

Nahrungsaufnahme und Verdauung bei der Foraminifere *Allogromia laticollaris*

A. M. LENGSELD

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

ABSTRACT: Food uptake and digestion in the foraminifer *Allogromia laticollaris*. Individual cells of the monothalamous foraminifer *Allogromia laticollaris* ARNOLD were fed *Saccharomyces cerevisiae* or *Schizothrix calcicola* after starvation periods of 14–24 hours. The fed cells were then examined electron-microscopically after different time intervals. Food organisms, “grasped” by the reticulopodia, are enclosed by a network of numerous cytoplasmic sub-strands and transported extracellularly into the shell-covered cell-body by means of cytoplasmic streaming of rhizopodia. The prey (yeast cells) is not completely surrounded by cytoplasm, i. e., a food vacuole is not formed. Inside the cell-body, yeast cells remain within the lacunary system; they are distributed throughout the cell. Special food vacuoles do not occur within the cell-body either; food particles are broken down within the lacunes of the vacuolar system. Thus, digestion takes place in an extracellular milieu. The numerous fine cytoplasmic strands, extending through the sea-water filled lacunes, must be regarded as of great importance for exchange processes, especially for the resorption of digested substrates. This extracellular digestion within the cell-body of *A. laticollaris* parallels digestion in the digestive tract of higher animals. Indigestible food residues are removed by a reversal of the ingestion processes.

EINLEITUNG

Über die Nahrungsaufnahme und Verdauung bei Protozoen, speziell bei Amöben und Ciliaten, liegen in neuerer Zeit mehrere elektronenmikroskopische und cytochemische Untersuchungen vor. Von Bedeutung sind vor allem die Arbeiten von MÜLLER et al. (1961–1965) an *Amoeba proteus*, *Paramecium multimicronucleatum*, *Tetrahymena pyriformis*, *T. corlissi* und *Ophryoglena* sp., von SCHNEIDER (1964a, b) an *Paramecium aurelia* und von UHLIG et al. (1965) an *Metafolliculina andrewsi*. Diese Untersuchungen haben übereinstimmend ergeben, daß bei Amöben und Ciliaten die Nahrungspartikel in Elementarmembran-umgrenzte Nahrungsvakuolen eingeschlossen werden, in denen sie durch vom Cytoplasma dorthin abgesonderte Verdauungsenzyme abgebaut werden. Während der Cyclose durchlaufen die Nahrungsvakuolen dabei nacheinander verschiedene Phasen, welche morphologisch und cytochemisch unterschieden werden können: Ingestionsvakuolen, Digestionsvakuolen, Resorptionsvakuolen und Egestionsvakuolen.

An Foraminiferen sind vergleichbare Untersuchungen bisher nicht durchgeführt worden; es wurde erst seit Mitte der fünfziger Jahre versucht, die Kulturbedingungen dieser Protozoenordnung genauer zu bestimmen (ARNOLD 1954a, LEE et al. 1962, FREUDENTHAL & LEE 1963, LEE & PIERCE 1963, LEE et al. 1966).

Nachdem Feinbaustudien an der monothalamen Foraminifere *Allogromia laticollaris* ARNOLD 1948 (WOHLFARTH-BOTTERMANN 1961, LENGSELD 1969a, b) aufgezeigt hatten, daß das Cytoplasma innerhalb der Schale ebenso wie in den Rhizopodien immer in lakunierter, strangförmiger Form vorhanden ist und überdies ein großer Volumenanteil des Schalenraumes, vor allem bei Zellen mit ausgestreckten Rhizopodien, extrazelluläres, seewassergefülltes Milieu darstellt – ein Befund, der auch durch die bei DAHLGREN (1967) veröffentlichten elektronenmikroskopischen Aufnahmen von der monothalamen Foraminifere *Ovammina opaca* DAHLGREN gestützt wird – erschien es fraglich, ob auch bei Foraminiferen spezielle Nahrungsvakuolen ausgebildet werden.

Die vorliegende Arbeit soll mit Hilfe des Elektronenmikroskops den Transport der Nahrungspartikel sowie Verbleib und Verdauung der Nahrung im Zell-Leib von *Allogromia laticollaris* verfolgen. Als günstig erwies sich hierfür, daß *A. laticollaris* nicht auf bestimmte Nahrungsorganismen spezialisiert ist, sondern sich von verschiedenen Organismen ernähren kann. Sie nimmt Algen (ARNOLD 1954a, JAHN & RINALDI 1959), Bäckerhefe (ALLEN 1964), Nematoden (ARNOLD 1954b), Diatomeen (ARNOLD 1954a) und andere kleine Lebewesen auf und scheint somit omnivor zu sein, wie es für viele Foraminiferen berichtet wird (HEDLEY 1964).

MATERIAL UND METHODEN

Die Kultur von *A. laticollaris* ist bereits an früherer Stelle beschrieben worden (LENGSELD 1969a). Zur Untersuchung von Nahrungsaufnahme und Verdauung wurden *Allogromia*-Zellen mit optimal ausgestreckten Rhizopodien nach einer Hungerperiode von 14–24 Std mit einzelnen Algenfäden von *Schizothrix calcicola* oder mit *Saccharomyces cerevisiae* gefüttert und zu verschiedenen Zeiten (wenige Minuten sowie in mehreren Abständen von $\frac{1}{2}$ –6 Std) nach der Nahrungsaufnahme fixiert. Bäckerhefe eignet sich hierfür besser, da die Hefezellen im Dünnschnitt leichter auffindbar sind als die sperrigen Algenfäden, welche auch im Vestopalblock kaum erkennbar sind.

Die elektronenmikroskopische Präparation erfolgte im wesentlichen nach LENGSELD (1969a); es wurde nur das Os/Cr-Gemisch, variiert nach WOHLFARTH-BOTTERMANN (1957), mit 2 % OsO₄ und 2 % K₂Cr₂O₇, pH 7,0–7,1, als Fixierungslösung verwendet.

UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE

Aufnahme und Transport der Nahrung durch die Rhizopodien

Die Nahrungsorganismen (Algen, Hefezellen etc.) werden mit Hilfe der Rhizopodien „erfaßt“ und zur Verdauung ins Innere der Schale hineintransportiert; unver-

