

BAYERISCHE AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE
ABHANDLUNGEN · NEUE FOLGE, HEFT 149

MICHAEL LEINER

Über die Rolle der symbiontischen Bakterien
in *Pelomyxa Palustris* GREEFF bei der Atmung
und Fortpflanzung des Tieres

Mit 60 Abbildungen auf 28 Tafeln

Vorgelegt von Herrn Hansjochem Autrum
in der Sitzung vom 23. Oktober 1970

MÜNCHEN 1971

VERLAG DER BAYERISCHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
IN KOMMISSION BEI DER C.H. BECK'SCHEN VERLAGSBUCHHANDLUNG MÜNCHEN

ISBN 3 7696 2539 0

Druck der C. H. Beck'schen Buchdruckerei Nördlingen
Printed in Germany

In dankbarer Erinnerung an meinen Aufenthalt
im alten Zoologischen Institut der Universität München
von 1920 bis 1922 und an meine verehrten Lehrer,
die Professoren Richard HERTWIG, Karl von FRISCH und Paul BUCHNER

Inhalt

Zusammenfassung	7
Summary	8
Einleitung	9
1. Pelomyxa palustris besitzt keine Mitochondrien	9
2. Die schmalen und die breiten symbiontischen Pelomyxa-Bakterien	10
3. Die Fortpflanzung der Pelomyxa palustris durch polyploide Kerne	11
4. Die Atmung von Pelomyxa palustris	11
5. Über die weiteren Aufgaben der breiten Bakterien	13
a) Die Bildung von Tochterkernen	14
b) Die Geamontogamie	15
Diskussion	17
Schriftenverzeichnis	22
Schriften zum Vergleich mit der Fortpflanzung anderer Einzeller	25
Schriften über Symbiosen anderer Protozoen mit Bakterien	27
Tafeln 1-28	

Mitarbeiter

Folgende Mitarbeiter haben sich im Verlaufe der Zeit an den Untersuchungen beteiligt: D. K. BHOWMICK 1965, Gerhard BLASCHKE 1966–68, Margarete FISCHER 1962–67, Klaus KÖNIG 1967, Margarete PFAUTSCH 1962–66, Ingeborg RAU 1965–67, Dora SCHMIDT 1953/54, Friedrich SCHWEIKHARDT 1965/66, Fritz STROMAN 1964–66, Maria WOHLFEIL 1951–54, Helmut WALDNER 1955/56.

Frl. Dr. Margarete PFAUTSCH hat die meisten der hier veröffentlichten Zeichnungen angefertigt. In diesem Aufsatz sind nur einige Ergebnisse der angeführten Mitarbeiter benutzt.

Zusammenfassung

1. In *Pelomyxa palustris* leben anscheinend 2 Sorten von symbiontischen Bakterien, Stäbchen von unterschiedlicher Dicke und von etwa 3–20 μm Länge. Die breiten Stäbchen (2–4 μm dick) bilden sich aus den schmalen durch Kopulation, meistens an der Kernmembran. Die schmalen Stäbchen (1 μm dick), die zuerst, z. B. im Frühjahr, die Hauptmenge in dem Wirtstier ausmachen, umhüllen später die jungen Pelomyxenkerne und bilden sich an den Kernen zu breiten Bakterien um. Schließlich sind dann mehr breite als schmale Stäbchen vorhanden (Sommer, Herbst).

2. Die symbiontischen Bakterien der *Pelomyxa* haben die Atmung an Stelle der fehlenden Mitochondrien übernommen. Sie enthalten die ganze Atmungskette. Aus den Versuchen mit Atmungshemmern kann geschlossen werden, daß die Atmungsfermente der *Pelomyxa*-Bakterien von den Atmungsfermenten der höheren Organismen weit abweichen und den Fermenten rezenter Bakterien ähnlich sind.

3. Die breiten Bakterien, welche die proliferierenden Kerne umhüllen, haben noch andere Stoffwechsel-Aufgaben. Sie liefern den Kernen ATP und sind mit den Randnucleolen der Pelomyxenkerne zusammen an den Stoffwechsel-Geschehnissen beteiligt, die zur Bildung von neuen Kernen oder von Gameten führen.

4. Die Fortpflanzung der *Pelomyxa* durch polyploide Kerne verläuft über eine Verschmelzung der Kerne, bis nur noch 3–4 übrig sind. Hierbei spielen die breiten Bakterien keine Rolle mehr. Sie lösen sich von den Kernen und bilden beim Zerfall viele kleine Sporen, aus denen schmale Bakterien entstehen, welche sich im Cytoplasma verteilen. Die breiten Bakterien sind also nur eine vorübergehende Erscheinungsform der symbiontischen Bakterien.

5. Außer den Zygotenzysten aus den Gameten-Kopulationen bilden sich im Herbst und Winter viele vegetative Cysten, die Kerne und Cytoplasma mit schmalen Bakterien enthalten.

**Summary. On the functions of the symbiotic bacteria in *Pelomyxa palustris* GREEFF
at respiration and proliferation**

1. In *Pelomyxa palustris* there appear to live two sorts of symbiotic bacteria, rods of varying thickness and approximately 3–20 μm in length. The broad rods, however, (2–4 μm thick) are formed from the narrow ones by copulation, this mostly taking place at the membran of the nucleus. The narrow rods (1 μm thick), which at first (e. g. in spring) make up the greater part of the bacteria present in the host, later on form an envelope around the young *Pelomyxa*-nuclei. Near the nuclei they turn into broad rods. Finally (summer and autumn) more broad bacteria are found than narrow-ones.

2. The symbiotic bacteria have taken over the respiratory functions in place of the missing mitochondria. The bacteria contain the complete respiratory chain. From the experiments with inhibitors of respiration, however, it may be concluded that the respiration enzymes of the *Pelomyxa*-bacteria differ greatly from those of higher organisms and bear resemblance to the enzymes of recent bacteria.

3. The broad bacteria, which envelop the proliferating nuclei, have further metabolic functions. They provide the nuclei with ATP, and together with the nucleoli at the border of the nuclei, they take part in the metabolic processes leading to the formation of new nuclei or of gametes.

4. The reproduction of *Pelomyxa* by polyploide nuclei is achieved by a fusion of the nuclei, until only 3–6 of these remain. The broad bacteria play no further part in this process. They become detached from the nuclei and, as they decompose, they form numerous spores from which the narrow rods emerge and are dispersed over the cytoplasm. Thus the broad rods are only a transitory form of the symbiotic bacteria.

5. In addition to the zygote-cysts from the copulating gametes there arise many vegetative cysts in autumn and winter containing nuclei and cytoplasm with narrow rods.

Einleitung

Die lebenden Zellen haben während der langen Phylogenie eine sehr große, aber nicht abschätzbare physiologische Entwicklung durchgemacht. Sie wurden bei den höheren Wirbeltieren physiologisch so kompliziert und in sich abgeschlossen, daß sie das Eindringen von fremden einfachen Lebewesen wie Bakterien, Hefen, Viren oder einzelligen Pflanzen nicht ohne Störung des physiologischen Gleichgewichts überstehen können. Anders verhält es sich bei den Einzellern und phylogenetisch tiefer stehenden Vielzellern. Bei ihnen sind die Zellen in dieser oder jener Hinsicht noch unfertig, sie haben physiologische Lücken, die nicht von der ganzen körperlichen Organisation ausgefüllt werden können. Der Stoffwechsel vieler niederer Zellen wird daher durch manche Eindringlinge („Infektionen“) ergänzt. Er wird oft durch Zoochlorellen, Blaualgen, Hefen oder Bakterien so vervollständigt, daß eine höhere Organisation und eine innige Verquickung beider Lebewesen entsteht (wie z. B. bei dem Einzeller *Pelomyxa palustris*). Die beiden Kontrahenten können nicht mehr ohne Schaden getrennt werden, etwa durch Antibiotika, da sie vollständig aufeinander angewiesen sind und nur zusammen ein lebensfähiges Ganzes ergeben. *Pelomyxa palustris* ist ein einfaches Beispiel solch eines Zusammenlebens, das vielleicht schon vor 1–2 Milliarden Jahren entstanden ist. Aber gerade diese Ursprünglichkeit ergibt vielleicht Hinweise, die für die Betrachtung des Lebens der Zelle im allgemeinen neues Verständnis bringt.

1. *Pelomyxa palustris* besitzt keine Mitochondrien

Es ist bekannt, daß bei dem großen Einzeller *Pelomyxa palustris*, einem vielkernigen amöbenartigen Tier, welches an der Oberfläche des Schlammes von flachen Süßwasserstellen lebt (Abb. 1), wie bei fast allen freilebenden eukaryonten Einzellern eine Atmung festgestellt ist, wenn auch eine nicht sehr große ($Q_{O_2} = 0,2-0,5$). *Pelomyxa* besitzt die ganze Atmungskette der höheren Organismen, die Dehydrogenasen mit den Cofermenten NAD und FAD und das Cytochromsystem (LEINER et al., 1968). Auch hat es Ubichinon (Abb. 2). Die Respirationskette hat sonst bei allen eukaryonten Zellen ihren Sitz in den Mitochondrien. *Pelomyxa palustris* besitzt aber keine Mitochondrien (LEINER et al., 1954 und DANIELS et al., 1966). Dafür hat das Tier symbiontische Bakterien, in denen die ganze oder mindestens der Hauptteil der Atmung nachgewiesen ist. Wenn man die Bakterien aus einem Pelomyxen-Homogenat durch Zentrifugieren, wie sonst die Mitochondrien, von dem übrigen Homogenat trennt, so wird bei der Bakterienfraktion bei weitem der Hauptteil der Atmung nachgewiesen, obwohl sie nur einen geringen Bruchteil vom Gewicht des ganzen Homogenats ausmachen. Der sehr kleine Atmungsanteil, welcher noch im übrigen Homogenat angetroffen wird, kann wohl auf die nicht abgetrennten Bakterienreste zurückgeführt werden.¹

¹ Die Kernfraktion des Homogenats hatte manchmal eine, im Verhältnis zur Bakterienfraktion sehr kleine, O_2 -Aufnahme. Da aber im lebenden Tier die Bakterien an den Kernen hängen und sich wohl nicht immer bei der Homogenisierung alle von den Kernen lösen, kann man diese kleine O_2 -Aufnahme den hängen-gebliebenen Bakterien zuschreiben.

2. Die schmalen und die breiten symbiontischen *Pelomyxa*-Bakterien

Die symbiontischen Bakterien der *Pelomyxa palustris*, durchschnittlich etwa 3–20 μm lange Stäbchen (Abb. 3), verhalten sich während der Entwicklung ihres Wirtstieres so einzigartig, daß es sich lohnt, ihr Verhalten eingehend zu studieren.

Solange die vielen Kerne des Wirtstieres noch jung und klein sind (3–10 μm im Durchmesser), z. B. im zeitigen Frühjahr bei ganz kleinen *Pelomyxen*, sieht man im Cytoplasma der Tiere nur schmale Stäbchen (höchstens 1 μm dick), und um die kleinen Kerne befinden sich keine solchen (Abb. 4 und 5).

Zu der Zeichnung Abb. 5 sei folgendes bemerkt: Selten trifft man *Pelomyxen* wie die abgebildete, die aus einem stark vakuolierten Zentrum und einer dichteren umhüllenden Schicht bestehen. Im Zentrum befinden sich nur ältere Kerne und in der äußeren Schicht, die sich während der Präparation etwas abtrennt, nur ganz junge Kerne, aber sehr viele nur schmale Bakterien im Cytoplasma, die nicht um die Kerne herum liegen. Im Zentrum befinden sich um die älteren Kerne viele breite Bakterien (2–4 μm dick) und das Cytoplasma enthält nur schmale Stäbchen.

Nachdem die jungen *Pelomyxen*-Kerne herangewachsen sind, werden sie von einer allmählich immer dichter werdenden Hülle schmaler Bakterien umgeben (Abb. 6).

In Abb. 6a ist das Eisenhämatoxylin so wenig ausgezogen, daß man die schmalen Bakterien im Cytoplasma gut sehen kann. Abb. 6b zeigt die normale Differenzierung.

Die Hülle breiter Bakterien um die älteren Kerne ist selten vielschichtig. Vielleicht ist Abb. 7 nur ein krankhafter Zustand. Hier sind auch die schmalen Bakterien im Cytoplasma zu kleinen Klümpchen zusammengeballt.

