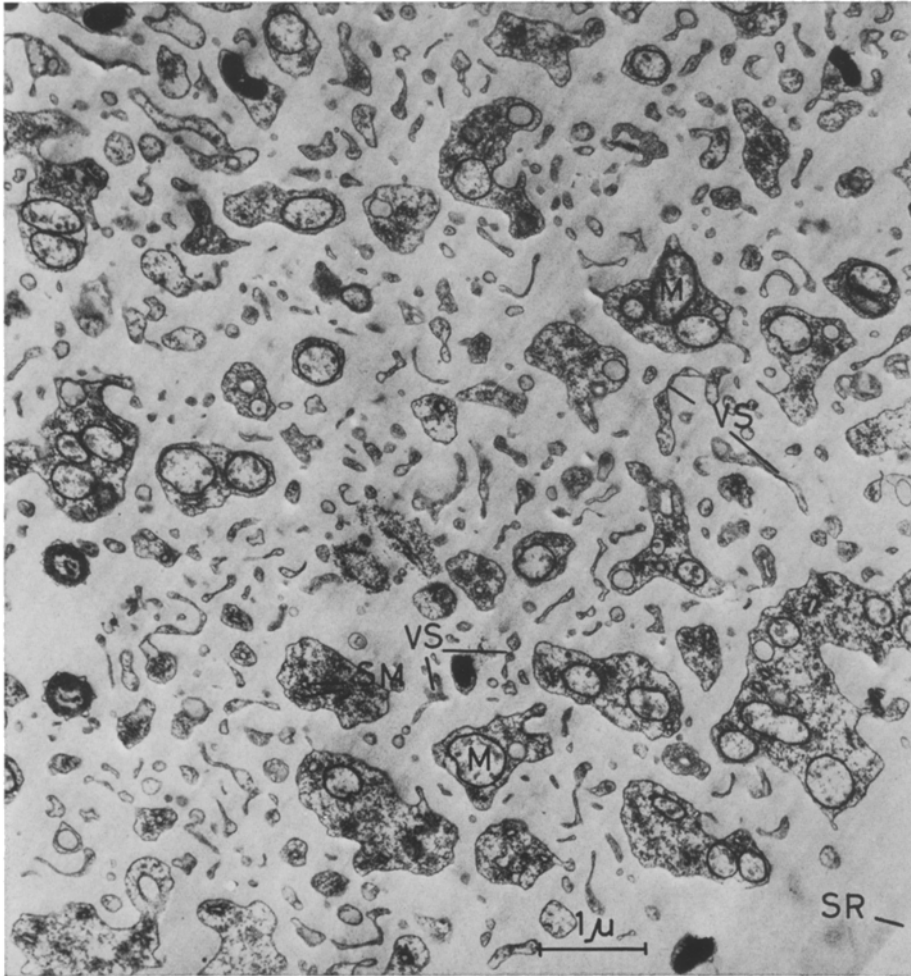


Abb. 13: Querschnitt durch einen „protoplasmatischen Satelliten“ von *A. laticollaris* nach Abkuglung unter Kälteeinwirkung und anschließender 7minütiger Wärmezufuhr; Ausschnitt aus dem Randbereich der Unterseite des Tropfens. Die zahlreichen kleinen Cytoplasmastränge liegen nicht so dicht gedrängt wie im kontrahierten Tropfen (vgl. Abb. 11). M = Mitochondrium, SM = schlauchförmige Membranstrukturen, SR = Schnitttrand, VS = Verzweigungs- oder Verschmelzungsstellen feiner Cytoplasmastränge. (OsO<sub>4</sub>-Fixierung; 14 300:1)

gesetzten“ Rhizopodien auch Reticulopodien vor, welche nur aus einem einzigen, lückenlos von einer Elementarmembran umgebenen Cytoplasmastrang bestehen und hier als „einheitliche“ Rhizopodien bezeichnet sind. Beide Erscheinungsbilder können in ein und demselben Rhizopodium auftreten und durch vielfache Verzweigungen bzw. Verschmelzungen auseinander hervorgehen, wie die Abbildungen 3 bis 7 zeigen.