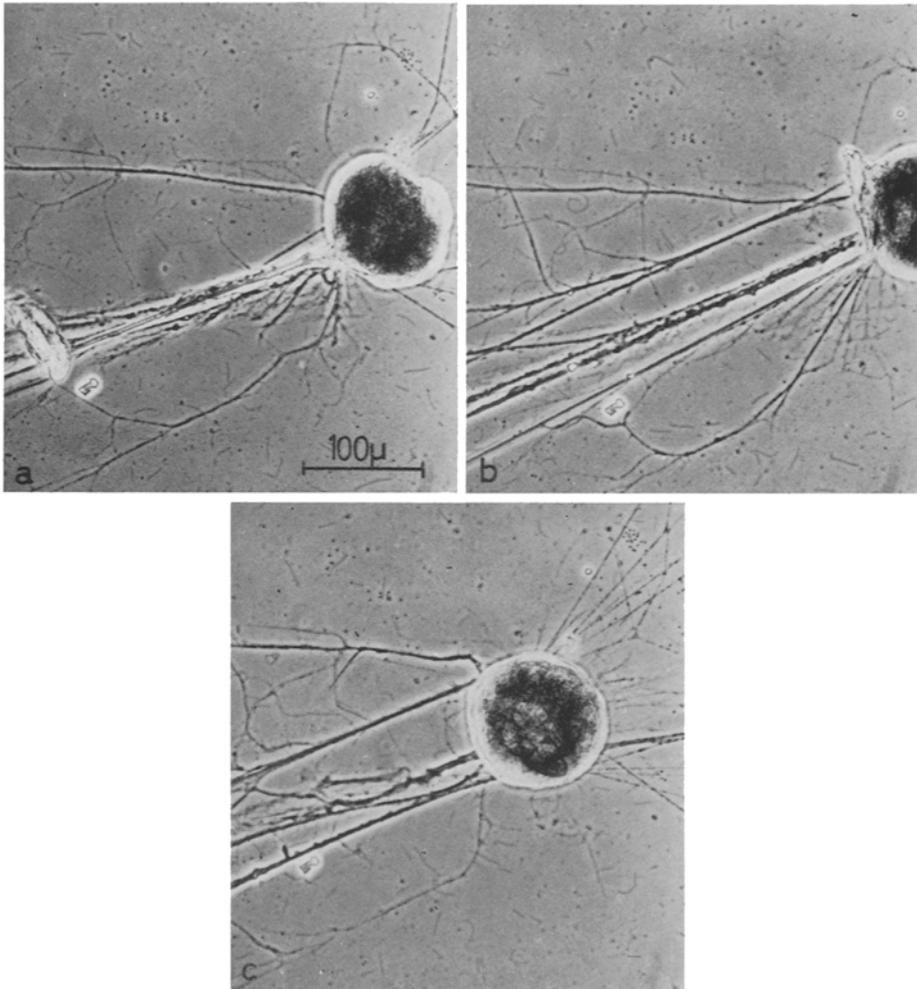


Abb. 1: *Allogromia laticollaris* bei der Aufnahme eines großen Nahrungspartikels (Phasenkontrast); a: Beginn, b: 1 min später, c: 3 min später. (155:1)

dauliche Reste werden in gleicher Weise aus dem Schalenraum wieder ins Freie geschafft.

Die Bildserie der Abbildung 1 zeigt eine *Allogromia*-Zelle bei der Aufnahme eines großen Nahrungspartikels, dessen Länge annähernd den Schalendurchmesser erreicht. Die beiden ersten Aufnahmen sind im Abstand von 1 Minute entstanden und verdeutlichen, wie schnell der Transport erfolgen kann.

Zur Klärung des Beförderungsmechanismus wurden Reticulopodienquer- und -längsschnitte untersucht, denn es war ungewiß, auf welche Weise die Rhizopodien die Nahrungsteilchen transportieren: ob sie die Fremdkörper allseitig mit Cytoplasma

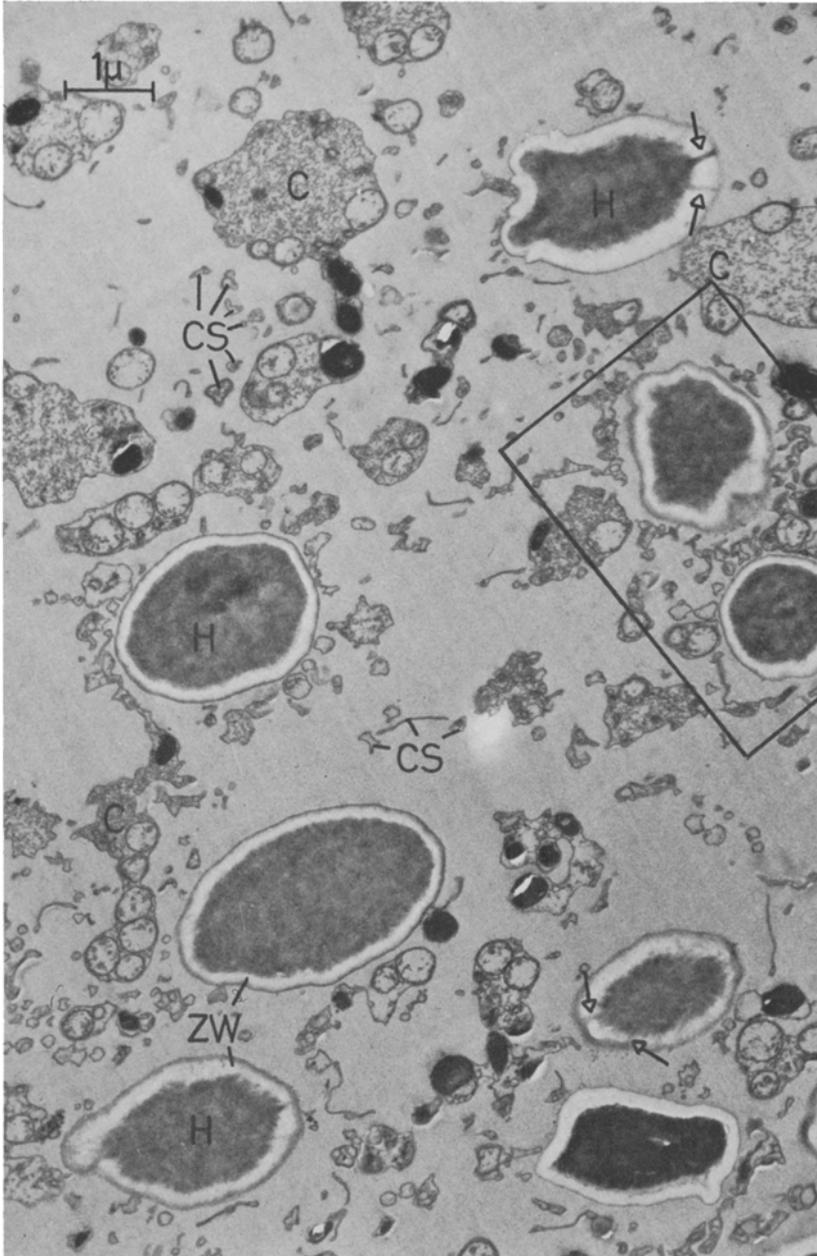


Abb. 2: Querschnitt durch ein Hefe-transportierendes, großes Rhizopodium von *A. laticollaris*. Die Hefezellen (H) liegen extrazellulär zwischen den zahlreichen cytoplasmatischen Untersträngen (C und CS) des Rhizopodiums. Die Pfeile deuten auf radial verlaufende, dunkle Schatten in der inneren Zellwandschicht der aufgenommenen Hefezellen hin. Der umrandete Ausschnitt ist in Abbildung 3 stärker vergrößert wiedergegeben. ZW = Zellwand der Hefezellen. (11 200:1)

umschließen unter Ausbildung einer Nahrungsvakuole, welche zum Tier wandert, oder ob die Nahrungsorganismen in ein Bündel von Cytoplasmasträngen „eingeklemmt“ befördert werden.

Querschnitte durch Hefe-transportierende Reticulopodien (Abb. 2) zeigen den Feinbau „zusammengesetzter“¹ Rhizopodien. Die Hefezellen (H) liegen extrazellulär zwischen einer Vielzahl größerer, kleiner und feinsten Cytoplasmastränge (C und CS). Die kleinen, unter 1μ breiten Cytoplasmastränge scheinen für den Transport von besonderer Bedeutung zu sein (Abb. 2 und 3, CS): Sie sind zahlreich vorhanden und umgeben die Hefezellen oft als konzentrisches Bündel im Abstand von $0,05 \mu$ bis wenige Zehntel μ . An einzelnen Stellen (Abb. 3, Pfeilmarkierung) stößt die Zellmembran der Cytoplasmastränge direkt an die Hefezellwand (ZW). Ob es sich bei diesen Berührungsstellen um ein „chemisches“ Aneinanderhaften von Rhizopodienmembran und Hefezellwand handelt, oder ob nur ein räumliches Aneinanderliegen der beiden Strukturen vorliegt, kann nicht entschieden werden.