Abb. 8 bringt eine elektronenoptische Aufnahme eines älteren Kernes mit Bakterienhülle. In ihr sieht man viele breite Bakterien im Querschnitt und an 3 Stellen schmale Stäbchen, die paarweise zusammenliegen und deren kapselähnliche Hüllen schon verschmolzen sind.

Die breiten Bakterien entstehen durch Aneinanderlegen der Länge nach von 2 schmalen Bakterien und ihr Verschmelzen (Kopulation), meistens in unmittelbarer Nähe der älteren Kerne (Abb. 8 und 9). Die Abbildung 9 ist eine Zusammenstellung derartiger Paarlinge, gezeichnet nach lichtmikroskopischen und elektronenmikroskopischen Schnittbildern. Abbildung 10 zeigt die Bakterienhülle um die Kerne im Verlaufe ihres Wachstums, als Umzeichnungen von Photographien, unter Nichtbeachtung der Größenunterschiede der Kerne. Abb. 11a bringt das Lichtbild aus einem 7 μm dicken Schnittpräparat (photographisch vergrößert), auf dem die breiten Bakterien hauptsächlich die Kerne umhüllen und die schmalen vorwiegend auf das Cytoplasma beschränkt sind. Daneben (Abb. 11b) das gleiche Bild, in dem die Bakterien mit Tusche nachgezeichnet sind.

In Abb. 12 wird die Bildung breiter Bakterien durch Paarung schmaler Stäbchen in einer Reinkultur gezeigt. Die Bakterien wurden auf einen festen Nährboden mittels eines Distributeurs so übersprüht, daß nur einzelne Bakterien auf den Nährboden der Petrischalen kamen. Es mußten Klonkulturen entstehen. Nach dem Sichtbarwerden der Kulturen wurden GRAM-Präparate gemacht: a) als die Kultur gerade sichtbar wurde. Es sind nur schmale Stäbchen zu sehen, die häufig paarweise zusammenliegen. b) einige Tage später. Die Paare haben sich enger zusammengeschlossen. c) noch einige Tage später. Die Paare sind zu breiten Stäbchen geworden, die kräftig gewachsen sind.

3. Die Fortpflanzung der *Pelomyxa palustris* durch polyploide Kerne

Es gibt eine Fortpflanzungsart von *Pelomyxa palustris*, bei welcher die vielen Kerne (oft weit über 100) immerfort paarweise verschmelzen, bis nur noch 3–6 übergroße (100 μm und mehr im Durchmesser), also polyploide Kerne, im Cytoplasma zu sehen sind (Abb. 13). Die Pelomyxen häufen bei Beginn dieser Entwicklung sehr viel Glykogen in Form von großen Glykogenkörpern in ihrem Cytoplasma an (Abb. 14b und c). Diese Glykogenkörper werden später aufgelöst (Abb. 14c), und das Glykogen wird diffus im ganzen Cytoplasma verteilt. Die Schicht von Lipid um jeden Glykogenkörper (Abb. 16) verschwindet, und die breiten Bakterien, die schon bei Beginn der Entwicklung die Umgebung der Kerne verlassen haben, sammeln sich um die Glykogenkörper (Abb. 15a und b). Vielleicht sind sie bei der Verteilung des Glykogens und des Lipids ins Cytoplasma beteiligt (?). Mit der Auflösung der Glykogenkörper beginnen die breiten Bakterien ebenfalls zu zerfallen (Abb. 15 und Abb. 17), und zwar in Kügelchen (Sporen), die sich in ihnen gebildet haben (Abb. 18). Wahrscheinlich gehen aus den Sporen die schmalen Bakterien hervor, die in zunehmenden Massen das Cytoplasma der Pelomyxen erfüllen (Abb. 17), wo sie bei Beginn der Kernverschmelzung nur etwa 10% der Bakterien ausgemacht haben. Schließlich sind nur noch schmale Bakterien vorhanden. Eine Hülle von Bakterien um die Kerne wäre bei der Kernverschmelzung hinderlich.

Weil die paarweise Verschmelzung der Pelomyxenkerne so einzigartig ist und unglaublich erscheint, seien eine Anzahl von lichtmikroskopischen Bildern gebracht (1080 \times , photographisch vergrößert) (aus Zelloidinschnitten, gefärbt mit Eisenhämatoxylin und BEST'schem Karmin), durch welche die Schilderung bestätigt wird (Abb. 19a–d und e–h). Abb. 19a–d zeigt anwachsende Größe der Kerne und 19e–f Kernverschmelzungen.

Es ist nun die Frage, in wie fern die Umwandlung in polyploide Kerne und die Speicherung von Glykogen in diesem Ausmaß als Fortpflanzungsmodus angesehen werden kann. Solche Zellen mit polyploiden Kernen wie Abbildung 13 habe ich vereinzelt an allen Hauptfundstätten der *Pelomyxa* gefunden, oft nur mit 1 oder 2–3 Kernen. Es wäre möglich, daß die kompakten, widerstandsfähigen Pelomyxen-Zellen unter geeigneten Umweltbedingungen in so viele Teile zerfallen, wie Kerne vorhanden sind und jeder der polyploiden Kerne, ähnlich wie bei *Aulacantha*, in kleine Kerne zerfiel. Diese würden dann die normale Größe und Form der Pelomyxenkerne durch Wachstum innerhalb des Cytoplasmas, das voller schmaler Bakterien ist, erreichen. Eine Bestätigung einer solchen Vermehrung der Pelomyxen scheint die Tatsache zu sein, daß im Frühjahr manchmal eine Unmenge kleiner Pelomyxen an engbegrenzten Fundstellen angetroffen werden. Vielleicht wird durch diese Kernvorgänge eine genetische Gleichheit der vielen Kerne in der *Pelomyxa* erreicht.

Bei den Pelomyxenrassen, die kein Glykogen speichern, verlaufen die eben geschilderten Vorgänge ohne Glykogenansammlung aber sonst identisch.

4. Die Atmung von *Pelomyxa palustris*

Nach dieser kurzen skizzenhaften Schilderung des morphologischen Verhaltens der Bakterien in den Pelomyxen, wie man es mit dem Mikroskop beobachten kann, sei nun über die physiologische Stellung der Bakterien in ihren Wirtstieren berichtet. Im voraus sei aber gesagt, daß erst wenig sicher bekannt ist und vieles aus der Situation vermutet

werden muß. Seltsam ist ja das Auftauchen der breiten Bakterien bei einem gewissen Stadium der Kerne um diese herum und das Wiederverschwinden um die Kerne, sobald diese in ein anderes Entwicklungsstadium eingetreten sind, und schließlich das vollständige Verschwinden der breiten Bakterien aus den Wirtstieren bei der oben beschriebenen Fortpflanzungsart der Pelomyxen.

Auf mehr gesichertem Boden bewegen sich die Untersuchungen über die Atmung der Pelomyxen. Die Tiere lassen sich eine Zeitlang unter Stickstoff halten. So ist also ihr Sauerstoffbedarf nicht allzu groß. Sie leben auch besser an Orten, an denen Sauerstoffzehrung herrscht. Ihre Gärung wird erhöht durch starken Sauerstoffdruck. Sie scheinen aus einer Erdepöche zu stammen, als die umgebende Atmosphäre noch nicht 21% Sauerstoff besaß, was vor 1–2 Milliarden Jahren der Fall war. Damals ist wohl auch die Hefe entstanden. Wie diese hat *Pelomyxa* eine große aerobe Gärung. Es ist die Glykolyse, bei der aus Glukose über 1,6-Diphospho-Fruktose-Aldolase Brenztraubensäure entsteht.

Es ist nicht anzunehmen, daß die Fermente der Gärung und der Atmung von der Hefe und von *Pelomyxa* chemisch völlig übereinstimmen, und erst recht gleichen sie nicht denen der höheren Organismen. Die Hefen haben Mitochondrien, die Pelomyxen nicht. Auch sind die beiden Zellarten schon in der Glykolyse verschieden, abgesehen davon, daß die Hefen Alkohol erzeugen. Schon der Anfangsschritt der Gärung, die 1,6-Diphosphofruktose-Aldolase, ist verschieden (RUTTER, 1964).

Die Glykolyse von *Pelomyxa* ist auf das Cytoplasma beschränkt, wie die cytochemische Untersuchung über den Sitz der 1,6-Diphosphofruktose-Aldolase I ergeben hat. Die vielen Kerne (ebenso wie die Bakterien der *Pelomyxa*) haben keine Aldolase. Die Kerne können also bei der Gärung nicht selbst Energie (ATP) erzeugen, sondern sind dabei auf ihre Umgebung, wahrscheinlich vor allem die Bakterien ihrer Hülle, angewiesen.

Über die Gärung soll hier nicht weiter berichtet werden. Wir haben uns hauptsächlich mit den Atmungsfermenten beschäftigt wegen der Tatsache, daß die *Pelomyxa* keine Mitochondrien besitzt, welche sonst die Träger der Atmung sind bei allen eukaryonten Tieren. In der Literatur wird betont (z. B. SMITH und MARGOLIASH, 1964, und DUS und KAMEN, 1963), daß sich die Atmungsfermente der Organismen mit einem hohen phylogenetischen Alter stark strukturchemisch unterscheiden von denen der viel jüngeren höheren Organismen. Betrachten wir nach den genannten Autoren das Cytochrom c. Während bei dem Vergleich von Mensch und Menschenaffen nach SMITH und MARGOLIASH in der Polypeptidkette von 104 Aminosäuren nur 1 Aminosäure verschieden ist und beim Vergleich von Mensch und Hund nur 10 Aminosäuren sich unterscheiden, wird beim Vergleich Wirbeltier – Hefe ein Unterschied in 43–48 Aminosäuren angegeben. Die Autoren DUS und KAMEN sind sogar der Meinung, daß sich die Cytochrome der Bakterien (*Rhodospirillum rubrum*, *Chromatium*, *Desulfovibrio* und *Pseudomonas fluorescens*) mit den in den Mitochondrien vorkommenden Cytochromen nicht vergleichen ließen. Vielleicht trifft dies für das Cytochromsystem in den *Pelomyxa*-Bakterien auch zu, obwohl diese Fermente nicht isoliert untersucht wurden, sondern nur mit den Hemmstoffen der höheren Cytochrome getestet wurden. Aber nach diesem Kriterium scheinen auch die andern Atmungsfermente, die FAD- und NAD-Dehydrogenasen, von den entsprechenden Fermenten in den Mitochondrien in ihrer Struktur abzuweichen.

Einige Ergebnisse der Wirkung von Hemmstoffen auf die Atmung von *Pelomyxa* sollen nun gebracht werden, und zwar vergleichend mit *Tetrahymena pyriformis*, einem Vertreter der am höchsten entwickelten Protozoen. BAL (2,3-Dimercapto-Propanol) ist ein mächtiger Hemmstoff bei allen eukaryonten Organismen, so auch bei dem Ciliaten *Tetrahymena* (Abb. 20, 21) in der Gegend zwischen Cytochrom b und c. Aber bei *Pelomyxa*¹ ist BAL

überhaupt kein Hemmer der Atmung, sondern sogar ein mächtiger Aktivator (Abb. 20, 22). *Tetrahymena* scheint in dem Verhalten aller Atmungsfermente den höheren Organismen ähnlicher zu sein als *Pelomyxa*. In der Gegend der Dehydrogenasen der Atmungskette ist Atabrin (ein substituiertes Acridin) ein mäßiger Hemmstoff der Mitochondrien-haltigen Organismen, so z. B. bei *Tetrahymena pyriformis* (Abb. 20, 23). Bei *Pelomyxa* ist Atabrin aber, wie bei den rezenten Bakterien, ein starker Inhibitor der Atmung (70 %) (Abb. 20, 24). Bei Amytal, das in etwa der gleichen Gegend hemmt, ist es umgekehrt, wie die Kurven zeigen (Abb. 20, 25 und 26). In der Gegend von Cytochrom c hemmt Antimycin A die Atmung aller Mitochondrien-haltigen Organismen (Abb. 20 und 27). Bei *Pelomyxa* ist keinerlei Hemmung festzustellen (Abb. 28). Es verhält sich so, wie die meisten rezenten Bakterien. Rotenon (Hemmstoff aus den Wurzeln tropischer Leguminosen) zeigt keine Wirkung auf die Atmung von *Pelomyxa*, es hemmt aber bei den Mitochondrien-haltigen Organismen die Aktivität der NADH-Oxydase, auch bei *Tetrahymena* (Abb. 29).