Die „einheitlichen“ Rhizopodien sind gewöhnlich nicht streng einheitlich im Sinne einer kompakt zusammenhängenden Cytoplasmamasse, denn sie erfahren oft durch



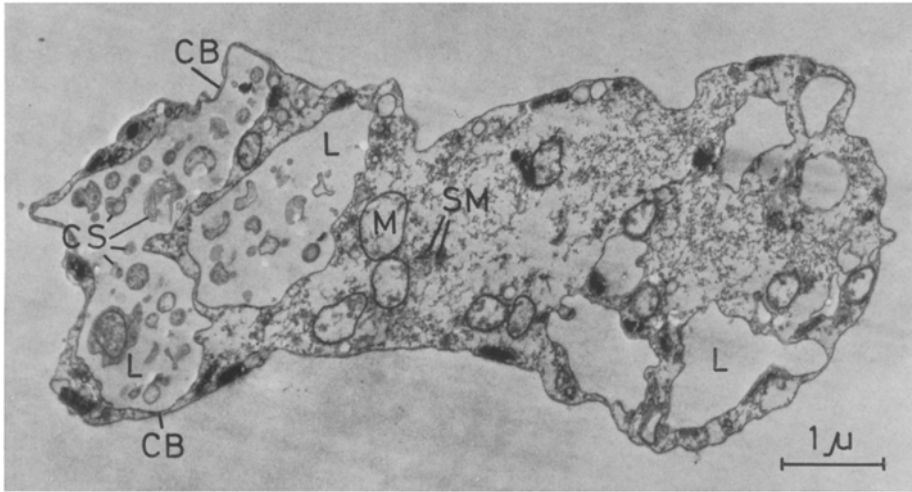


Abb. 14: Querschnitt durch ein von einem kontrahierten Rhizopodientropfen nach Wärmezufuhr ausgesandtes Rhizopodium. CB = feine Cytoplasmabrücken, CS = feine Cytoplasmastränge, L = unregelmäßig geformtes Membrangebilde (Lakune), M = Mitochondrium, SM = schlauchförmige Membranstrukturen. (OsO<sub>4</sub>-Fixierung; 13 500:1)

zahlreiche kleine Lakunen in n e r h a l b des Stranges eine ähnliche Aufsplitterung des Cytoplasmas wie die „zusammengesetzten“ Rhizopodien.

In Längsschnittbildern von „zusammengesetzten“ Rhizopodien verlaufen die Unterstränge selten streng parallel, sondern weisen (ähnlich wie in den Querschnitten) unregelmäßige, isoliert liegende Schnittprofile auf, welche in geringem Maße eine stärkere Längenausdehnung in der Strömungsrichtung zu haben scheinen.

Aus der Auswertung von Quer- und Längsschnittbildern ergibt sich, daß die Rhizopodien, sofern sie nicht gerade als einheitliche Stränge vorliegen, in Form eines cytoplasmatischen Netzwerks aus zahlreichen sich verzweigenden und wieder verschmelzenden Untersträngen ausgebildet sind. Diese sind weitgehend polar ausgerichtet, aber im allgemeinen nicht parallel gebündelt, sondern verlaufen, ähnlich wie im beschalteten Zellkörper und in der Schalenöffnung, im steten Wechsel di- oder konvergierend oder sogar schraubig. Darüber hinaus scheinen die Unterstränge oft weniger einem annähernd gleichmäßigen Faden, sondern vielmehr etwa der Laichschnur eines Frosches zu ähneln.

Durch die starke Aufsplitterung des Cytoplasmas in den Reticulopodien, besonders in den „zusammengesetzten“ Rhizopodien, ist ebenso wie im Schalenraum (LENGSELD 1969a) eine extreme Oberflächenvergrößerung erreicht. Dazu wird in großem Maße Zellmembranmaterial benötigt, und es muß ein schneller Membranbau bzw. -transport oder ein Speicherungsmechanismus vorliegen.