Längsschnitte durch Hefezellen-befördernde Rhizopodien zeigen im wesentlichen dasselbe Bild wie das in den Abbildungen 4 und 5 dargestellte und im Bereich der Schalenöffnung längsgeschnittene, dicke Rhizopodienbündel. Die Nahrungsorganismen (kariert) werden nicht zwischen parallele Cytoplasmastränge eingeklemmt transportiert, sondern sie sind allseits von einem dichten Netzwerk von Cytoplasmasträngen umspinnen. Allerdings findet man die in Querschnittbildern (vgl. Abb. 2 und 3) auftretende regelmäßige konzentrische Anordnung feinsten Cytoplasmastränge um die Hefezellen hier kaum. Insgesamt scheinen die unregelmäßigen, ebenso wie in Querschnitten isoliert liegenden Schnittprofile der Unterstränge eine etwas stärkere Längenausdehnung in der Strömungsrichtung des Rhizopodiums und somit in der Transportrichtung aufzuweisen.

Die Hefezellen werden also mit den Cytoplasmasträngen der Rhizopodien in den Schalenraum transportiert und sind dann in den Lakunen (L) des gesamten Hohlraumsystems anzutreffen (Abb. 4 und 6). Eine vorzugsweise Anhäufung von Nahrungsorganismen in bestimmten Bezirken des Protoplasten ist nicht zu beobachten.

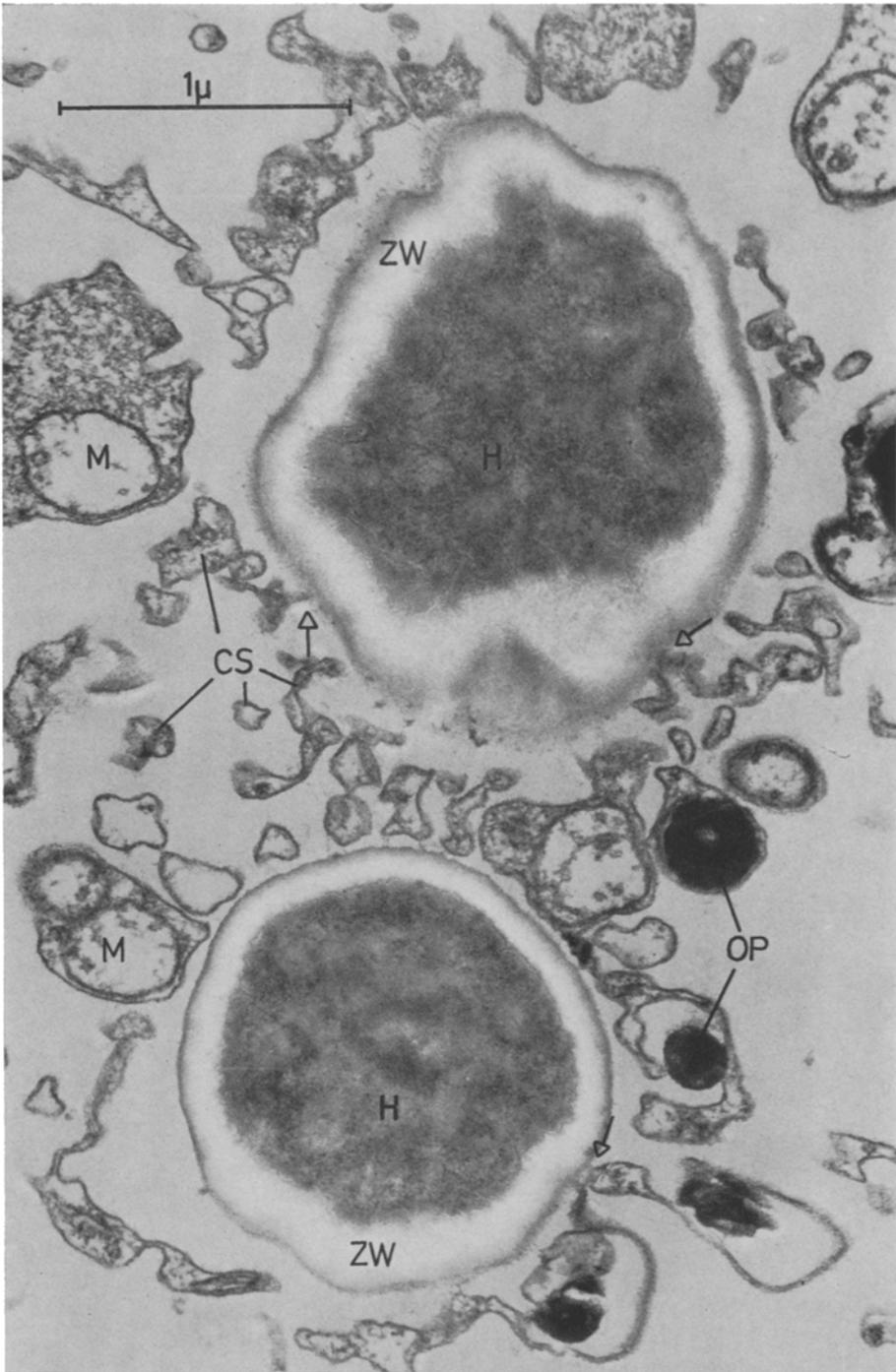
Verdauung von Nahrungsorganismen im Zell-Leib

Um die Frage zu klären, ob die Beuteorganismen auch in den Lakunen des Hohlraumsystems verdaut werden oder ob sie dazu in Verdauungsvakuolen eingeschlossen werden, wurden Aussehen und Verbleib der Hefezellen im beschalteten Zellkörper nach unterschiedlich langer Hefezugabe untersucht (13 min nach Hefefütterung: Abb. 4; ca. $3\frac{1}{2}$ Std nach Hefezugabe: Abb. 7; 5 Std nach Hefefütterung: Abb. 6).

Die Hefezellen (H, Abb. 2, 3, 6, 7) sind von einer ca. $140\text{--}250 \text{ m}\mu$ dicken Zellwand (ZW) umgeben. Diese besteht aus einer schmalen kontrastreichen Außenschicht und einer dickeren kontrastlosen Innenschicht, der das Plasmalemm unmittelbar anliegt.

Das Cytoplasma unverdauter Hefezellen ist sehr dicht, Zelldifferenzierungen sind kaum zu erkennen (Abb. 2, 3, z. T. auch in Abb. 6 und 7). Die Strukturhaltung ist

¹ Zur Definition „zusammengesetzter“ und „einheitlicher“ Rhizopodien siehe LENGSELD (1969b).



im Vergleich mit den von MARQUARDT (1962), DIXON & ROSE (1964), ROBINOW & MARAK (1966) und McCLARY & BOWERS (1967) veröffentlichten elektronenmikroskopischen Aufnahmen von *Saccharomyces cerevisiae* „schlecht“, was wahrscheinlich durch das für Hefen unphysiologische Milieu des Seewassers bedingt ist.

Wenige Minuten nach Hefefütterung scheinen die aufgenommenen Hefezellen durchweg unverändert. Man kann jedoch bei einigen Hefezellen in der hellen Innenschicht der Zellwand radial verlaufende, dunkle Schatten feststellen, wie sie auch schon bei den von den Rhizopodien transportierten Zellen auftreten können (Abb. 2, Pfeilmarkierung) und gewöhnlich ebenfalls bei einer Reihe „unverdauter“ (nämlich mit dichtem Cytoplasma gefüllter) Hefezellen im Schalenraum von *Allogromia* noch mehrere Stunden nach Hefezugabe gefunden werden (Abb. 6 und 7b, Pfeilmarkierung). Diese „Schattenstrukturen“ sind vielleicht ein Anzeichen beginnender Verdauung, denn sie kommen bei den im Kulturmedium verbliebenen Hefezellen nicht vor.

Für eine solche Deutung spricht auch ein Vergleich mit elektronenmikroskopischen und chemischen Befunden an lysierten Mikroorganismen (SALTON 1960, 1964, SLADE & SLAMP 1960, PELZER 1965). Danach lysiert der Protoplast erst, nachdem die an die Stützmembran angelagerte Schicht aus Proteinen, Polysacchariden, Lipiden etc. weg gelöst ist, so daß der Zellinhalt ungehindert durch die Maschen des Mureinnetzes ausfließen kann. Die Stützmembran bleibt dabei erhalten.