Als Gesamtergebnis ist zu sagen, daß die Atmung von *Pelomyxa* von derjenigen der höheren Einzeller wie *Tetrahymena* und von allen anderen eukaryonten Zellen stark abweicht. Manches im Verhalten der Atmungsfermente von *Pelomyxa* gleicht dem von rezenten Bakterien. Nachdem der Ort der Atmung bei *Pelomyxa* mindestens in der Hauptsache in den symbiontischen Bakterien liegt, den schmalen und den breiten Stäbchen, muß die Eigenart der Atmungsfermente auch diesen Bakterien zugeschrieben werden.

Als weiterer Beweis dafür, daß alle untersuchten Fermente der Atmungskette von *Pelomyxa palustris* in den symbiontischen Bakterien lokalisiert sind, sollen 3 cytochemische Bilder gezeigt werden (Abb. 30a–c). a: Der Nachweis von Diaphorase (nach BURSTON, 1962), b: Der Nachweis von Succinodehydrogenase (nach BURSTON, 1962) und c: von Cytochromoxydase (nach BUTCHER, DIENGDORF und CHAYEN, 1964). a und b sind Flavofenzyme.

Wenn man vermutet, daß die symbiontischen Bakterien von *Pelomyxa palustris* die Vorstufen der Mitochondrien wären, so bleibt doch der große Unterschied in der Atmungskette der *Pelomyxa* gegenüber den höheren Organismen mit Mitochondrien ein nicht leicht zu überwindendes Hindernis. Ein Hinweis auf die angleichende Evolution ist vielleicht ein Argument.

5. Über die weiteren Aufgaben der breiten Bakterien

Im allgemeinen ist der obligate Sitz der breiten Bakterien um die Kerne, während die schmalen Bakterien im Cytoplasma zerstreut liegen. Nur während der Proliferationsphase, während Tochterkerne und Gameten abgegliedert werden, haben die Kerne eine dichte Hülle breiter Bakterien um sich herum. Darnach, wenn in den allmählich vergehenden Kernen Glykogen gespeichert wird oder wenn die älteren Kerne miteinander verschmelzen in der Fortpflanzung über die Polyploidie, verliert sich die Hülle breiter Bakterien vollständig, und man findet nur noch schmale Stäbchen.

Die Grundform der Symbiose sind die schmalen Bakterien, die breiten sind offenbar nur eine vorübergehende Bildung, die zur Erfüllung bestimmter Aufgaben am Kern dient.

Die breiten Bakterien können zur Zeit der Gametenbildung oder der Abgliederung von Tochterkernen etwa 90 % aller Bakterien im Wirtstier ausmachen. Zu dieser Zeit unterscheiden sie sich von den schmalen Stäbchen durch eine Anzahl von schlauchförmigen Einstülpungen ihrer Protoplasmahaut, die in das Innere der Bakterien führen. Alle diese Ein-

¹ Die Hemmstoffe sind nicht an isolierten Bakterien der *Pelomyxa* getestet worden, sondern nur an den ganzen Tieren, deren Atmung ja auf den symbiontischen Bakterien beruht.

stülpungen haben ein keulenförmig verdicktes Ende (Abb. 31 a und b). Sie sind nur elektronenoptisch zu sehen und haben morphologisch Ähnlichkeit mit den Schläuchen von Mitochondrien, wie man sie an Stelle von Cristae am häufigsten in den Mitochondrien von Einzellern sehen kann.

Es ist sicher, daß die breiten Bakterien durch ihre Atmung den Kernen, besonders den proliferierenden, die notwendige ATP liefern. Durch Untersuchungen an isolierten Bakterien ist nachgewiesen, daß sie auch dazu imstande sind.

Aber die Lieferung von ATP scheint nicht die einzige Stoffwechselhilfe der Bakterien für den Kern zu sein. Nicht selten sieht man die breiten Bakterien sich wie in Abb. 32, a und b verzweigen. Die Stäbchenform wird mehr oder weniger aufgegeben, und seitliche Arme strecken sich in Richtung der Kerne (Abb. 32 b), oder die Verzweigungen sehen im Querschnitt wie eine sternförmige Figur aus (Abb. 32 a). Auffallend ist auch, daß sich der optisch leere Hof um die Bakterien außerordentlich vergrößert (Abb. 32), so als ob eine Flüssigkeit von den Bakterien abgeschieden bzw. vom Wirtstier um das Bakterium abgesondert würde.

Bei isolierten Bakterien (Abb. 3) scheint um die schmalen und breiten Bakterien eine Art „Kapsel“ zu sein, die auch bei elektronenoptischen Aufnahmen ganzer Bakterien wie eine Kapsel aussieht (Abb. 33), aber bei Schnitten durch die Bakterien scheint es, als wäre diese „Kapsel“ eine mehr oder weniger breite „Vakuole“ des Wirtstieres (Abb. 34). Jedenfalls sieht die optisch leere Hülle der Abb. 32 wie eine Flüssigkeitsansammlung durch das Wirtstier aus.

5 a. Die Bildung von Tochterkernen

Der genetische Teil des Pelomyxenkernes liegt in seinem Zentrum. Dort hat ein sonst optisch leeres Bläschen 6 oder im Maximum 12 hetero-chromatische Körnchen (Abb. 37). Die 12 Körnchen trennen sich in zwei Gruppen, ohne eine lichtmikroskopisch sichtbare Mitose, von denen die eine, umgeben von einem optisch leeren Hof, gegen die Kernperipherie wandert (Abb. 35 a und b, 37 h). Dieser Vorgang, der oft in vielen Kernen synchron verläuft, ist schon von früheren Pelomyxen-Untersuchern beobachtet worden. Es wird eine entsprechende Zeichnung von HOLLANDE, 1945 gezeigt (Abb. 35). In 35 b sind die Randnucleolen des Kernes zum größten Teil nach dem Innern gewandert, wo sie das genetische Zentrum umgeben und oft unsichtbar machen. Eine elektronenoptische Aufnahme der gleichen Wanderung der Randnucleolen von DANIELS, BREYER und KUDO, 1966 bringt Abb. 36. Es ist zu vermuten, daß die Randnucleolen an den Vorgängen, die sich im Kernzentrum abspielen, teilhaben, wie auch die Bakterien um den Kern. Cytochemisch ist nachgewiesen, daß die Randnucleolen wie die Bakterien eine Reihe von Fermenten, wie Phosphatasen, besitzen, die bei den Vorgängen im Kernzentrum nötig sind.

Wenn man die Vorgänge im Kern näher betrachtet, so kann man folgenden Verlauf feststellen, der in Abb. 37 in einzelnen Stadien festgehalten ist (Umzeichnungen von Photographien von Kernschnitten). Zunächst treten im zentralen Kernbläschen die heterochromatischen Körnchen (Chromosomen?) stärker hervor. Zuerst zählt man maximal 6 solcher Körnchen, später sind es maximal 12, die manchmal in 2 Reihen liegen. Eine Bezeichnung als „Chromosomen“ sei nicht gewagt (was frühere Beobachter taten), weil man weder Spindel noch Centriole sieht. Je 6 Körnchen treten zu einem Klümpchen zusammen, die auswandernden eher als die zurückbleibenden. Die Photographien zu dem Vorgang der Auswanderung (Abb. 38 a) sind mit lichtmikroskopischer Vergrößerung 1080 x gemacht und dann noch photographisch vergrößert. Die Zeichnungen der Abb. 38 b sind nach solchen photographischen Vorlagen hergestellt.

Es ist anzunehmen, daß die so geschilderte Genteilung im gleichen Kern öfter als einmal geschieht, da man an dem „Mutterkern“ oft mehr als *einen* kleinen Kern sieht (Abb. 39) und in den Pelomyxen oft mehr ganz junge als ältere Kerne zählt. Das ausgewanderte „Bläschen“ kann verschiedene Formen haben (Abb. 40). Immer ist ein stark chromatisches Zentrum vorhanden, umgeben von einem optisch leeren Hof. Etwas später nimmt das Bläschen eine rundliche Form an, mit mehreren chromatischen Körnchen (Abb. 41). In 41 a sieht man, daß die sehr jungen Kerne noch ein dickes geschlossenes chromatisches Zentrum haben, während in 41 b die chromatische Substanz schon aufgeteilt ist. Es sind neben 4 kleineren Kernen noch 5 sehr viel jüngere zu sehen. Weitere jüngere Kerne sind in Abbildung 4 und 5 wiedergegeben. Nach der so geschilderten Entstehung neuer Kerne geht der Mutterkern zugrunde oder verwandelt sich in einen Glykogenkörper (GOLDSCHMIDT, 1905).

5b. Die Gamontogamie (Gamogonie)

Wie die Bildung neuer Kerne mit der Hülle breiter Bakterien als Energiespender in Verbindung gebracht wurde, so ist die Bakterienhülle offenbar auch bei der Entstehung von Gameten beteiligt. Eine Schilderung der Gamontogamie möge diese Annahme bekräftigen.

Zwischen den Kernen, den Glykogenkörpern und den Nahrungsvakuolen wurden schon vor vielen Jahren kleine Zellen mit 1 oder 2 Kernen gefunden, an denen sich alle Beobachter stießen (Abb. 42–44). Meist wurden sie für parasitische Zellen gehalten, die sich in der großen Pelomyxa entwickelt hätten, auch vom Verfasser dieses Aufsatzes, der die Entwicklung dieser Gebilde jahrelang verfolgte.

Dabei fiel folgendes auf:

1. Diese scheinbaren Parasiten treten etwa in gleicher Entwicklung in den Pelomyxen aller Fundstellen auf, auch in der Pariser Rasse.
2. Sie finden sich nur, wenn proliferierende Pelomyxenkerne vorhanden sind (Abb. 42).
3. Sie speichern in sich viel Glykogen bei denjenigen Pelomyxenrassen, die selbst viel Glykogen speichern können.
4. Sie lassen sich nicht auf Pelomyxen übertragen, die keine proliferierenden Kerne und selbst keine der beschriebenen „Parasiten“ enthalten.

Auf Grund dieser Beobachtungen handelt es sich nicht um „parasitische Amöben“, sondern um die Gamontogamie der *Pelomyxa* mit Reifeteilungen und mit dem Auftreten eines Synkaryons und einer Zygotencyste. Diese Vorgänge vollziehen sich innerhalb der großen Pelomyxen-Mutterzelle. Sie sollen anschließend in ihrem Ablauf geschildert werden.

Ausgangspunkt sind die proliferierenden Pelomyxenkerne und die von diesen ins Cytoplasma abgegebenen „Wanderbläschen“. Zu einer bestimmten Zeit bilden sich aus den „Wanderbläschen“ keine Tochterkerne, sondern Gameten. Beides trifft man nie gleichzeitig in einer *Pelomyxa* an, aber in beiden Fällen verlassen „Wanderbläschen“ den Mutterkern.

Die „Wanderbläschen, welche Gameten werden, bilden etwas Cytoplasma um sich und sind daran zu erkennen. Es werden also selbständige Zellen (Abb. 42 und 43). Diese Zellen verschmelzen dann paarweise und es entstehen 2-kernige Zellen (Abb. 47). Jeder der beiden Kerne macht eine Reduktionsteilung durch und es befinden sich dann 4 Kerne in jeder Zelle, zwei große und zwei kleine (Abb. 44). Die 2 kleinen Kerne verschwinden schnell, und es bleiben von ihnen nur zwei mit Eisenhämatoxylin färbbare Körnchen übrig (Abb. 45 b–d), die im Verlaufe des Wachstums der Zellen auch verschwinden.

Die Abb. 42–44 sind mit dem Zeichenprisma hergestellt aus Präparaten, die mit Eisenhämatoxylin und mit Best'schem Karmin gefärbt waren. Alle Details, auch die Bakterien, sind genau nach den mikroskopischen

Bildern aus 7 μm dicken Schnitten abgezeichnet und das Glykogen ist im Original rot gefärbt (s. Abb. 44 u. 46). Die großen Mutterkerne sind alle im proliferierenden Stadium und von einem Kranz breiter Bakterien umgeben, während die schmalen Bakterien im Cytoplasma verstreut liegen. Abb. 43 zeigt noch drei mit Eisenhämatoxylin blauschwarz gefärbte von dem Muttertier aufgenommene Stärkekörner (43,4) im Cytoplasma neben fünf kleineren Glykogenkörnern (3).