In diesem Zusammenhang stellen sich folgende Fragen: (1) Woher stammt das große Membranmaterial, welches bei der Ausbildung der Rhizopodien gebraucht wird? (2) Was geschieht mit dem Überschuß an Zellmembranfläche, wenn zahlreiche Unterstränge zu wenigen größeren Cytoplasmaträngen verschmolzen werden? (3) Wo ver-

bleibt das Membranmaterial beim Einziehen der Rhizopodien sowie beim Zusammenströmen des Rhizopodiencytoplasmas zu tropfigen Gebilden?

Beim Einziehen der Rhizopodien wird das Cytoplasmamaterial nicht mit dem Cytoplasma in der Schale zu einer einheitlichen Masse verschmolzen, sondern es wird weitgehend in Form einzelner Stränge in den Lakunen des Hohlraumsystems gespeichert (LENGSFELD 1969a). Das bedeutet aber gleichzeitig eine Speicherung des Membranmaterials. Folglich können das schnelle Ausstrecken der Rhizopodien und die Neubildung abgerissener Reticulopodien unter Verwendung dieser Membranreserven erfolgen.

Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß beim Einziehen bzw. Ausstrecken der Rhizopodien das Membranmaterial auch in gewissem Maße eingeschmolzen bzw. neugebildet wird; denn bei Individuen mit eingezogenen Rhizopodien liegt der Schale eine auffällig dicke, relativ kompakte Cytoplasmaschicht an, wie ein Vergleich mit Zellen mit ausgestreckten Rhizopodien ergab (LENGSFELD 1969a). Auch die einzelnen cytoplasmatischen Stege und Stränge kontrahierter Individuen erscheinen im Schnittbild zum Teil flächenmäßig ausgedehnter als bei Zellen mit ausgestreckten Rhizopodien (vgl. Abb. 16 und 6 in LENGSFELD 1969a). Die membranbegrenzten Oberflächen kontrahierter Individuen müssen demgemäß im Vergleich zur Membranfläche von Zellen mit ausgestreckten Rhizopodien kleiner sein.

Vergleichend morphometrische Messungen der Cytoplasmafläche und ihres membranumgrenzten Umfangs haben z. B. für die in LENGSFELD (1969a) veröffentlichten Abbildungen 16 (Zelle mit eingezogenen Rhizopodien) und 6 (Zelle mit ausgestreckten Rhizopodien) ergeben, daß die Membranoberflächen bei eingezogenen und ausgestreckten Rhizopodien sich zueinander wie ca. 100 % : 83 %, die Cytoplasmavolumina jedoch nur wie ca. 100 % : 71 % verhalten.

Diese Messung läßt zwar keine statistisch gesicherte Aussage zu, aber sie bestätigt den empirischen Befund, daß die membranbegrenzten Oberflächen kontrahierter Zellen im Vergleich zur Membranfläche von Individuen mit ausgestreckten Rhizopodien kleiner erscheinen. Somit spricht diese Messung ebenso wie die empirischen Befunde dafür, daß wahrscheinlich nicht nur eine reine Membranstapelung im Schalenraum stattfindet, sondern auch an die Möglichkeit einer Einschmelzung und Neubildung von Membranmaterial in geringerem Maße gedacht werden muß. Daß eine Auflösung und Neubildung von Zellmembran überhaupt möglich sind und daß Membranstrukturen sich in kurzer Zeit ändern können, zeigen die Untersuchungen SCHNEIDERS (1959, 1960a, 1960b) an *Paramecium*.

Bei den nur aus einem Strang bestehenden Rhizopodien ist die Lakunisierung des Cytoplasmas besonders auffällig. Das deutet darauf hin, daß beim Verschmelzen mehrerer isolierter Cytoplasmastränge zu einem Strang das reichlich vorhandene Membranmaterial – zumindest teilweise – in Form dieser lakunären Membranstrukturen erhalten bleibt. Eine erneute Verzweigung und Aufsplitterung des Cytoplasmas wären dann unter Verwendung dieser Membranreserven in kürzester Zeit möglich.

Auch in den tropfenförmig zusammengeflossenen Rhizopodien findet eine Speicherung des Membranmaterials statt: Die tropfigen Gebilde stellen keine kompakten Cytoplasmamassen dar, sondern das Cytoplasma bleibt weitgehend in Form einzelner

Stränge erhalten, die dicht zusammengedrängt liegen, oder aber es liegt in stark lakunisierte Form vor.