Untersucht man Allogromien etwa $3\frac{1}{2}$ Std nach Hefezugabe, so weisen zwar die meisten aufgenommenen Nahrungsorganismen dieselbe Struktur wie frisch verfütterte auf, aber daneben treten in geringerer Zahl Hefezellen auf, die unterschiedlich weit fortgeschrittene Zerfallsstadien darstellen (Abb. 7). Sie gleichen im Prinzip den bei Lyse von Bakterienzellen beobachteten Abbaustadien (SLADE & SLAMP 1960, SILVA 1967), so daß die in den Abbildungen 7a–d dargestellten Hefezellen als aufeinanderfolgende Verdauungsstadien aufgefaßt werden dürfen. Die Zellwand (ZW) ist anscheinend erhalten geblieben, während das Cytoplasma eine fortschreitende Auflockerung zeigt: Membranöse Strukturen treten immer mehr in Erscheinung (Abb. 7b, mittlere Hefezelle), bis schließlich nur noch wenige Membrangebilde innerhalb der Zellwand vorhanden sind (Abb. 7c). Ein Gerüst der Zellwand, wahrscheinlich die Stützmembran aus Murein, bleibt als unverdauliches Endprodukt abgebauter Hefezellen übrig (Abb. 7d) und wird mit Hilfe der Rhizopodien wieder aus dem Schalenraum hinausgeschafft. Manchmal sind auch die dicken Zellwände fast verdauter oder abgebauter Hefezellen stellenweise durchbrochen.

Ca. 5 Std nach Hefefütterung (Abb. 6) zeigt sich dasselbe Bild wie $1\frac{1}{2}$ Std zuvor. Man kann im Vergleich mit den $3\frac{1}{2}$ Std lang gefütterten Allogromien keine deutliche Vermehrung angedauter bzw. verdauter Hefezellen feststellen. Das deutet darauf hin, daß die Zellen laufend die unverdaulichen Reste ausscheiden und neue Nahrung heranschaffen.

Bei allen untersuchten Individuen bleiben die in den Schalenraum gebrachten Hefezellen immer extrazellulär in den Lakunen des Hohlraumsystems liegen.

Abb. 3: Ausschnittvergrößerung aus Abbildung 2. Die Hefezellen (H) sind von zahlreichen feinen Cytoplasmasträngen (CS) kränzförmig umspinnen. Die Pfeile weisen auf Berührungstellen von rhizopodialen Cytoplasmasträngen und Hefezellwand (ZW) hin. M = Mitochondrium, OP = opake Partikel. (38 800:1)

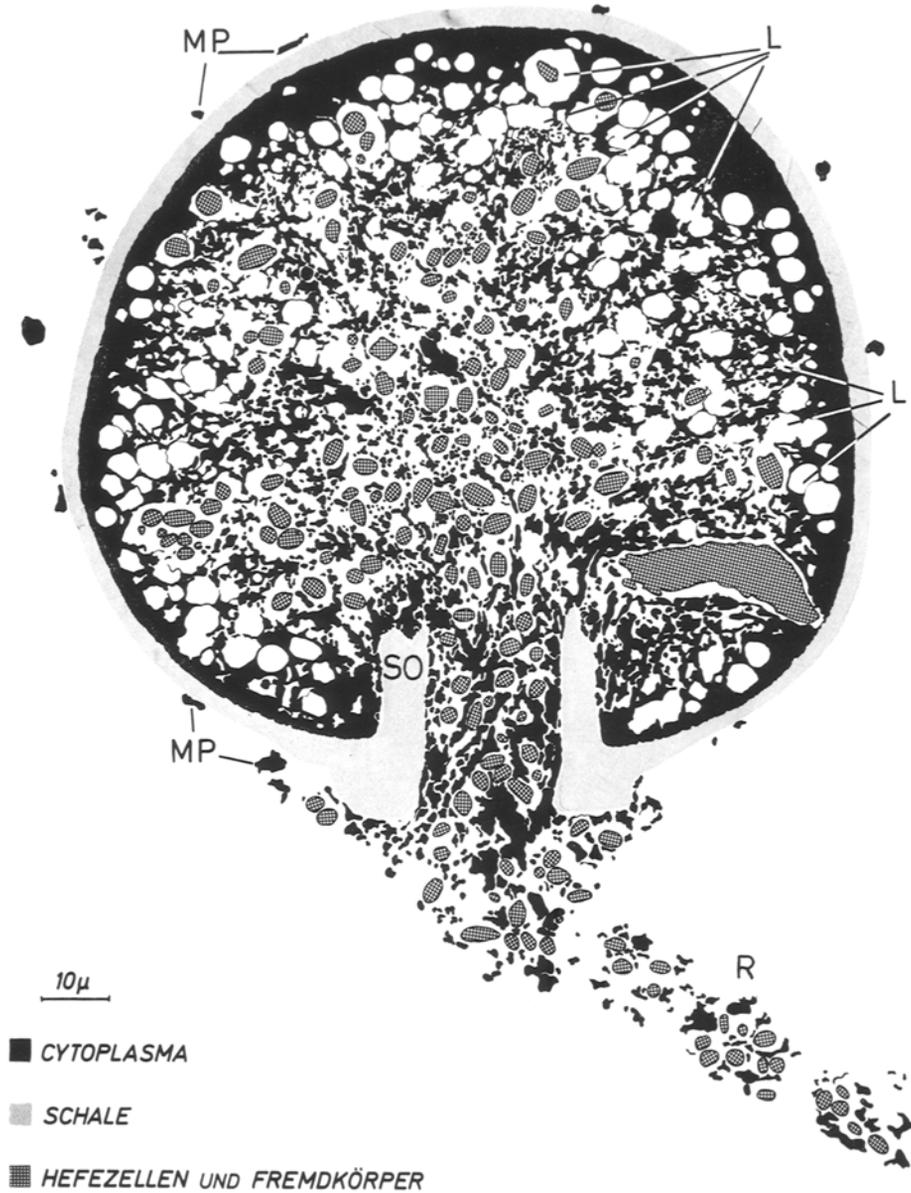


Abb. 4: *Allogromia laticollaris* mit ausgestreckten Rhizopodien 13 min nach Hefefütterung, in halbschematischer Darstellung nach dem Übersichtsbild eines median längs geführten Dünnschnitts. Das Cytoplasma (schwarz) im Inneren der Schale (grau) ist durch ein ausgedehntes, mit dem Außenmedium (Meerwasser) in Verbindung stehendes Hohlräumensystem („Lakunensystem“, weiß) stark aufgelockert und zerklüftet. In den Lakunen (L) dieses extrazellulären Systems sind wenige Minuten nach Hefezugabe zahlreiche Nahrungsorganismen (kariert) zu finden. Diese werden mittels der Rhizopodien (R), zwischen zahlreiche Cytoplasmastränge extrazellulär eingelagert, in den Schalenraum transportiert. MP = Mantelplasma, SO = Schalenmaterial, welches sich im Mündungsbereich in Form eines Hohlzylinders in den Zell-Leib erstreckt. (850:1)