Die Gamontogamie verläuft in den wesentlichen Zügen gleich bei den verschiedenen *Pelomyxa*-rassen, ob sie viel Glykogen speichern oder wenig bis gar keines. Bei den Glykogen-reichen Rassen speichert sich mit der Weiterentwicklung der Gamontogamie immer mehr Glykogen auf, was neben der zunehmenden Größe in den einzelnen Stadien ein Kennzeichen des Entwicklungsganges ist, wie es die Abb. 45–49 erkennen lassen.

Abb. 45 zeigt den Beginn der Entwicklung: a) 2-kernige Zelle gleich nach der Kopulation der zwei Gameten, b–d) die aneinander gepreßten Kerne gleich nach der Reduktionsteilung; die ersten 2 Richtungskörperchen sind nur noch zwei kleine Körnchen, d–f) in der wachsenden Zelle sammelt sich das Glykogen.

Abb. 46 bringt die gleichen Stadien wie die Abb. 45, d–f, aber von einer anderen *Pelomyxa*. Anstelle von 2 zusammengepreßten Kernen sieht man in Abb. 46, a und b je drei chromatische Körnchen statt der zwei Kerne. Es sind dies offenbar die heterochromatischen Anteile der 3 Chromosomen. In Abb. 46, e und f von Zellen aus dem gleichen Muttertier sind die Umrisse der 2 Kerne besser zu sehen.

Während der folgenden Entwicklung (s. Abb. 48) sieht man immer die 3 heterochromatischen Körnchen des Kerns und nach der Verschmelzung der Kerne zum Synkaryon 6 heterochromatische Körnchen der Chromosomen. Kurz vor der Verschmelzung treten noch einmal 2 Richtungskörper (Abb. 48i, e) auf, die in der fertigen Zyste noch zu sehen sind (Abb. 52 u. 54). Das ist also die Äquationsteilung.

Jedes „Wanderbläschen“ hat ursprünglich 6 chromatische Körnchen, wie auch die Tochterkern-Bildung (Knospung, Abb. 37) zeigt. In den zu Gameten umgebildeten „Wanderbläschen“ muß nach der Kopulation eine Reduktionsteilung in jedem Kern stattgefunden haben, wenn dann 3 statt 6 heterochromatische Körnchen zu sehen sind.

Zur weiteren Illustration der geschilderten Vorgänge sei im Lichtbild der Abb. 47 die Kopulation zweier Gameten gezeigt. Man kann auch außerhalb der zwei Kerne die Richtungskörperchen als kleine chromatische Körnchen erkennen.

Abb. 48 und 49 lassen die Bildung der Zygoten-Cyste erkennen. Vor dem Verschmelzen sind noch die 3 heterochromatischen Körner zusehen, und hin und wieder sieht man auch die zweiten Richtungskörperchen und im Synkaryon die 6 heterochromatischen Körnchen der Chromosomen.

Nicht selten liegen im Cytoplasma neben unfertigen auch fertige Cysten (Abb. 50), die sich jetzt mit Eisenhämatoxylin schwarz färben. Nicht so häufig ist eine *Pelomyxa* voller fertiger Cysten zu finden (Abb. 51 und 52). Das Muttertier ist beweglich und nimmt auch Nahrung auf, seine Kerne zeigen die proliferierende Phase (Abb. 52c).

Es ist nun eine Frage, was aus den Cysten wird. Werden sie von dem Muttertier ausgeschieden, oder entwickeln sie sich in ihm weiter? In Abbildung 53 ist im Lichtbild eine Cyste zu sehen, die kein Reservematerial mehr hat, aber statt dessen 8 rundliche, mit Eisenhämatoxylin färbbare Kerne. Außerdem ist ein Kern mit einem hellen Hof außerhalb der Cysten-hülle zu sehen. Solche Cysten und andere, deren Reservematerial im Vergehen ist, sieht man allmählich immer häufiger (Abb. 54). Immer stärker kommt die Rotfärbung durch BEST'sches Karmin zum Vorschein, ein Beweis, daß ein Teil des Reservematerials Glykogen ist. In Abbildung 54a liegt eine Glykogen-haltige Hülle um das mit Eisenhämatoxylin gefärbte Zentrum. In der Glykogenhülle befinden sich 2 Kerne, wahrscheinlich die beiden Richtungskörperchen. In 54b ist das Zentrum kleiner geworden, und in der Umhüllung liegen 5 Kerne (davon sind wohl zwei kleinere Richtungskörper). Jeder Kern ist von einem hellen Hof umgeben. In 54c ist der mit Eisenhämatoxylin färbbare Zentralkörper ver-

schwunden, und innerhalb der Cystenhülle liegen 8 Kerne. Zwei Kerne liegen außerhalb der Cystenhülle.

Abbildung 55 stammt von einer Pelomyxenrasse, die kaum Glykogen speichert. 55 a zeigt eine offenbar anormale Cyste, 55 b eine Cyste, in deren Reservematerial 2 Kerne liegen mit je 5 (maximal wahrscheinlich 6) heterochromatischen Körnchen (also wohl die diploide Zahl). In 55 d sind im Reservematerial 9 Kerne zu sehen und außerhalb 2 Richtungskörper. In 55 f und g ist der Ballen von Reservematerial verschwunden, und in der Cystenhülle liegen je 8 Kerne mit hellen Höfen.

Weiter konnte die Entwicklung der Cysten bei Pelomyxen von allen Fundstellen nicht verfolgt werden. Es ist also fraglich, was aus ihnen wird, ob das 8–10-kernige Gebilde als Ganzes ausschlüpft oder jeder Kern für sich.

Ende Februar fand ich in einem Graben im hessischen Ried bei GRIESHEIM westlich von Darmstadt eine Unzahl von winzigen Pelomyxen, teilweise mikroskopisch klein, teilweise mit bloßem Auge gerade erkennbar, und zwar in dem Schlamm, in dem wir das Jahr zuvor viele große Tiere von 1–2 mm Durchmesser geholt hatten. Alle diese kleinen Pelomyxen hatten nur schmale Bakterien. Einen gleichen Fund machte ich etwas später an der Pariser Fundstelle in den Betonbecken des Laboratoire d'évolution des Êtres Organisés. Ob allerdings diese kleinen Pelomyxen aus solchen eben skizzierten Cysten stammten, konnte natürlich nicht gesagt werden.

Im Herbst und Winter sieht man Cysten ganz anderer Art in den großen Muttertieren (Abb. 56), nämlich eine durch eine derbe Hülle abgeteilte Portion der Amöbe mit 1–2 Kernen. Das wenig vergrößerte Schnittbild 56 a zeigt viele leere Stellen. Es wird angenommen, daß dort noch weitere derartige Cysten gelegen hatten, die beim Anfertigen des Präparates weggeschwommen waren. Wie aus der Zeichnung Abbildung 57 hervorgeht, sind die beiden Kerne von breiten Bakterien umgeben. Sie waren wohl in der Proliferationsphase. Im Cytoplasma möchte man auch schmale Bakterien vermuten, die aber nicht mitgezeichnet wurden.

Es könnte sein, daß die Unzahl kleiner Pelomyxen im zeitigen Frühjahr nicht aus den Zygotencysten, sondern aus solchen ungeschlechtlichen Cysten hervorgegangen sind, auch wäre es möglich, daß sie von der Fortpflanzungsart über die polyploiden Kerne herkämen. Die dreifache Fortpflanzungsart erklärt, warum so plötzlich Pelomyxen an Stellen auftauchen können, wo sie durch viele Jahre nicht gefunden wurden.

Beim Vergleich der Pelomyxen-Fortpflanzung mit derjenigen anderer Protozoen findet man, daß sie nicht so einzig dastehend ist. Im Schriftenverzeichnis wurde daher die Literatur mit angeführt, welche zu einem solchen Vergleich herangezogen werden kann, die Fortpflanzung von *Actinosphaerium eichhorni*, *Actinophrys sol*, *Wagnerella borealis*, *Trichosphaerium sieboldi*, *Acetabularia*, die der Foraminiferen und von *Aulacantha scolymantha*.

Diskussion

Im Mittelpunkt der obigen Untersuchung steht die Symbiose von *Pelomyxa palustris* mit den Bakterien. Sie ist komplizierter, als man zuerst angenommen hatte. Da *Pelomyxa* ein ausgesprochenes Kohlenhydrat-Tier ist, war die erste Annahme, daß die Bakterien mit der Verdauung von Stärke, Zellulose und anderen Polysacchariden befaßt wären. Aber das ist nicht richtig. Auch der von KELLER dafür gebrachte Beweis ist irrtümlich, wie alle unsere Untersuchungen ergeben haben, die hier nicht angeführt sind. Auch die

von KELLER aufgestellte Behauptung, die *Pelomyxa* habe 2 Arten von Bakterien, von denen eine Art das obligate Begleitbakterium der andern sei, hat sich als unrichtig erwiesen. Es ist *nur eine Art* von Bakterien vorhanden, die im Stoffwechselgeschehen der *Pelomyxa* zwei verschiedene Formen annimmt. Die Grundform sind schmale Stäbchen von etwa 1 μm Dicke. Diese Form kommt immer vor. In wechselnder Menge wird eine mehr als doppelt so dicke Form angetroffen, die durch Verschmelzung zweier schmaler Stäbchen entsteht. Diese breiten Bakterien sind vor allem dem Stoffwechsel der vielen Zellkerne der Wirtstiere dienstbar. Sie liegen in einer dichten Hülle um die älteren Kerne, denen sie ATP spenden. Wahrscheinlich sind sie noch in anderer Weise für den Kernstoffwechsel tätig. Diese älteren Kerne erzeugen durch eine Art von Knospung Tochterkerne und Gameten, die im Muttertier kopulieren und sich dann weiter entwickeln. Nur die proliferierenden Zellkerne haben eine dichte Hülle von breiten Bakterien. Da *Pelomyxa* keine Mitochondrien hat, müssen die Bakterien diese Zellorganellen ersetzen, wie weit sie das tun, müssen spätere Untersuchungen klären. Es ist aber erwiesen, daß sie die Träger der Atmung sind, wie sonst die Mitochondrien in allen eukaryonten Zellen. Ob man deshalb die Bakterien als ursprüngliche Mitochondrien ansehen kann, ist fraglich. Sie haben immer eine optisch leere Hülle um sich (vielleicht eine Vakuole des Wirtstieres), was die Mitochondrien nie besitzen. Nur die Einstülpungen der Protoplasmahaut in das Innere der Bakterien erinnern an Mitochondrien. Die Atmungsfermente der *Pelomyxa*-Bakterien sind ursprünglicher als diejenigen aller untersuchter Mitochondrien. Allerdings ist das Atmungssystem der Mitochondrien von tiefstehenden eukaryonten Zellen noch wenig untersucht, vielleicht ist es ähnlich dem der *Pelomyxa palustris*. Welche Bedeutung die Verschmelzung zweier schmaler Bakterien zu einem breiten hat, ist ebenso unbekannt wie die in der Literatur angegebene Fusion zweier Mitochondrien. Vielleicht bringt sie die Möglichkeit der Rekombination erblicher Merkmale.