Aus dem Gesagten folgt, daß *A. laticollaris* die Fähigkeit besitzt, Zellmembranmaterial in größerem Umfang zu stapeln.

In sämtlichen Rhizopodien, auch in den feinsten lichtoptisch erkennbaren Strängen, kann eine gegenseitige Strömung beobachtet werden, wie auch von JAHN & RINALDI (1959) und ALLEN (1964) berichtet wird. Zur Erklärung dieser Gegenströmung werden von JAHN & RINALDI aktive Scherungskräfte („active shearing or parallel displacement forces“) herangezogen, während ALLEN von einem möglichen Kontraktionsprinzip spricht, das am Umkehrpunkt der Strömungsrichtung durch Zug bzw. durch Kompression die Auswärts- bzw. Einwärtsbewegung des Cytoplasmas bewirkt („contraction, anchored at a bend principle“). Die elektronenmikroskopischen Untersuchungen an den Rhizopodien von *A. laticollaris* von WOHLFARTH-BOTTERMANN (1961) und auch die vorliegenden Befunde ergeben keine Hinweise für die Richtigkeit der Hypothese von JAHN & RINALDI. Auch ALLENS Erklärungsversuch des Phänomens der Gegenströmung erscheint nicht ausreichend.

WOHLFARTH-BOTTERMANN (1961) stellt auf Grund seiner Ergebnisse in Frage, daß es die lichtmikroskopisch auf einem Rhizopodium beobachtete Gegenströmung in einem Cytoplasmastrang überhaupt gibt. Er tendiert dahin, die lichtmikroskopischen Beobachtungen ohne Gegenströmung zu erklären und „als ‚Einbahnströmung‘ in zwei oder mehreren, eng nebeneinanderliegenden Untersträngen“ (WOHLFARTH-BOTTERMANN 1961, p. 24) zu deuten. Das Phänomen der Gegenströmung kann auch auf Grund der vorliegenden Untersuchungen nicht zufriedenstellend erklärt werden.

Da eine deutliche Gegenströmung von mir und den anderen oben genannten Autoren lichtmikroskopisch in sämtlichen Rhizopodien, auch in den feinsten Strängen, beobachtet wurde, mußte in Anbetracht des Vorkommens „einheitlicher“ Rhizopodien gefolgert werden, daß auch in diesen aus einem Cytoplasmastrang bestehenden, lückenlos von einer Elementarmembran umgebenen Rhizopodien eine Gegenströmung abläuft. Doch legt die Beobachtung, daß „einheitliche“ Rhizopodien oft lakunisiert sind, nahe, das Einbahnstraßenprinzip, welches für die Erklärung der Gegenströmung im Bereich „zusammengesetzter“ Rhizopodien plausibel erscheint, auch auf die „einheitlichen“ Rhizopodien zu übertragen: Es wäre denkbar, daß hier durch die zahlreichen kleinen Lakunen dem fließenden Cytoplasma Wege gebahnt und abgeteilt werden, derart, daß gegenläufige Ströme weitgehend voneinander getrennt sind und sich nur stellenweise, wenn überhaupt, räumlich berühren. Außerdem besteht die Möglichkeit, daß die Cytoplasmaströmung in den feinen Cytoplasmasträngen, welche die Lakunen durchziehen, entgegengesetzt zur Strömungsrichtung des die Lakune umgebenden Cytoplasmas verläuft.

Es wäre damit in den „einheitlichen“ Rhizopodien durch die Lakunisierung im Prinzip dasselbe erreicht wie in den „zusammengesetzten“ Reticulopodien, in denen durch die Aufsplitterung in Unterstränge wahrscheinlich auch nur relativ kurze Cytoplasmastränge als mögliche Einbahnstraßen für die Strömung vorhanden sind.

Ob im Bereich nicht lakunisierter „einheitlicher“ Rhizopodien eine Gegenströmung abläuft, kann beim derzeitigen Stand unserer Kenntnisse nicht entschieden werden.