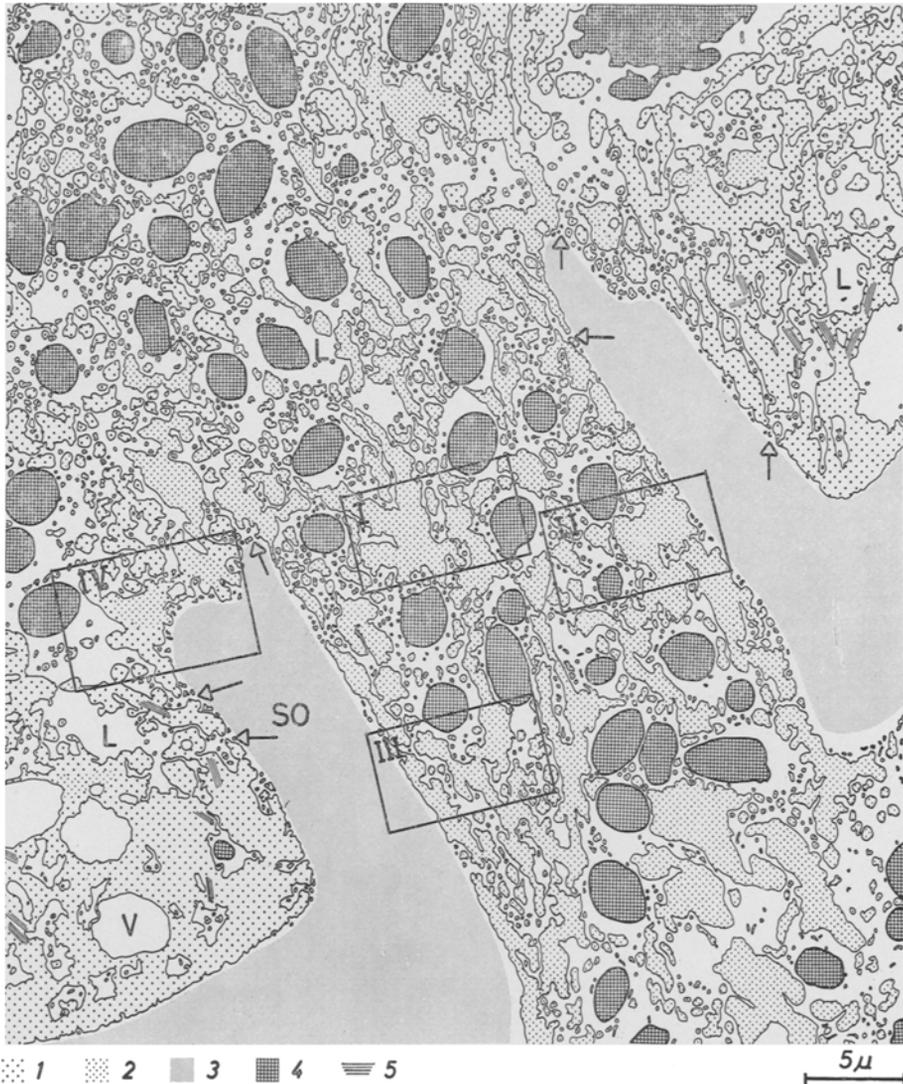


Abb. 5: Ausschnitt aus dem Mündungsbereich einer *A. laticollaris* 13 min nach Hefefütterung, gezeichnet nach einer elektronenmikroskopischen Aufnahme eines medianen Längsschnitts durch die Schalenöffnung (Ausschnittvergrößerung aus Abb. 4). Die an cytoplasmatischen Membranstrukturen reichen Cytoplasmaareale innerhalb der Schale (= 3) sind grob punktiert (= 1), die Bezirke reinen Grundcytoplasmas fein punktiert (= 2). Das Grundplasma-reiche Rhizopodienmaterial (fein punktiert) wird als Bündel von zahlreichen Strängen durch die Schalenöffnung ausgesandt. Die von den Rhizopodien transportierten Nahrungsorganismen (= 4) sind allseits von einem dichten Netzwerk unregelmäßiger, im Schnittbild weitgehend voneinander isolierter Cytoplasmastränge umspinnen und werden so extrazellulär liegend in das Lakunensystem (L) des Zellkörpers befördert. 5 = Golgiaapparat, SO = Schalenmaterial, das sich im Öffnungsbereich in Form eines Hohlzylinders in den Zell-Leib eingestülpt hat, V = Vakuole. Pfeilmarkierungen: Offene Verbindungen des Lakunensystems zur Schale. Die markierten Ausschnitte I-IV sind in LENGSFELD (1969a) als elektronenmikroskopische Bilder wiedergegeben. (2550:1)

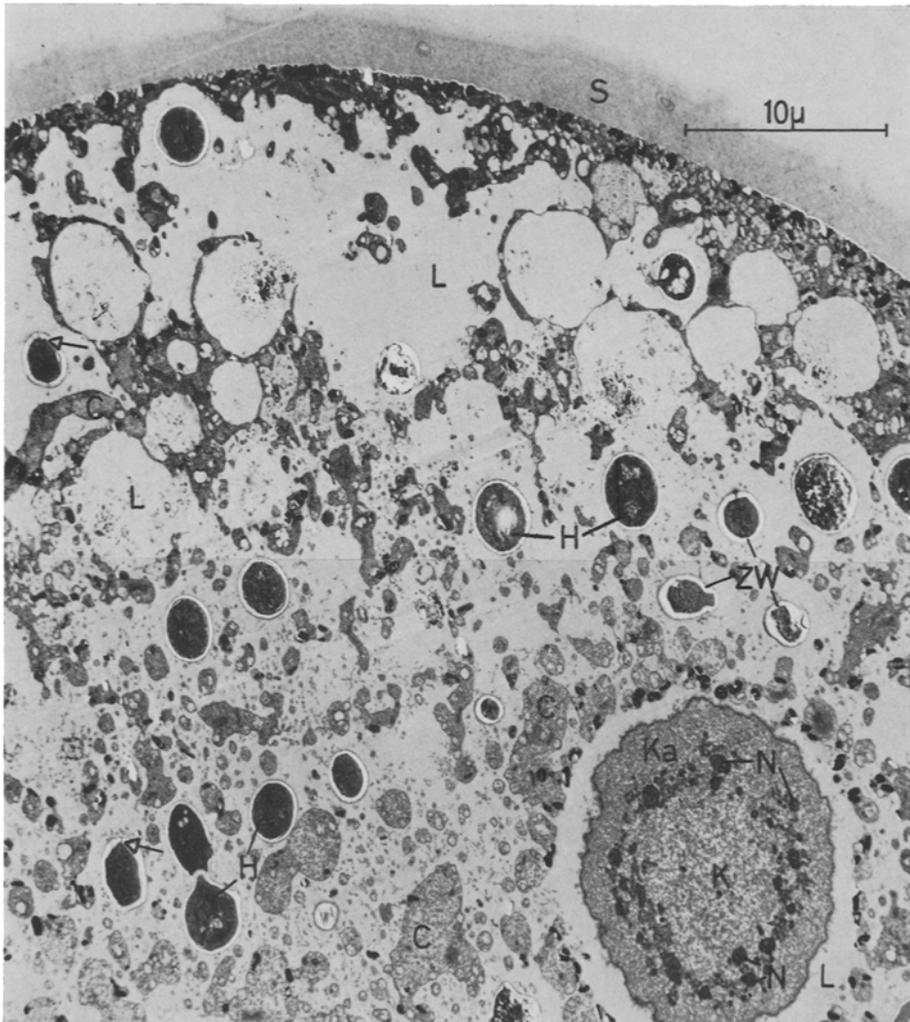


Abb. 6: Medianschnitt durch den Zell-Leib einer ca. $175 \times 190 \mu$ großen *A. laticollaris* mit ausgestreckten Rhizopodien (Ausschnitt), 5 Std nach Hefefütterung. Sämtliche aufgenommenen Hefezellen (H) liegen im Lakunensystem (L), wo sie verdaut werden. Das Hohlräumssystem ist bei dieser Zelle extrem ausgedehnt, so daß es den größten Raum innerhalb der Schale einnimmt und nur von schmalen cytoplasmatischen Stegen und Strängen (C) durchzogen wird. Pfeilmarkierung: Dunkle Schatten in der inneren Zellwandschicht der aufgenommenen Hefezellen. K = Zellkern, Ka = Karyoplasma, N = Nukleolen, S = Schale, ZW = Zellwand der Hefezellen. (2620:1)

Diese Tatsache und das Vorkommen unverdauter bis völlig lysierter Hefezellen in den Lakunen weist darauf hin, daß *A. laticollaris* ihre Beute auch im extrazellulären Gebiet innerhalb der Schale abbaut und sie nicht in spezielle Verdauungsvakuolen einschließt.