Wie die obigen Ausführungen zeigen, ist im Studium der Funktionen der symbiontischen Bakterien von *Pelomyxa* erst der Anfang gemacht. Bei der kräftigen Glykolyse von *Pelomyxa* werden Brenztraubensäure und Milchsäure in großer Menge erzeugt, die im Zellkörper des Tieres verbleiben und nicht in das Außenmedium abgeschieden werden. Wo bleiben diese Säuren in der Amöbe? Bei den Zellen mit Mitochondrien werden sie an diese abgegeben für die Bildung von Zitronensäure, Lipiden und Lipoiden. Werden sie in der *Pelomyxa* in den Bakterien weiter verarbeitet? Haben die Bakterien den Zitronensäurecyclus? Alles Fragen, die zukünftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Der Unterschied zwischen den schmalen und breiten Bakterien ist in mancher Hinsicht noch undurchsichtig und bedarf weiterer elektronenoptischer, physiologischer und genetischer Studien. Auch die Bildung der Sporen (Konidien) in den breiten Bakterien ist noch eingehender zu untersuchen. Auch DANIELS, BREYER und KUDO, 1966 haben angenommen, daß die schmalen und die breiten Bakterien die gleiche Art sind, aber sie haben keinerlei Beweise dafür angeführt. Die Paarung und Verschmelzung der schmalen Bakterien zu breiten ist lichtmikroskopisch und elektronenoptisch genügend untersucht. Sie wurde direkt in Hängetrophenkulturen und in anderen Reinkulturen beobachtet. Daß auch bei anderen Bakterien derartige Paarungen und Verschmelzungen vorkommen, wurde von LEINER und WOHLFEIL [Arch. f. Protistenkunde 98, S. 243 f. (1953)] durch Hinweise auf die Literatur betont. Vielleicht wird durch die Verschmelzung eine Intensivierung des Stoffwechsels erreicht. Die Sporenbildung in den breiten Bakterien ist auch von KELLER beobachtet worden. Daß aus den Sporen nur schmale Bakterien entstehen, wurde von uns nur aus der Fortpflanzung durch polyploide Kerne erschlossen, es fehlen aber noch eingehende elektronenoptische Untersuchungen.

Die Bildung der Tochterkerne aus den Mutterkernen der *Pelomyxa* durch Knospung ist lichtmikroskopisch nur unvollkommen zu beobachten. Wenn auch der Teilungsvorgang im großen und ganzen klargestellt ist, wäre eine elektronenoptische Bestätigung noch notwendig. Da sich häufig während der Teilung des genetischen Zentrums die vielen Randnucleolen gegen das Kernzentrum zurückziehen, sind die Teilungsvorgänge im Mikroskop oft schlecht zu sehen. Aber eine andere Kernteilung gibt es nicht, wie nach jahrelangen Beobachtungen ausgesagt werden kann.

Die Pelomyxenkerne knospen entweder Tochterkerne oder Gameten ab. Beides zusammen wurde nie gesehen. Der Grund der Trennung ist unbekannt. Merkwürdig ist, daß bei der Kopulation von zwei Gameten oft ihre Kerne sich fest aneinander pressen.

Gewöhnlich ist die *Pelomyxa* zur Zeit der Gamontogamie nicht verändert (Abb. 51). Aber hin und wieder sind die Pelomyxen während dieser Zeit auffallend großblasig (Abb. 58a). Eine mikroskopische Vergrößerung $1080\times$ von einem kleinen Stück bringt Abbildung 58b. In der Mitte der schwarz-weiß-Photographie sieht man eine Zelle der fortgeschrittenen Gamontogamie mit viel Glykogen, die in Abb. 58c photographisch vergrößert ist. Abb. 59 zeigt aus einer anderen großblasigen *Pelomyxa* 5 Zellen in Gamontogamie, ebenfalls mit viel Glykogen. 59b bringt das gleiche Bild, aber die Umgrenzung der betreffenden Zellen und die Kerne sind mit Tusche nachgezeichnet. Man sieht, daß das Pelomyxen-Cytoplasma durch die Gamontogamie-Zellen stark zerrissen ist. Solche Bilder, die nicht häufig sind, haben mich und andere Autoren früher veranlaßt, von einer Infektion durch parasitische Amöben zu reden.

Im Frühjahr trifft man häufig Pelomyxen, welche einzelne große Vakuolen haben, die mit leeren Hüllen von Zygotencysten angefüllt sind. Diese Vakuolen werden nach außen entleert (Abb. 60c). Manchmal mögen auch noch gefüllte Cysten dabei sein. Die Stammtiere machen einen ganz normalen und lebenskräftigen Eindruck.

In der Literatur¹ wurde eine sonderbare Beobachtung erwähnt, die zunächst unglaublich erschien: Kleine Amöben verließen in größerer Zahl ein Muttertier. Nach unseren heutigen Kenntnissen könnte sich vielleicht so etwas ereignen, wenn aus den geschlechtlichen Cysten 8-kernige Amöben schlüpfen. Die 8 Kerne hätten sich, wie oben geschildert, weiterentwickelt (Abb. 41b), und die jungen Amöben hätten aus ihrer mütterlichen Umgebung symbiotische Bakterien aufgenommen.

Bei der so schwierig zu beobachtenden Fortpflanzung der *Pelomyxa palustris* wurde von den Schilderungen der Fortpflanzung anderer Protozoen in der Literatur ausgiebig Gebrauch gemacht, z. B. von R. HERTWIG über *Actinosphaerium Eichhorni* und von K. BELAR über die geschlechtliche Fortpflanzung von *Actinophrys sol.* Ohne die Kenntnis dieser Literatur wäre mir die Deutung der Gamontogamie bei *Pelomyxa* schwer gefallen. Das gilt aber auch bei der Fortpflanzung von *Pelomyxa* mittels polyplöider Kerne. Ohne Kenntnis von der Schilderung von A. BORGERT und K. G. GRELL über die Fortpflanzung von *Aulacantha scolymantha* hätte ich mich an die Veröffentlichung dieser eigenartigen Fortpflanzung bei *Pelomyxa* nicht gewagt. Bei niederen Protozoen ist vieles anzutreffen, was bei höheren Formen und einfachen Invertebraten nicht mehr möglich ist.

Zum Schluß zu der Frage, ob symbiotische Bakterien oder Bakterien-ähnliche (Azotobacter-ähnliche?) Organismen die Urform der Mitochondrien sein könnten.

Nach unseren Untersuchungen ist nur so viel sicher, daß die *Pelomyxa*-Bakterien einen Teil der Funktionen übernommen haben, die in anderen eukaryontischen Zellen von Mitochondrien ausgeführt werden. Es mehren sich aber in der Literatur die Vermutungen,

¹ R. GREEFF: *Pelomyxa palustris*, ein amöbenartiger Organismus. Arch. mikr. Ant. 10 (1874).

daß die Mitochondrien am Beginn der Evolution selbständige Organismen waren, mit eigener sich hin und wieder verdoppelnder DNS, eigener tRNS, mRNS, rRNS, Ribosomen, Amino-RNS-Synthetasen und eigenen anderen Proteinen, und daß sie dann mit den eukaryontischen Zellen eine symbiontische Einheit bildeten, wobei sie auch jetzt noch eine gewisse Selbständigkeit bewahrt haben.

Zu einem solchen Ergebnis kommt z. B. das Symposium in Bari 1967 über „Biochemical aspects of the biogenesis of Mitochondria“ (Proceedings of the Round Table Discussion held in Polignano a Mare Italy, May 15–18, 1967, Edit. E. C. SLATER, I. M. TAGER, S. PAPA und E. QUAGLIARIELLO, Adriatica Editrice, Bari 1967–1968).

In dem 1968 im NENCKI-Institut in Warschau abgehaltenen Mitochondrien-Symposium wird die gleiche Meinung vertreten („Biochemistry of intracellular structures: mitochondria and endoplasmic reticulum“, Edit. L. WOJTCZAK, W. DRABIKOWSKI und H. STRZELECKA-GOLASZEWSKA, Warschau, PWN-Polish Scientific Publisher 1969).

In diesem Warschauer Symposium wird in dem Vortrag von J. W. MICHEJDA und A. PIETRZYKOWSKI: „Biogenesis of mitochondria“ ausgeführt, daß die Mitochondrien mit ihrer inneren Membran und der Matrix Zeugen wären für einen evolutionären Adaptationsvorgang, nämlich ein reduziertes bakterielles Genom, welches nun nicht mehr außerhalb des Cytoplasmas leben könne. Die innere Mitochondrien-Membran und ihre Matrix würden in großem Maße kontrolliert durch das mitochondriale Genom, unabhängig von der Kern-DNS, und stellen so eine Erinnerung an ein selbständiges symbiontisches Bakterium dar, während die äußere Membran der Mitochondrien durch das cytoplasmatische Reticulum gebildet würde.

In der Tat kann man bei der Betrachtung der elektronenoptischen Bilder von *Pelomyxa* (Abb. 8, 31, 32 c, 34) auf den Gedanken kommen, daß die äußere Membran der *Pelomyxa*-Bakterien ein Produkt des Cytoplasmas sein könnte. Die äußere Mitochondrien-Membran soll nach gründlichen biochemischen Untersuchungen eine Rotenon-unempfindliche NADH-Cytochrom c-Oxyreduktase enthalten und auch sonst biochemisch und der Permeabilität nach viel primitiver sein als die innere Membran. Die polnischen Autoren kommen zu dem Schluß, daß die Mitochondrien „die Wirkung einer symbiontischen Koproduktion“ von dem mitochondrialen und dem nuklearen Genom darstellen, wobei der innere Teil in großem Ausmaß gebildet wäre durch ein Chloramphenicol-sensitives System, während die äußere Membran ganz und gar gebildet wäre durch das nucleo-cytoplasmatische System und Chloramphenicol-insensitiv sei.

Bei der Prüfung, ob die Mitochondrien ursprünglich aus symbiontischen Bakterien hervorgegangen sind, muß angenommen werden, daß sie eine evolutionistische Entwicklung innerhalb des Tier- und Pflanzenreichs durchgemacht haben. Es kann also bei der Vorstellung, daß die *Pelomyxa*-Bakterien eine Urform der Mitochondrien seien, nicht angenommen werden, daß sie alle Eigenschaften der am häufigsten untersuchten Mitochondrien aus Rattenleber besitzen. Alle Mitochondrien im Tier- und Pflanzenreich müßten vergleichend untersucht werden, auch die Mitochondrien in den einzelnen ontogenetischen Entwicklungsstufen und bei den verschiedenen Geweben. So scheint es einen Unterschied zu geben zwischen den Flugmuskel-Mitochondrien adulter Insekten und den Mitochondrien ihrer Larven. Man könnte annehmen, daß die Mitochondrien von Einzellern durchschnittlich einfachere Verhältnisse zeigten als die Mitochondrien von Cölenteraten, Würmern, Weichtieren oder Stachelhäutern. Erst wenn man auf diese Weise eine evolutionistische Reihe erhalten hätte, könnte man wieder auf die symbiontischen Bakterien von *Pelomyxa palustris* zurückkommen, von denen aber auch noch eine gründliche elektronenoptische Untersuchung fehlt.

Über die wahrscheinliche Herkunft der Mitochondrien von symbiontischen Bakterien berichten ferner folgende Aufsätze:

D. B. ROODYN and D. WILKIE, The biogenesis of mitochondria. Methuens Monography on biological Subjects, Methuen and Co LTD 1968. II New Petter Lange, London.

RABINOWITZ, M. and H. SWIFT, Mitochondrial nucleic acids and their relation to the biogenesis of mitochondria. *Physiol. Rev.* **50**, 376–427 (1970).

GOODENOUGH, U. W. and R. P. LEVINE, The genetic activity of mitochondria and chloroplasts. *Scientific American* **223**, 22–29 (1970).

COHEN, S. S.: Are/Were mitochondria and chloroplasts microorganisms? *American Scientist* **58**, 281–288 (1970).

RAVEN, P. H.: A multiple origin for plastids and mitochondria. *Science* **169**, 641–647 (1970).

Praxis-Kurier Nr. 46 (1970): Mitochondrien – die Nachfahren eingefangener Bakterien. *New Scientist* **47**, 624–626 (1970).

Siehe auch das reichhaltige Schriftenverzeichnis dieser Arbeiten.