Da Bezirke reinen Grundcytoplasmas vorwiegend in den Rhizopodien und im

Rhizopodienmaterial im Bereich der Schalenöffnung auftreten (LENGSFELD 1969a), muß dem Grundcytoplasma eine wesentliche Rolle bei dem Strömungsvorgang zufallen. Cytoplasmafilamente, wie sie bei *Amoeba proteus* (WOHLFARTH-BOTTERMANN 1964, SCHÄFER-DANNEEL 1967) und bei Schleimpilzen (WOHLFARTH-BOTTERMANN 1964, 1965) vorkommen, konnten jedoch im Grundcytoplasma von *A. laticollaris* nicht gefunden werden. Doch weist hier das Grundcytoplasma des öfteren fädige Elemente auf (Abb. 4b, 6b und 8, – vgl. auch LENGSFELD 1969a, Abb. 7, 8 und 11), ähnlich wie bei *Hyalodiscus* beschrieben (WOHLFARTH-BOTTERMANN 1964). Es liegt daher nahe, in den fadenförmigen Makromolekülen des Grundcytoplasmas selbst die zur Kontraktion fähigen Strukturen zu vermuten.

Möglicherweise kommt auch den „schlauchförmigen Membranstrukturen“ eine Funktion bei der Cytoplasmaströmung zu, denn sie treten auffälligerweise vorwiegend und in besonders großer Zahl in den Rhizopodien und im Cytoplasma im Bereich der Schalenöffnung (LENGSFELD 1969a) auf und lassen häufig eine Längsausrichtung und perlenförmige Anordnung in Strömungsrichtung erkennen (Abb. 6b; vgl. auch Abb. 11 in LENGSFELD 1969a).

Bemerkenswert sind die Dichteunterschiede des Grundcytoplasmas, die in verschiedenen Bereichen der Reticulopodien sowie in den Untersträngen ein und desselben Rhizopodiums auftreten können. Auch im Bereich der Schalenöffnung zeigen sich Unterschiede, und zwar nimmt die Dichte des Grundplasmas oft nach außen hin ab (Abb. 8).

Die Tatsache, daß dichte Grundcytoplasmaareale in besonderem Ausmaß in kontrahierten Bereichen, und zwar im Rhizopodienmaterial in der Schalenöffnung (Abb. 11a bei LENGSFELD 1969a), in den tropfenförmig zusammengefloßenen Rhizopodien (Abb. 10 bis 12), im Schalenraum von Individuen mit eingezogenen Rhizopodien (LENGSFELD 1969a) sowie in den bei der Glutaraldehyd-Fixierung sich kontrahierenden Rhizopodien (Abb. 7), beobachtet werden können, spricht dafür, Dichteunterschiede als Ausdruck eines unterschiedlichen Kontraktions- und somit Bewegungszustandes zu werten. Auch bei Amöben (WOHLFARTH-BOTTERMANN 1964, SCHÄFER-DANNEEL 1967) und Schleimpilzen (WOHLFARTH-BOTTERMANN 1964, 1965) ist ein Dichtegradient des Grundplasmas beobachtet worden, und zwar weisen die in stärkerer Bewegung begriffenen Cytoplasmabereiche infolge ihres solartigen Zustandes eine lockere Struktur auf, während kontrahierte Bezirke einen dichteren Strukturaspect zeigen, nicht zuletzt hervorgerufen durch die dort auftretenden Cytoplasmafilamente.

Entsprechend könnte es sich bei *Allogromia* bei den dichten Grundcytoplasma-bezirken in der Schalenöffnung um kontrahiertes Cytoplasma handeln, welches beim Ausstrecken der Pseudopodien Rhizopodienstränge mit losem Strukturgefüge, in denen eine lebhaftige Strömung möglich ist, aussendet. Damit wäre auch die sehr schnelle und mengenmäßig beachtliche Neubildung von Rhizopodien erklärlich, die nach Abreißen der ausgebildeten Reticulopodien beobachtet werden kann. WOHLFARTH-BOTTERMANN (1961) schreibt darüberhinaus den dichtstrukturierten Untersträngen „zusammengesetzter“ Rhizopodien eine mögliche temporäre Verfestigungsfunktion für das gesamte Reticulopodium zu.