In Anbetracht dieses Befundes erhebt sich die Frage, wie eine solche Verdauung vor sich gehen kann, denn die lysierenden Fermente müssen über die in den Hohlräumen vorhandene Flüssigkeit an die Nahrungsorganismen herangelangen und die abgebauten Nahrungsstoffe von dem Cytoplasma der Zelle aufgenommen werden.

Bei kleiner elektronenmikroskopischer Vergrößerung scheinen die Hefezellen frei in den Lakunen zu „schweben“, denn sie liegen größeren Cytoplasmabezirken gewöhnlich nicht auf (Abb. 6). Wie in einer früheren Mitteilung (LENGSFELD 1969a) ausgeführt wurde, sind die Hohlräume von zahlreichen feinen Cytoplasmasträngen von 30–250 $m\mu$ Durchmesser durchzogen. Bei stärkerer elektronenmikroskopischer Vergrößerung erkennt man nun, daß diese feinen Cytoplasmastränge in der Umgebung der Hefezellen meist zahlreich vorhanden sind und die Zellwand der Nahrungsorganismen häufig berühren (Abb. 7, CS). Auf diese Weise besteht enger Kontakt zwischen dem Cytoplasma des verdauenden Organismus und der Beute.

Stark osmiophile Granula kommen oft zahlreich im Hohlraumssystem vor (LENGSFELD 1969a). Sie liegen häufig auffällig nahe bei den Hefezellen oder an Nahrungspartikeln und -resten (vgl. Abb. 12, OG, bei LENGSELD 1969a). Es liegt daher nahe, einen möglichen Zusammenhang zwischen dem Auftreten dieser osmiophilen Granula und dem in den Lakunen stattfindenden Substratabbau zu vermuten.

Die von den Rhizopodien transportierten Hefezellen weisen oft schon im Pseudopodienbereich Veränderungen der Zellwandstruktur auf (Abb. 2, Pfeilmarkierung), welche auf die bereits hier einsetzende Wirkung proteolytischer Enzyme hindeuten scheinen. Vereinzelt kommen – erstaunlicherweise schon 10–15 Minuten nach Hefezugabe – in den Rhizopodien Hefezellen vor, welche dieselbe aufgelockerte Innenstruktur wie die in den Abbildungen 7c und d dargestellten Abbaustadien aufweisen. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei jedoch um verdaute Nahrungsorganismen, die abtransportiert werden, und weniger um Hefezellen, die in den Rhizopodien abgebaut worden sind.

DISKUSSION

Die vorliegenden Untersuchungen zur Nahrungsaufnahme und Verdauung haben ergeben, daß *A. laticollaris* ihre Beute bei Aufnahme und Transport mittels der Rhizopodien nicht allseits mit Cytoplasma umgibt, wie es von SANDON (1934) vermutet und von DOFLEIN & REICHENOW (1953) für die Foraminiferen berichtet wird sowie auch neuerdings auf Grund elektronenmikroskopischer Befunde für die Foraminifere *Myxotheca arenilega* beschrieben wird (SCHWAB 1969²), sondern daß sie Nahrungsorganismen und Fremdkörper extrazellulär, zwischen zahlreiche Cytoplasmastränge eingelagert, in den Schalenraum transportiert (Abb. 2–5). Dabei scheinen die aufgenommenen Partikel, welche oft von zahlreichen feinen Einzelsträngen umspinnen sind, gleichsam von dem Cytoplasma größerer Stränge geschoben zu werden.

Nach LE CALVEZ (1953), DOFLEIN & REICHENOW (1953), GRELL (1956) und

² Nach SCHWAB (1969) werden bei *Myxotheca arenilega* Futterorganismen von den Reticulopodien in Vakuolen aufgenommen; sie sind aber nur an der Peripherie des Rhizopodiums anzutreffen, dort jedoch immer in unmittelbarer Nähe von tubulären Cytoplasmastrukturen.

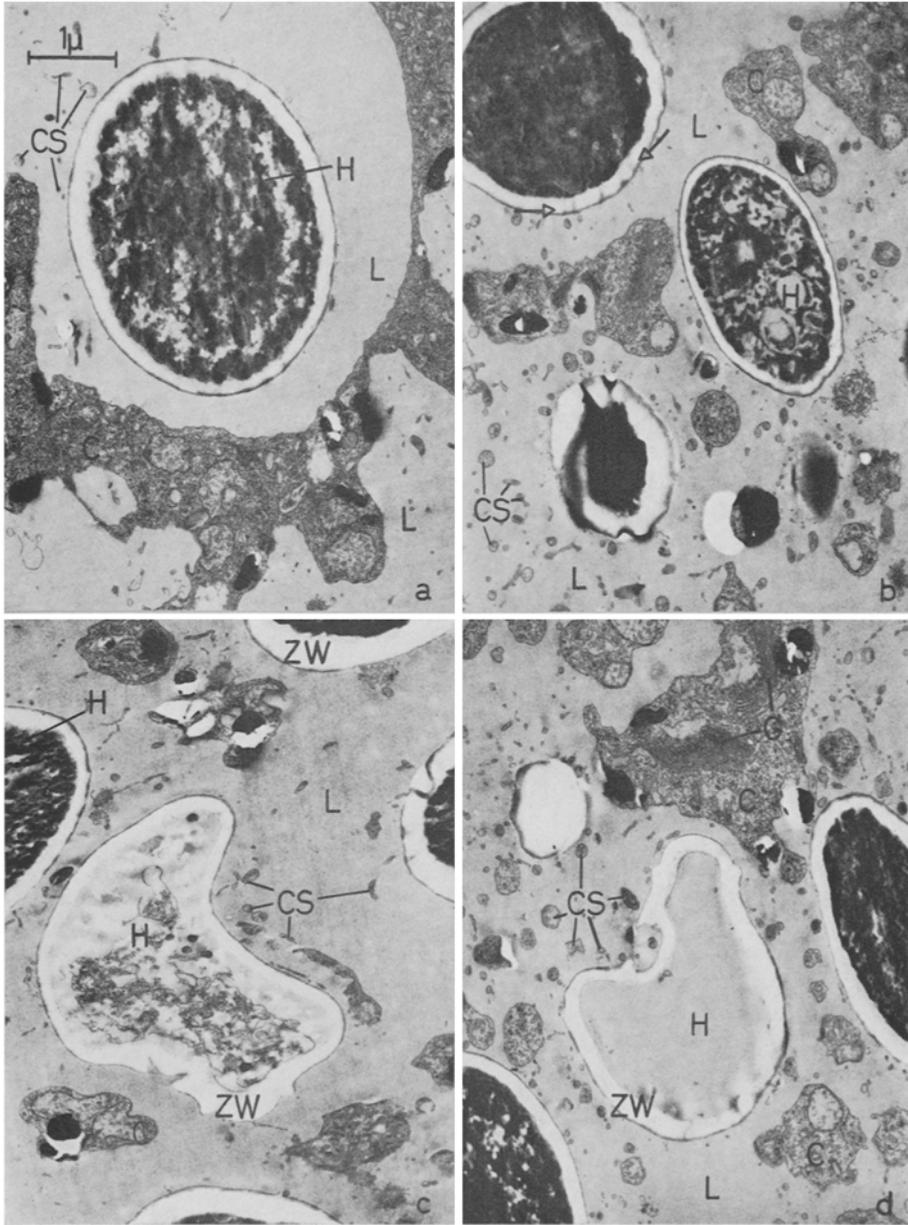


Abb. 7: Hefeabbaustadien im Lakunensystem (L) von *A. laticollaris*, ca. $3\frac{1}{2}$ Std nach Hefefütterung. Die Hefezellen (H) zeigen eine Veränderung der Zellwandstruktur (b, Pfeilmarkierung) sowie eine Verklumpung und fortschreitende Auflockerung des Cytoplasmas; cytoplasmatische Membranstrukturen treten immer mehr in Erscheinung (b und c), bis schließlich die leere Hülle als unverdaulicher Rest übrigbleibt (d). C und CS = Cytoplasmastränge, G = Golgiapparate, ZW = Zellwand der Hefezellen. (11 300:1)