Schriftenverzeichnis

- ADAM, H.: Adenosin-5'-triphosphat. In: H. U. BERGMAYER, Methoden der enzymatischen Analyse, Weinheim 1962, S. 539-543.
- ANDRESEN, N., C. CHAPMAN-ANDRESEN and J. K. NILSSON: The fine structure of *Pelomyxa palustris*. Progress in Protozoology, Excerpt. Med. Edn. Intern. Congr. Ger. 91, 258-263 (1965).
- BALL, E. G., C. B. ANFINSEN and O. COOPER: The inhibitory action of naphthoquinones on respiratory process. J. Biol. Chem. 168, 257-270 (1947).
- BEST, F.: Über Karminfärbung des Glykogens und der Kerne. Z. wiss. Mikroskopie 23, 319-325 (1906)
- BRODIE, A. F.: DPNH-cytochrom c reductase (bacterial). In: S. P. COLOWICK and N. O. KAPLAN: Methods in Enzymology, Vol. II, 693-699. Acad. Press, N. Y. (1955).
- BORYSKO, E., and J. ROSLANSKY: Methods for correlated optical and electron microscopic studies of *Amoebae*. Ann. New York Acad. Sci. 78, 432-447 (1959).
- BOTT, K.: Über die Fortpflanzung von *Pelomyxa palustris*, nebst Mitteilungen über ihren Bau. Arch. Protistenkunde 8, 120-158 (1907).
- BRUEMER, J. H., P. W. WILSON, J. L. GLENN and F. L. CRANE: Electron transporting particle from *Azotobacter vinelandii*. J. Bacteriol. 73, 113-116 (1957).
- BRUNS, H., and H. U. BERGMAYER: Fructose-1,6-diphosphat-Aldolase. In: H. U. BERGMAYER, Methoden der enzymatischen Analyse, Weinheim 1962, 724-725.
- BRANDT, P. W., and G. D. PAPPAS: Mitochondria II. The nuclear-mitochondrial relationship in *Pelomyxa carolinensis* Wilson (*Chaos chaos* L.) J. Biophys. Biochem. Cytol. 6, 91-95 (1959).
- BRANDT, Th. v.: Der Kohlenhydratstoffwechsel der Protozoen. Ergebn. Mikrobiol. 36, 1-58 (1963).
- BUCHNER, P.: Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen. Basel 1953.
- BUCHNER, P.: Endosymbiosestudien an Schildläusen. I. *Stictococcus Sjoestedti*. Z. Morph. Ökol. Tiere 43, 262-312 (1954).
- BUCHNER, P.: Endosymbiosestudien an Schildläusen. II. *Stictococcus diversiseti*. Z. Morph. Ökol. Tiere 43, 397-424 (1955).
- BUCHNER, P.: Endosymbiosestudien an Schildläusen. III. *Macrocerococcus* und *Puto*. Zwei primitive Pseudococcinen. Z. Morph. Ökol. Tiere 43, 523-577 (1955).
- BUCHNER, P.: Endosymbiosestudien an Schildläusen. IV. *Hippeococcus*, eine myrmekophile Pseudococcine. Z. Morph. Ökol. Tiere 45, 379-410 (1957).
- BUCHNER, P.: Endosymbiose an Schildläusen. V. Die Gattung *Rastrococcus Ferris* (Ceroputo Sulc). Z. Morph. Ökol. Tiere 46, 111-148 (1957).
- BUCHNER, P.: Endosymbiosestudien an Schildläusen. VI. Die nicht in Symbiose lebende Gattung *Apio-morpha* und ihre ungewöhnliche Embryonalentwicklung. Z. Morph. Ökol. Tiere 46, 481-528 (1957).
- BUCHNER, P.: Eine neue Form der Endosymbiose bei Aphiden. Zool. Anz. 160, 222-230 (1958).
- BUCHNER, P.: Die geschlechtsbegrenzte Symbiose der *Stictococcinen*. Proc. IV. Congr. UIEIS. Pavia 1961 (1963).
- BUCHNER, P.: Endosymbiosestudien an Schildläusen. VII. Weiter Beiträge zur Kenntnis der *Stictococcinen-symbiose*. Z. Morph. Ökol. Tiere 52, 401-458 (1963).
- BURSTONE, M. S.: Histochemical Methods. Enzyme Histochemistry. Acad. Press, New York 1962, Appendix 12b, 512-516.
- BUTCHER, R. G., J. V. DIENGDORF and J. CHAYEN: A study of the histochemical demonstration of cytochrome oxidase. Quart. J. micr. Sci. 105, 497-502 (1964).
- CHANCE, B., and G. R. WILLIAMS: Respiratory enzymes in oxidative phosphorylation. IV. The respiratory chain. J. Biol. Chem. 217, 429-549 (1955).
- The respiration chain and oxidative Phosphorylation. Adv. in Enzymology 17, 65-87 (1956).
- CHAPMAN, G. B.: Electron microscope observations on the behaviour of the bacterial cytoplasmic membrane during cellular division. J. Biophys. Biochem. Cytol. 6, 221-224 (1959).
- COHEN, A. J.: Physiological and morphological observations on *Amoebae*. Ann. New York Acad. Sci. 78, 600-622 (1959).

- CZOK, R., und L. ECKERT: D-3-phosphoglycerat, D-2-phosphoglycerat, Phosphoenolpyruvat. In: H. U. BERGMAYER, Methoden der enzymatischen Analyse, Weinheim 1962, S. 224-228.
- DANIELS, E. W.: X-irradiation of the giant *Amoeba*, *Pelomyxa illinoensis* I. Survival and cell division following exposure. Therapeutic effects of whole protoplasm. J. exper. Zool. 130, 183-197 (1955)
- X-irradiation of the giant *Amoeba*, *Pelomyxa illinoensis*: II. Further studies on recovery following supra-lethal exposure. J. exper. Zool. 137, 425-437 (1958).
- DANIELS, E. W., E. P. BREYER and R. R. KUDO: Fine structure of the giant, algae-eating *Amoeba*, *Pelomyxa palustris*. Amer. Zool. 5, 734-737 (1965).
- *Pelomyxa palustris* GREEFF. II. Its ultrastructure. Z. Zellforsch. 73, 367-383 (1966).
- DUS, K., and M. D. KAMEN: Comparative structural studies on some bacterial heme proteins. Biochem. Zeitschr. 338, 364-375 (1963).
- FITZ-JAMES, P. C.: Participation of the cytoplasmic membrane in the growth and spore formation of bacilli. J. Biophys. Biochem Cytol. 8, 507-528 (1960).
- FLOKIN, M.: A molecular approach to phylogeny. Amsterdam (Elsevier) (1966).
- FORTNER, H.: Untersuchungen an *Pelomyxa palustris* GREEFF. Studien zur Biologie und Physiologie des Tieres. I. Teil. Arch. Protistenk. 83, 381-464 (1934).
- FRANK, W.: Entfernung der intrazellulären Symbionten der Küchenschabe (*Periplaneta orientalis* L.) durch Einwirkung verschiedener Antibiotica unter besonderer Berücksichtigung der Veränderungen am Wirtstier und an den Bakterien. Z. Morphol. Ökol. Tiere 44, 329-366 (1966).
- FRIEDMANN, H. C.: Flavin-adenine-dinucleotid. In: H. U. BERGMAYER, Methoden der enzymatischen Analyse. Weinheim 1962, S. 596-598.
- GOLDSCHMIDT, R.: Die Chromidien der Protozoen. Archiv Protistenk. 5, 126-144 (1905).
- GRELL, K. G.: Protozoologie. 2. Aufl., Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York (1968).
- GUTHWIN, H., and M. J. КОРАС: Microscopic enzyme chemistry of carboxylic esterases in *Amoebae*. Ann. New York Acad. Sci. 78, 538-601 (1959).
- HAAS, E.: The effect of Atabrin and Quinine on isolated respiratory enzymes. J. Biol. Chem. 155, 321-331 (1944).
- HACKETT, P.: Respiratory mechanism in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 10, 113-146 (1959).
- Enzymes of terminal respiration. In: H. F. LINSKENS, B. D. SANWAL and M. V. TRACEY, Moderne Methoden der Pflanzenanalyse 7, 647-694 (1964).
- HARTMANN, M.: Allgemeine Biologie. 4. Aufl., Stuttgart 1953.
- Die Sexualität. 2. Aufl., Stuttgart 1956.
- HELLERMAN, L., A. LINDSAY and M. R. BOVARNICK: Flavoenzyme catalysis inhibition of d-Amino acid oxidase by competition with flavin-adenin-dinucleotide of Atabrine (Quinacrine), Quinine and certain other componentes. J. Biol. Chem. 163, 553-570 (1946).
- HESS, B.: Koordination von Atmung und Glykolyse. Funktionelle und morphologische Organisation der Zelle. Springer, Heidelberg 1963, S. 163-193.
- HILL, R. L. and J. BUETTNER-JANUSCH: Evolution of hemoglobin. Biochemistry symposium. Chicago 1964, S. 1236-1243.
- HÖRST, H. L.: L-(+)-Lactat-Bestimmung mit Lactat-Dehydrogenase und DPN. In: H. U. BERGMAYER, Methoden der enzymatischen Analyse. Weinheim 1962, S. 266-270.
- HOLLANDE, A.: Biologie et reproduction des Rhizopodes des genres *Pelomyxa* et *Amoeba* et cycle évolutif de l'*Amoebophilus destructor* nov. gen., nov. spec. *Chrytidinée* (?) parasite de *Pelomyxa palustris* GREEFF. Bull. Biol. France et Belg. 79, 31-66 (1945).
- HOLLANDE, A., et Y. GUILCHER: Les amibes du genre *Pelomyxa*: étiologie, structure, cycle évolutif, parasites. Bull. Soc. Zool. France 70, 53-56 (1945).
- HOLLMANN, S.: Nicht glykolytische Stoffwechselwege der Glucose. Aus: Biochemie und Klinik. Monographien in zwangloser Folge (Herausgeber G. Weitzel und H. Zöllner). Thieme Verlag, Stuttgart 1961.
- KARLSON, P.: Kurzes Lehrbuch der Biochemie für Mediziner und Naturwissenschaftler. 6. Aufl., Stuttgart 1967.
- KASSEL, R.: Particulates of *Amoebae*. Ann. New York Acad. Sci. 78, 421-431 (1959).
- KELLER, H.: Untersuchungen über die intrazellulären Bakterien von *Pelomyxa palustris* GREEFF. Dissert. Erlangen 1948.
- Untersuchungen über die intrazellulären Bakterien von *Pelomyxa palustris* GREEFF. Z. Naturf. 4b, 293-297 (1949).
- KLEINE, R.: Die Evolution der Proteine unter besonderer Berücksichtigung der proteolytischen Enzyme. Biol. Rundsch. 7, 159-169 (1969).