Auf die Funktion der Rhizopodien beim Nahrungserwerb wird an anderer Stelle (LENGSFELD 1969b) eingegangen.

## ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Rhizo- oder Reticulopodien der monothalamen Foraminifere *Allogromia laticollaris* stellen keine kompakten Cytoplasmastränge dar. Sie sind zum großen Teil in Form eines cytoplasmatischen Netzwerkes aus zahlreichen sich verzweigenden und wieder verschmelzenden Untersträngen von sublichtmikroskopischer Größenordnung ausgebildet. Die Unterstränge sind weitgehend polar ausgerichtet, aber im allgemeinen nicht parallel gebündelt, sondern verlaufen im steten Wechsel di- oder konvergierend. Darüber hinaus scheinen sie oft weniger einem gleichmäßigen Faden, sondern vielmehr etwa der Laichschnur eines Frosches zu ähneln.
2. Neben diesen „zusammengesetzten“ Rhizopodien kommen auch „einheitliche“ Reticulopodien vor, welche aus einem einzigen, von einer Elementarmembran lückenlos umgebenen Cytoplasmastrang bestehen. Diese weisen jedoch oft innerhalb des Stranges zahlreiche kleine Lakunen auf, so daß auch hier durch die Lakunisierung eine Aufsplitterung des Cytoplasmas in kleinere Areale erreicht ist, ähnlich wie bei den „zusammengesetzten“ Rhizopodien durch Aufspaltung in getrennte Unterstränge. Nach den morphologischen Gegebenheiten ist es daher nicht unmöglich, die Gegenströmung des Cytoplasmas sowohl in den lakunisierten „einheitlichen“ als auch in den „zusammengesetzten“ Rhizopodien nach einem „Einbahnstraßenprinzip“ zu deuten.
3. Beim Zusammenströmen des Rhizopodien-cytoplasmas – sei es bei der Vereinigung der zahlreichen Unterstränge eines „zusammengesetzten“ Reticulopodiums zu einem „einheitlichen“ Rhizopodium, beim Zusammenfließen experimentell isolierter Reticulopodien zu tropfenförmigen Gebilden oder beim Einziehen der Rhizopodien ins Gehäuse – werden generell keine kompakten Cytoplasmamassen gebildet, sondern es erfolgt eine Speicherung des Rhizopodienmaterials in „lakunisierter“ Form. Damit ist gleichzeitig eine Membranstapelung in größerem Umfange erreicht.

## ZITIERTER 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.
- 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.
- LENGSELD, A. M., 1969a. Zum Feinbau der Foraminifere *Allogromia laticollaris*. I. Mitt. Zellen mit ausgestreckten und eingezogenen Rhizopodien. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **19**, 230–261.
- 1969b. Nahrungsaufnahme und Verdauung bei der Foraminifere *Allogromia laticollaris*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **19** (im Druck).
- 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.
- SANDON, H., 1934. Pseudopodial movements of Foraminifera. *Nature, Lond.*, **133**, 761–762.
- SCHÄFER-DANNEEL, S., 1967. Strukturelle und funktionelle Voraussetzungen für die Bewegung von *Amoeba proteus*. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* **78**, 441–462.

- SCHNEIDER, L., 1959. Die Feinstruktur des Nephridialplasmas von *Paramecium*. *Zool. Anz.* (Suppl. Bd) **23**, 457–470.
- 1960a. Elektronenmikroskopische Untersuchungen über das Nephridialsystem von *Paramecium*. *J. Protozool.* **7**, 75–90.
- 1960b. Die Auflösung und Neubildung der Zellmembran bei der Konjugation von *Paramecium*. *Naturwissenschaften* **47**, 543–544.
- SCHULTZE, M., 1863. Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. Engelmann, Leipzig, 68 pp.
- WOHLFARTH-BÖTTERMANN, K. E., 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.
- 1965. Weitreichende, fibrilläre Protoplasmaidifferenzierungen und ihre Bedeutung für die Protoplasmaströmung. III. Entstehung und experimentell induzierbare Musterbildungen. *Wilhelm Roux Arch. EntwMech. Org.* **156**, 371–403.

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