HEDLEY (1964) können bei manchen Foraminiferen bereits im Rhizopodienbereich proteolytische Enzyme wirksam werden, nachdem die von den Rhizopodien erfaßten Beutetiere – möglicherweise durch ein abgesondertes Gift – betäubt oder abgetötet wurden. Für diese Befunde sprechen auch einige Beobachtungen bei *Allogromia*: Schon im Rhizopodienbereich zeigen die als Nahrung aufgenommenen Hefezellen häufig eine Veränderung der Zellwandstruktur und eine Auflockerung des Cytoplasmas. Diese dürfen als Anzeichen beginnender Verdauung gedeutet werden, wie ein Vergleich mit elektronenmikroskopischen Beobachtungen an lysierten Mikroorganismen (SALTON 1960, 1964, SLADE & SLAMP 1960, PELZER 1965, SILVA 1967) aufzeigt.

Auch die endgültige Verdauung der Nahrungsorganismen innerhalb der Schale findet *extrazellulär* in den Lakunen des Hohlraumsystems und nicht (wie bei Amöben und Ciliaten) in speziellen Nahrungsvakuolen statt: Alle in den Ultradünnschnitten gefundenen, halb oder bereits ganz verdauten Hefezellen befanden sich im Lakunensystem, nicht eine einzige in einer echten Vakuole. In Anbetracht dieses Befundes erscheint es zweifelhaft, daß es sich bei den von LEE & PIERCE (1963) bei *Allogromia* sp. NF lichtmikroskopisch beobachteten „Nahrungsvakuolen“ wirklich um echte Nahrungsvakuolen handelt. Auch die von SCHWAB (1969) als „Nahrungsvakuolen“ angesprochenen, Nahrung enthaltenden Räume im Zell-Leib von *Myxotheca arenilega* (Abb. 6, Nv, bei SCHWAB 1969) scheinen keine echten Nahrungsvakuolen zu sein, sondern sind wahrscheinlich ähnlich wie bei *A. laticollaris* Lakunen eines verzweigten Hohlraumsystems³.

Zur Verdauung müssen Fermente vom Cytoplasma abgegeben werden und an die Nahrung herangelangen. Sie müssen dabei ebenso wie in den Verdauungsvakuolen anderer Protozoen einen Flüssigkeitsraum überbrücken. Die Besonderheit liegt aber bei *Allogromia* darin, daß die Enzyme und die beim Abbau gewonnenen Nahrungsstoffe durch extrazelluläres Flüssigkeitsmilieu transportiert werden müssen. Dabei ergibt sich das Problem, ob die Fermente und Substrate nicht in starkem Maße durch die bestehende offene Verbindung zwischen Hohlraumsystem und Außenmedium ins Freie gespült werden und so verloren gehen können. Das mag in geringem Maße der Fall sein. Dennoch scheint die Gefahr einer Auswaschung der Stoffe nicht groß zu sein, da eine erhebliche Flüssigkeitsströmung in den Hohlräumen nicht anzunehmen ist. Außerdem müßten die Stoffe im allgemeinen weite und vielfach gewundene Strecken durch den durch netzförmig verwobene Cytoplasmastränge aufgeteilten und gekammerten Schalenraum nach draußen zurücklegen, während im Vergleich dazu die Überbrückungsräume zwischen den Cytoplasmasträngen und Nahrungspartikeln innerhalb der Schale klein sind.

Den feinen Cytoplasmasträngen, welche auffällig zahlreich in unmittelbarer Nähe der Hefezellen auftreten (Abb. 5 und 7, siehe auch Abb. 9 und 11 bei LENGSELD 1969a), muß eine besondere Bedeutung für den Verdauungsvorgang zugeschrieben werden. Sie tragen wesentlich zu einer Vergrößerung der „inneren“ Zelloberfläche bei, so

³ Für das Vorhandensein eines Lakunensystems auch bei *Myxotheca* – zumindest während einzelner Entwicklungsstadien – spricht das Auftreten zahlreicher unregelmäßiger, lakunenartig zerklüfteter Hohlräume im beschalten Zell-Leib – von SCHWAB als „gelappte Vakuolen“ beschrieben –, welche ebenso wie die Lakunen im Schalenraum von *Allogromia* von zahlreichen feinen (im Schnittbild inselartig erscheinenden) Cytoplasmafäden durchzogen werden (vgl. Abb. 3b, 3e, 6b bei SCHWAB 1969).

daß Substrataufnahme durch Permeation und Enzymabgabe in starkem Maße möglich sind.

Daß eine große Membranoberfläche für Verdauungs- und vor allem für Resorptionsvorgänge von erheblicher Wichtigkeit ist, wurde auch schon durch elektronenmikroskopische Untersuchungen am Dünndarmepithel (ZETTERQVIST 1956) und an den Nahrungsvakuolen – speziell den Digestions- und Resorptionsvakuolen – von *Paramecium aurelia* (SCHNEIDER 1964b) und besonders von *Metafolliculina andrewsi* (UHLIG et al. 1965) aufgezeigt.

Durch die Lage der feinen Cytoplasmastränge in unmittelbarer Umgebung der Beuteorganismen sind darüber hinaus die extrazellulären Transportwege zwischen Nahrungspartikeln und Cytoplasma sehr verringert, ein Tatbestand von wesentlicher Bedeutung. Es ist ferner möglich, daß die feinen Cytoplasmastränge, die sich den Hefezellen unmittelbar anlagern, die Verdauungsenzyme direkt an die Nahrung abgeben und die abgebauten Substanzen aufnehmen, ohne daß ein Stoffaustausch durch das Flüssigkeitsmilieu nötig ist.

Man kann die funktionelle Morphologie des Verdauungssystems bei *Allogromia* mit dem bei höheren Tieren verwirklichten Verdauungstyp vergleichen. In beiden Fällen erfolgt die Verdauung der Nahrungsstoffe *e x t r a z e l l u l ä r*, bei *Allogromia* im Lakunensystem, bei höheren Tieren im Darmtrakt. Die Verdauungsenzyme, im ersten Fall direkt vom angrenzenden Cytoplasma ausgeschieden, im zweiten Fall von Drüsen abgesondert, müssen durch einen Flüssigkeitsraum an die Nahrungsorganismen und -partikel herangelangen. Bei der Aufnahme der verdauten Substrate könnte den feinen, die Lakunen durchziehenden Cytoplasmasträngen die Rolle der resorptiv tätigen Mikrovilli des Darmtrakts zugesprochen werden.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Zur Untersuchung von Nahrungsaufnahme und Verdauung bei der monothalamen Foraminifere *Allogromia laticollaris* wurden Zellen nach einer Hungerperiode von 14–24 Stunden mit *Saccharomyces cerevisiae* oder einzelnen Algenfäden von *Schizothrix calcicola* gefüttert und zu verschiedenen Zeiten nach der Nahrungsaufnahme elektronenmikroskopisch untersucht.
2. *A. laticollaris* umgibt ihre Beute (z. B. Hefezellen) bei Aufnahme und Transport mittels der Reticulopodien *n i c h t* allseitig mit Cytoplasma unter Ausbildung einer Nahrungsvakuole. Statt dessen werden die Nahrungsorganismen nur von einem Netzwerk aus zahlreichen cytoplasmatischen Untersträngen umspinnen und – *e x t r a z e l l u l ä r* liegend – mit Hilfe der Cytoplasmaströmung der Rhizopodien in den Schalenraum transportiert.
3. Die Hefezellen verbleiben dort im Lakunensystem und sind in allen Bereichen innerhalb des Schalenraumes anzutreffen.
4. Die Nahrungspartikel werden auch zur Verdauung nicht in spezielle Nahrungsvakuolen eingeschlossen, sondern in den Lakunen des Hohlraumsystems abgebaut. Die Verdauung erfolgt somit *i n e x t r a z e l l u l ä r e m* Milieu. Den feinen Cytoplasmasträngen, welche die Hohlräume in großer Zahl durchziehen, muß dabei eine besondere Bedeutung für den Stoffaustausch, insbesondere für die Resorption der

verdauten Substrate, zugeschrieben werden. Bei dieser extrazellulären Verdauung im Zell-Leib von *Allogromia* besteht eine Parallele zu der bei höheren Tieren im Darmtrakt erfolgenden Verdauung.