- KLINGENBERG, M.: Diphospho-pyridinnucleotid. In: H. U. BERGMAYER, Methoden der enzymatischen Analyse. Weinheim 1962, S. 528–530.
- Reduziertes Diphospho-pyridinnucleotid. In: H. U. BERGMAYER, Methoden der enzymatischen Analyse. Weinheim 1962, S. 531–534.
- Struktur und funktionelle Biochemie der Mitochondrien. II. Die funktionelle Biochemie der Mitochondrien. In: Funktionelle und morphologische Organisation der Zelle. Springer-Verlag, Heidelberg 1963, S. 69–85.
- KUDO, R. R.: *Pelomyxa carolinensis* Wilson. I. General observation on the Illinois stock. J. Morphol. 78, 317–352 (1946).
- *Pelomyxa carolinensis* Wilson. II. Nuclear division and plasmotomy. J. Morphol. 80, 93–144 (1947).
- *Pelomyxa carolinensis* Wilson. III. Further observations on plasmotomy. J. Morphol. 85, 163–176 (1949).
- The genus *Pelomyxa*. Transactions of the American Microscopical Society 71, 108–113 (1952).
- *Pelomyxa* and related organisms. Ann. New York Acad. Sci. 78, 474–486 (1959).
- Protozoology. 5. Aufl. Springfield, Illinois USA (1966).
- LANDAU, V. J.: Sol-gel transformations in *Amoeba*. Ann. New York Acad. Sci. 78, 487–500 (1959).
- LEINER, M.: Das Glykogen in *Pelomyxa palustris* GREEFF mit Beiträgen zur Kenntnis des Tieres. Arch. Protistenk. 47, 253–306 (1924).
- Über die Mitochondrien in tierischen und pflanzlichen Zellen. Pro Medico 21, 1–6 (1952).
- Seltsame Bildungen im Tierreich. Natur und Volk 89, 146–157 (1959).
- Zwei Stoffwechsel-physiologisch definierte Rassen von *Pelomyxa palustris* GREEFF. Naturw. 40, 608 (1953).
- Die Riesen-Amöbe *Pelomyxa palustris* im Hessischen Ried. Senckenbergische Naturf. Gesellsch. Frankfurt/Main. Natur und Volk 88, 22–29 (1958).
- LEINER, M., und M. WOHLFEIL: *Pelomyxa palustris* GREEFF und ihre symbiontischen Bakterien. Arch. Protistenk. 98, 227–286 (1953).
- Das symbiontische Bakterium in *Pelomyxa palustris* GREEFF. III. Z. Morphol. Ökol. Tiere 42, 529–549 (1954).
- LEINER, M., M. WOHLFEIL und D. SCHMIDT: Das symbiontische Bakterium in *Pelomyxa palustris* GREEFF I. Z. Naturf. 6b, 158–170 (1951).
- *Pelomyxa palustris* GREEFF. Ann. Sci. Nat., Zool. (Paris) 16, 537–594 (1954).
- LEINER, M., und D. K. BHOWMICK: Über *Pelomyxa palustris* GREEFF. Z. mikrosk. anat. Forsch. 77, 529 bis 552 (1967).
- LEINER, M., F. SCHWEIKHARDT, G. BLASCHKE, K. KÖNIG und M. FISCHER: Die Gärung und Atmung von *Pelomyxa palustris* GREEFF. Biol. Zentralbl. 87, 567–591 (1968).
- Die Gärung und Atmung von *Tetrahymena pyriformis* Ferguson. Biol. Zentralbl. 87, 593–608 (1968).
- LEMBERG, M. R.: Chem. Struktur und Reaktionsmechanismus der Cytochromoxydase (Atmungsferment). Sitzungsber. Heidelbg. Akad. d. Wiss., Math.-naturw. Kl., 2. Abhandlung, S. 121–139 (1966).
- LEMBERG, M. R., and G. E. MANSLEY: Cytochrom c-oxidase and its derivatives. IV. The ferric-ferrous isobestic points of cytochrome a and a₃. Biochem. Biophys. Acta 96, 187–194 (1965).
- LENNIE, R. W., D. W. GREGORY and L. M. BIRT: Changes in the nucleic acid content and structure of thoracic mitochondria during development of the blowfly, *Lucilia cuprina*. J. Insect Physiol. 13, 1745–1756 (1967).
- LIGHTBOWN, J. W., and F. L. JACKSON: Inhibition of cytochrome systems of heart muscle and certain Bacteria by the antagonists of Dihydrostreptomycin: 2-Alkyl-4-Hydroxyquinoline N-Oxides. Biochem. J. 63, 130–138 (1955).
- LISENKOVA, L. L., und A. B. LOZINOV: Fehler der spektrophotometrischen Bestimmung der Cytochrome in Bakteriensuspensionen. Prikl. Biochem. Mikrobiol. 2, 175–181 (1966).
- LOEWY, A. G., P. SIEKEVITZ: Die Zelle. Bayr. Landwirtschafts-Verlag, München 1967.
- LÜHE, M.: Erstes Unterreich der Tiere: Protozoa, Urtiere, Einzellige. In: LANGE, A.: Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. Jena 1912.
- MAYR, E.: From molecules to organic diversity. Symposium Biochemical Evolution, Chicago 1964. Fed. Proc. 23, 1131–1235 (1964).
- OKADA, Y. K.: Über den Bau und die Bewegungsweise von *Pelomyxa*. Arch. Protistenk. 70, 131–154 (1930).
- Über die Zentralachse von *Pelomyxa*. Arch. Protistenk. 77, 529–532 (1932).
- PAPPAS, G. D.: Electron microscope studies on *Amoeba*. Ann. New York Acad. Sci. 78, 448–473 (1959).
- PLAUT, W.: Tracer studies in *Amoebae*. Ann. New York Acad. Sci. 78, 623–630 (1959).
- PORTER, K. R.: The ground substance: observations from electron microscopy. In: The Cell (Edit. J. BRACHET and A. E. MIRSKY). New York, London 1961, Bd. II S. 621–675.
- REVEL, J. P., L. NAPOLITANO, and D. W. FAWCETT: Identification of glycogen in electron micrographs of thin tissue sections. J. Biophys. Biochem. Cytol. 8, 575–589 (1960).

- RIESKE, I. S.: The quantitative determination of mitochondrial hemoproteins. In: Methods in enzymology 10, 488–493 (Edit. R. W. ESTABROOK and M. E. PULLMAN).
- ROTH, L. E., and E. W. DANIELS: Electron microscopic studies of mitosis in Amebae. II. The giant Ameba *Pelomyxa carolinensis*. J. Cell Biology 12, 57–78 (1962).
- RUTTER, W. J.: Evolution of aldolase. Symposium Biochemical Evolution. Chicago 1964. Fed. Proc. 23, 1248–1257 (1964).
- SCHIRCH, P.: Beiträge zur Kenntnis des Lebenscyclus von *Arcella vulgaris* EHRENB. und *Pelomyxa palustris* GREEFF. Arch. Protistenk. 33, 247–271 (1914).
- SCHMIDT, H.: Faunistische und entwicklungsgeschichtliche Studien an Sarcodinen der Umgegend von Bonn. Arch. Protistenk. 29, 203–247 (1913).
- SEAMAN, G. R.: Intermediate nitrogen metabolism of *Tetrahymena*. 4. Ann. Meeting, Cornell Univ. Ithaca. Proc. Soc. Protozoologists, New York 1952, Abstracts S. 2.
- SIBLEY, J. A., and A. L. LEHNINGER: Determination of aldolase in animal tissues. J. Biol. Chem. 177, 859–872 (1949).
- SLATER, E. C.: The components of the dihydrocozymase-oxidase system. Biochem. J. 46, 484–499 (1950).
– The dihydrocozymase-cytochrome c reductase activity of heart-muscle preparation. Biochem. J. 46, 499–503 (1950).
- SMITH, E. L., and E. MARGOLIASH: Evolution of cytochrom c. Symposium Biochemical Evolution. Chicago 1964. Fed. Proc. 23, 1243–1247 (1964).
- SMITH, L.: Bacterial cytochromes. Difference spectra. Arch. Biochem. Biophys. 50, 299–314 (1954).
– An investigation of cytochrome c oxidase-activity in bacteria. Arch. Biochem. Biophys. 50, 315–321 (1954).
– A study of some oxidative enzymes of bakers yeast. Arch. Biochem. Biophys. 50, 285–298 (1954).
– Cytochrome systems in aerobic electron transport. In: The Bacteria, Vol. II: Metabolism, S. 365–396 (1961) New York.
- STRONG, F. M.: Topics in microbiol. chemistry, antimycin, coenzyme A, kinetin and kinins. Chemistry of microbiol. products. 2. Aufl. New York, S. 1–43 (1958).
- THIMANN, K. V.: Das Leben der Bakterien, Wachstum, Stoffwechsel und Verwandtschaftsbeziehungen. Deutsche Ausgabe nach der 2. amerikanischen Auflage 1960. Jena (Gustav Fischer) 1964.
- THOMSON, J. F., and E. W. DANIELS: Cytochrome oxidase in radiosensitive and radioresistant *Amoebae*. Proc. soc. exp. Biol. New York 107, 916–919 (1961).
- TORCH, R.: The cytology of *Pelomyxa*. Ann. New York Acad. Sci. 78, 407–420 (1959).
- VASCA, L.: Oxygen-carrying properties of a simple synthetic system. Science (Washington) 140, 809–810 (1963).
- WALDNER, H.: Das Glykogen in *Pelomyxa palustris* GREEFF II. Z. vergl. Physiol. 38, 334–340 (1956).
- WILSON, A. C., N. O. KAPLAN, L. LEVINE, A. PESCE, M. REICLIN and W. S. ALLISON: Evolution of lactic dehydrogenases. Symposium Biochemical Evolution, Chicago 1964. Fed. Proc. 23, 1258–1266 (1964).
- YOUNG, I. E., and P. C. FITZ-JAMES: Chemical and morphological studies of bacterial spore formation. IV. The development of spore refractility. J. Cell Biology 12, 115–133 (1962).
- ZIMMERMANN, A. M.: Effects of selected chemical agents on *Amoebae*. Ann. New York Acad. Sci. 78, 631–646 (1959).

Schriften zum Vergleich mit der Fortpflanzung anderer Einzeller

- BELAR, K.: Untersuchungen über Thecamöben der *Chlamydothryx-Gruppe*. Arch. Protistenk. 43, 287–354 (1921).
– Untersuchungen an *Actinophrys sol* EHRENB. I. Die Morphologie des Formwechsels. Arch. Protistenk. 46, 1–96 (1922).
– Untersuchungen an *Actinophrys sol* II. Beiträge zur Physiologie des Formwechsels. Arch. Protistenk. 48, 371–434 (1924).
– Der Formwechsel der Protistenkerne. Ergebn. Fortschr. Zool. 6, 420–654 (1926).
- BIRNSTIEL, M. L., M. I. H. CHIPCHASE and B. B. HYDE: The nucleolus, a source of ribosomes. Biochem. Biophys. Acta 76, 454–462 (1963).
- BLOCHMANN, F.: Kleine Mitteilung über Protozoen. Biolog. Zentrbl. 14, 82–91 (1864).
- BORGERT, A.: Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von *Aulacantha scolymantha* H. (Teil I). Zool. Jb. Anat. 14, 203–276 (1900).
– Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von *Aulacantha scolymantha* H. (Teil II). Arch. Protistenk. 14, 134–261 (1909).

- BOVERI, Th.: Über das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verh. Phys.-Med. Ges. zu Würzburg, N. F., 29, 1–75 (1895).
- Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Sitz.-Ber. Phys.-Med. Ges. zu Würzburg, Jahrgang 1896.
 - Zellen-Studien IV. Über die Natur der Centrosomen. Jenaische Zeitschr. Naturw. 35, 1–220 (1901).
- BRACHET, J.: Biochemical Cytology, 2. Aufl. Acad. Press New York (1957).
- BRACHET, J., and A. E. MIRSKY: The Cell. Bd. II. Acad. Press New York 1961.
- BUCHNER, P.: Praktikum der Zellenlehre I. Sammlg. naturw. Praktika 5. Berlin 1915.
- DANIELS, E. W., and L. E. ROTH: Electron microscopy of mitosis in a radiosensitive giant *amoeba*. J. Cell Biol. 20, 75–84 (1964).
- GRELL, K. G.: Die Chromosomen von *Aulacantha scolymantha* HAECKEL. Arch. Protistenk. 98, 466–468 (1953).
- Der Stand unserer Kenntnisse über den Bau der Protistenkerne. Verh. dtsh. Zool. Ges. Freiburg 1952, 212–215 (1953).
 - Der Generationswechsel der polythalamen Foraminifere *Rotaliella heterocaryotica*. Arch. Protistenk. 100, 268–286 (1954).
 - Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen I. *Rotaliella roscoffensis*. Arch. Protistenk. 102, 147–164 (1957).
 - Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen II. *Rubratella intermedia*. Arch. Protistenk. 102, 291–308 (1958).
 - Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen III. *Glabratella sulcata*. Arch. Protistenk. 102, 449–472 (1958).
 - Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen IV. *Patellina corrugata*. Arch. Protistenk. 104, 211–235 (1959).
 - The protozoan nucleus. In: BRACHET, J., and A. E. MIRSKY: The Cell, Vol. 6. Acad. Press, New York-London 1964, S. 1–79.
- GRELL, K. G., and A. RUTHMANN: Über die Karyologie des Radiolars *Aulacantha scolymantha* und die Feinstruktur seiner Chromosomen. Chromosoma (Berlin) 15, 185–211 (1964).
- GRELL, K. G., and K. E. WOHLFARTH-BÖTTERMANN: Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an dem Dinoflagellaten *Amphidium elegans*. Z. Zellforsch. 47, 7–17 (1957).
- HERMANN, F.: Beiträge zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. mikroskop. Anatomie 37, 569–586 (1891).
- HERTWIG, R.: Über die Kernteilung bei *Actinosphaerium Eichhorni*. Jenaer Zeitschr. Naturw. 17, N. F. 10, 490–518 (1884).
- Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium Eichhorni*. Abhandl. mathem.-physik. Kl. königl.-bayr. Akad. d. Wissenschaften 19, 633–734 (1899).
 - Über Centrosoma und Zentralspindel. Sitzungsber. Ges. f. Morphol. u. Physiol. München XI (1895). München 1897, S. 41–59.
- MERRIAM, R. W.: Some dynamic aspects of the nuclear envelope. J. Cell Biology 12, 79–90 (1962).
- PAPPAS, G. D., and P. W. BRANDT: Mitochondria I. Fine structure of the complex patterns in the mitochondria of *Pelomyxa carolinensis* WILSON (*Chaos chaos* L.). J. Biophys. Biochem Cytol. 6, 85–90 (1959).
- PORTER, K. A., and M. A. BONNEVILLE: Einführung in die Feinstruktur von Zellen und Geweben. Deutsche Übersetzung von H. F. KERN. Berlin, Heidelb. NY (1965).
- REICHENOW, E. and F. DOFLEIN: Lehrbuch der Protozoenkunde. 1. Teil. Allgemeine Naturgeschichte der Protozoen. Jena 1949.
- Lehrbuch der Protozoenkunde. 2. Teil. Spezielle Naturgeschichte der Protozoen. 1. Hälfte. Mastigophoren und Rhizopoden. Jena 1952.
 - Lehrbuch der Protozoenkunde. 2. Teil. Spezielle Naturgeschichte der Protozoen. 2. Hälfte. *Sporozoa* und *Ciliophora*. Jena 1953.
- SCHAUDINN, F.: Untersuchungen über den Generationswechsel von *Trichosphärium sieboldi*. Abh. Königl. Preuß. Akad. Wiss. Berlin 1899, Anh. S. 1.
- SCHRADER, F.: Data contributing to an analysis of metaphase mechanics. Chromosoma 3, 22–47 (1946).
- WASIELEWSKI, T. von, and A. KÜHN: Untersuchungen über Bau und Teilung des Amöbenkerns. Zool. Jahrb. Anat. 38, 326–353 (1914).
- WERZ, G.: Plasmatische Formbildung als Voraussetzung für die Zellwandbildung bei der Morphogenese von *Acetabularia*. Protoplasma 65, 81–96 (1968).
- WILSON, E. B., and A. P. MATHEWS: Maturation, fertilization and polarity in the Echinoderm egg. New light on the „Quadrille of the Centers“. J. Morphol. 10, 319–342 (1895).