5. Die Ausscheidung der unverdaulichen Nahrungsreste geht auf gleiche Weise vor sich wie die Aufnahme der Beuteorganismen, nur in umgekehrter Richtung.

Danksagung. Herrn Prof. Dr. K. E. WOHLFARTH-BOTTERMANN danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für wertvolle Hinweise und Unterstützung. Die Untersuchungen wurden durch eine Sachbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt.

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., 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.
- DAHLGREN, L., 1967. On the ultrastructure of the gamontic nucleus and the adjacent cytoplasm of the monothalamous foraminifer *Ovamina opaca* DAHLGREN. *Zool. Bidr. Upps.* **37**, 77–112.
- DIXON, B. & ROSE, A. H., 1964. Observations on the fine structure of *Saccharomyces cerevisiae* as affected by biotin deficiency. *J. gen. Microbiol.* **35**, 411–419.
- DOFLEIN, F. & REICHENOW, E., 1953. Lehrbuch der Protozoenkunde. 6. Aufl. G. Fischer, Jena, T. **1.2**, 1–1213.
- FREUDENTHAL, H. D. & LEE, J. J., 1963. Preliminary observations on the culture requirements of planctonic Foraminifera. *J. Protozool.* **10** (Suppl.), 12–13.
- GRELL, K. G., 1956. Protozoologie. Springer, Berlin, 284 pp.
- HEDLEY, R. H., 1964. The biology of Foraminifera. *Int. Rev. gen. exp. Zool.* **1**, 1–45.
- 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., 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. (15th Meeting of the Society of Protozoologists. Oregon 1962.) *J. Protozool.* **9** (Suppl.), 16–17.
- LENGSFELD, A. M., 1969a. Zum Feinbau der Foraminifere *Allogromia laticollaris*. I. Mitt. Zellen mit ausgestreckten und eingezogenen Rhizopodien. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **19**, 230–261.
- 1969b. Zum Feinbau der Foraminifere *Allogromia laticollaris*. II. Mitt. Ausgestreckte und durch Abreißen isolierte Rhizopodien. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **19**, 262–283.
- McCLARY, D. O. & BOWERS, W. D., 1967. Structural differentiation of obligately aerobic and facultatively anaerobic yeasts. *J. Cell Biol.* **32**, 519–524.
- MARQUARDT, H., 1962. Der Feinbau von Hefezellen im Elektronenmikroskop. II. Mitt. *Saccharomyces cerevisiae*-Stämme. *Z. Naturf.* **17b**, 689–695.
- MÜLLER, M., RAPPAY, G., TÓTH, E. & TÓTH, J., 1961. Über die Nahrungsaufnahme und Verdauung bei Protozoen. I. Abbau der Nahrungsorganismen in *Amoeba proteus*. *In: Makro-*

- phagen und Phagocytose. Hrsg. von I. Törö. Akadémiai Kiadó, Budapest, 147–153. (*Symp. biol. hung.* 2.)
- & RÖHLICH, P., 1961. Studies on feeding and digestion in Protozoa. II. Food vacuole cycle in *Tetrahymena corlissi*. *Acta microbiol. hung.* **10**, 297–305.
- — & TÖRÖ, I., 1965. Studies on feeding and digestion in protozoa. VII. Ingestion of polystyrene latex particles and its early effect on acid phosphatase in *Paramecium multimicronucleatum* and *Tetrahymena pyriformis*. *J. Protozool.* **12**, 27–34.
- — TÓTH, J. & TÖRÖ, I., 1963. Fine structure and enzymic activity of protozoan food vacuoles. In: *Lysosomes*. Ed. by A. V. S. DeReuck & M. P. Cameron. Little, Brown & Co., Boston, Mass., 201–225. (*Ciba Fdn Symp.*)
- & TÖRÖ, I., 1962. Studies on feeding and digestion in protozoa. III. Acid phosphatase activity in food vacuoles of *Paramecium multimicronucleatum*. *J. Protozool.* **9**, 98–102.
- — POLGÁR, M. & DRUGA, A., 1963. Studies on feeding and digestion in Protozoa. VI. The effect of ingestion of non-nutritive particles on acid phosphatase in *Paramecium multimicronucleatum*. *Acta biol. hung.* **14**, 209–213.
- TÓTH, J. & TÖRÖ, I., 1962a. Studies on feeding and digestion in Protozoa. IV. Acid phosphatase and nonspecific esterase activity of food vacuoles in *Amoeba proteus*. *Acta biol. hung.* **13**, 105–116.
- — — 1962b. Studies on feeding and digestion in Protozoa. V. Demonstration of some phosphatases and carboxylic esterases in *Paramecium multimicronucleatum* by histochemical methods. *Acta biol. hung.* **13**, 283–297.
- PELZER, H., 1965. Ein einfaches Verfahren zur Gewinnung beliebig großer Mengen bakterieller Zellwände und Stützmembranen. *Arch. Mikrobiol.* **50**, 334–342.
- ROBINOW, C. F. & MARAK, J., 1966. A fiber apparatus in the nucleus of the yeast cell. *J. Cell Biol.* **29**, 129–151.
- SALTON, M. R. J., 1960. *Microbial cell walls*. J. Wiley & Sons, New York, 94 pp.
- 1964. *The bacterial cell wall*. Elsevier, Amsterdam, 293 pp.
- SANDON, H., 1934. Pseudopodial movements of Foraminifera. *Nature, Lond.* **133**, 761–762.
- SCHNEIDER, L., 1964a. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Ernährungsorganellen von *Paramecium*. I. Der Cytopharynx. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* **62**, 198–224.
- 1964b. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Ernährungsorganellen von *Paramecium*. II. Die Nahrungsvakuolen und die Cytopyge. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* **62**, 225–245.
- SCHWAB, D., 1969. Elektronenmikroskopische Untersuchung an der Foraminifere *Myxotheca arenilega* SCHAUDINN. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* **96**, 295–324.
- SILVA, M. T., 1967. Electron microscopic aspects of membrane alterations during bacterial cell lysis. *Expl Cell Res.* **46**, 245–251.
- SLADE, H. D. & SLAMP, W. C., 1960. Studies on *Streptococcus pyogenes*. V. Biochemical and microscopic aspects of cell lysis and digestion by enzymes from *Streptomyces albus*. *J. Bact.* **79**, 103–112.
- UHLIG, G., KOMNICK, H. & WOHLFARTH-BOTTERMANN, K. E., 1965. Intrazelluläre Zellzotten in Nahrungsvakuolen von Ciliaten. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **12**, 61–77.
- WOHLFARTH-BOTTERMANN, K. E., 1957. Die Kontrastierung tierischer Zellen und Gewebe im Rahmen ihrer elektronenmikroskopischen Untersuchung an ultradünnen Schnitten. *Naturwissenschaften* **44**, 287–288.
- 1961. Cytologische Studien. VIII. Zum Mechanismus der Cytoplasmastromung in dünnen Fäden. *Protoplasma* **54**, 1–26.
- ZETTERQVIST, H. A., 1956. The ultrastructural organization of the columnar absorbing cells of the mouse jejunum. Godvil, Stockholm.

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