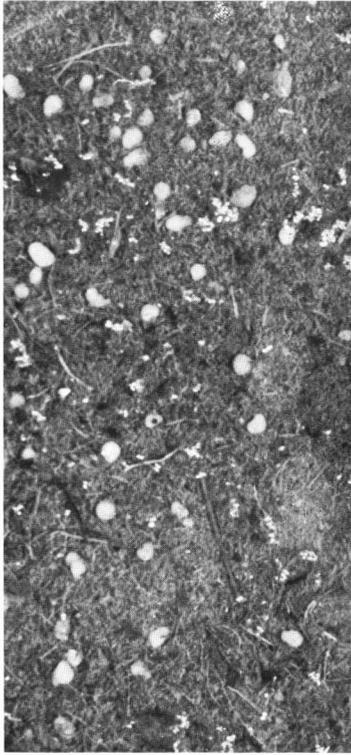
Schriften über Symbiosen anderer Protozoen mit Bakterien

- CHATTON, E., et A. LWOFF: Contribution à l'étude de l'adaptation. *Ellobiophrya donacis* CH. et LW., Péritriche vivant sur les branchies de l'acephale *Donax vittatus* da Costa. Bull. biol. France et Belgique 63, 321-349 (1929).
- FAURÉ-FRÉMIET, E.: Sur un cas de symbiose présenté par un infusoire cilié. C. R. Soc. Biol. (Paris) 67, 113-114 (1909).
- FAURÉ-FRÉMIET, M. E., et M. GAUCHERY: La réduction des sels de tetrazolium par les infusoires ciliés. C. R. Soc. Biol. (Paris) 148, 640-642 (1951).
- FAURÉ-FRÉMIET, M. E.: Symbiontes bactériens des ciliés du genre *Euplotes*. C. R. Acad. Sci. (Paris) 235, 402-403 (1952).
- Morphology of Protozoa. Ann. Rev. of Microbiol. 7, 1-18 (1953).
- Mitochondries et bactéries symbiotiques chez les ciliés du genre *Stentor*. Sympos. fine structure of cells, 31, Leyden 1954. Excerpta Medica 8, Nr. 9, Sect. I, S. 395 (1954).
- FAURÉ-FRÉMIET, M. E., et FAVARD: Étude de diverses associations de micro-organismes symbiotiques de ciliés. J. Microscop. 3, 35-38 (1964).
- GILL, J. W., and H. J. VOGEL: Lysine synthesis and phylogeny: biochemical evidence for a bacterial-type endosymbiote in the Protozoon *Herpetomonas (Strigomonas) oncopeltis*. Biochem. Biophys. Acta 56, 200-201 (1962).
- GUTTMANN, H. N., and R. N. EISENMAN: „Cure“ of *Crithidia (Strigomonas) oncopeltis* of its bacterial endosymbiote. Nature (London) 206, 113-114 (1965).
- HAIDER, G.: Monographie der Familie *Urceolariidae (Ciliata, Peritricha, Mobilis)* mit besonderer Berücksichtigung der im süddeutschen Raum vorkommenden Arten. Parasitologische Schriftenreihe, Fischer Jena, H. 17, 1-251 (1964).
- HAMBURGER, B.: Bakteriensymbiose bei *Volvox aureus* EHRENBERG. Arch. Mikrobiologie 29, 291-310 (1958).
- HOVASSE, R.: Endosymbiose bactérienne et astomique chez les ciliés. C. R. Acad. Sci. (Paris) 221, 125-127 (1945).
- KAHL, A.: *Ctenostomata* (LAUTERBORN) nov. subordo, vierte Unterordnung der *Heterotricha*. Arch. Protistenk. 77, 231-304 (1932).
- KOCH, A.: Über das Vorkommen von Mitochondrien in Mycetocyten. Z. Morphol. Ökol. Tiere 19, 259-290 (1930).
- LAUTERBORN, R.: Die sapropelische Lebewelt. Verh. naturh.-med. Verein Heidelberg N. F. 13, 359-481 (1914-1917).
- LIEBMANN, H.: Auftreten, Verhalten und Bedeutung der Protozoen bei der Selbstreinigung stehenden Abwassers. Z. Hyg. und Infekt.-Krankh. 118, 29-63 (1936).
- Die Ciliatenfauna der Emscherbrunnen. Z. Hyg. u. Infektionskrankheiten 118, 555-573 (1936).
- Bakteriensymbiose bei Faulschlammziliaten. Biol. Zentralbl. 57, 442-445 (1937).
- LOM, J.: Beiträge zur Kenntnis der parasitischen Ciliaten aus Evertibraten II. *Jirovecella hegemanis* n. g. n. sp. Arch. Protistenk. 102, 229-240 (1957).
- MÄDLER, K.: Biologische Untersuchungen über Verschmutzung und Selbstreinigung der Parthe. Wiss. Z. Karl Marx-Univ. Leipzig, math.-naturw. Reihe, H. 1, 97-116 (1958/59).
- MATTHES, D., und W. GRÄF: Ein Flavobakterium (*Flavobacterium buchneri*, n. sp.) als Endosymbiont zweier Sauginfusorien. Z. Morphol. Ökol. Tiere 58, 381-395 (1967).
- MEYER, G. F., und W. FRANK: Elektronenmikroskopische Studien über symbiotische Einrichtungen bei Insekten. 4. Intern. Kongreß Elektronenmikroskopie 1958. Biol. u. med. Teil. Edit.: W. Bargmann, D. Peters und C. Wolpers. Springer-Verlag 1960, S. 530-542.
- PUYTORAC, P. de: Contribution à l'étude cytologique et taxinomique des infusoires *Astomes*. Ann. Sci. Natur., Zool. et Biol. animale 16, 85-270 (1954).
- SCHULZE, E.: Morphologische, zytologische und ökologisch-physiologische Untersuchungen an Faulschlammciliaten (*Metopus sigmoides* Clap et Lachm. und *Metopus contortus* Lev.). Arch. Protistenk. 103, 371-426 (1959).
- STAHLMANN, C.: Die Kernaufhängung des Makro- und Mikronukleus bei *Nyctotherus*-Arten (*Spirotricha, Ciliata*) und die mit diesem Thema in Zusammenhang stehenden Feinstrukturen. (Eine elektronenmikroskopische Untersuchung.) Zool. Beiträge. N. F. 7, 27-82 (1962).
- STUDITSKY, A. N.: Über die Morphologie, Cytologie und Systematik von *Ptychostomum chattoni* Rosso-limo. Arch. Protistenk. 76, 188-216 (1932).

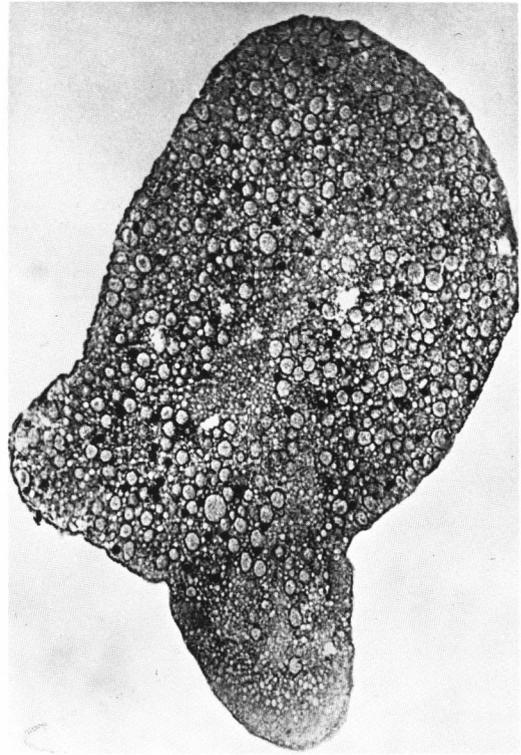
TAFELN

Tafel 1

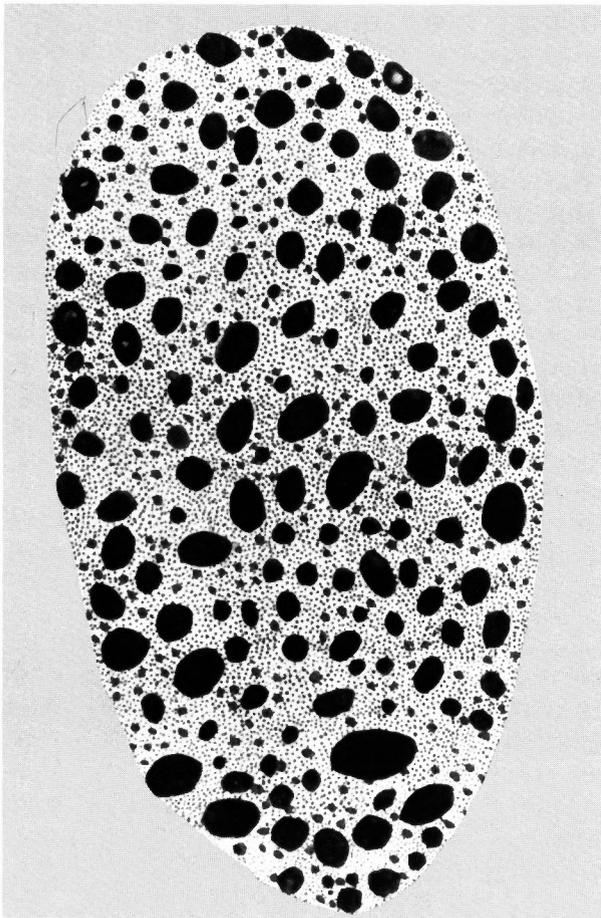
- Abb. 1a: Betrachtung vieler *Pelomyxa palustris* unterm Mikroskop in einer Petrischale in natürlichem Milieu lebend. Vergrößerung 15×11
- Abb. 1b: *Pelomyxa palustris*, ein ganzes Tier. Fixiert mit gesättigtem Sublimat in heißem 70% Alkohol, gefärbt mit Eisenhämatoxylin und Best'schem Karmin. Mikroskopische Vergrößerung etwa $30 \times$. Die hellen kugeligen Gebilde sind Glykogenkörper, die schwarzen Punkte Zellkerne
- Abb. 1c: *Pelomyxa palustris*, ein ganzes Tier. Fixiert und gefärbt wie bei b). Die schwarzen ovalen bis rundlichen Körper sind Stärkekörner, die roten Punkte sind frisch synthetisierte Glykogenkörper. Mikroskop. Vergr. etwa $40 \times$
- Abb. 1d: *Pelomyxa palustris*, ganzes Tier nach einer Fütterung mit Weizenstärke. Fixiert und gefärbt wie b und c. Das ganze Cytoplasma ist voll von rot gefärbten Glykogenkörpern. Die Zellkerne sind schwarz. Mikroskop. Vergrößerung $40 \times$



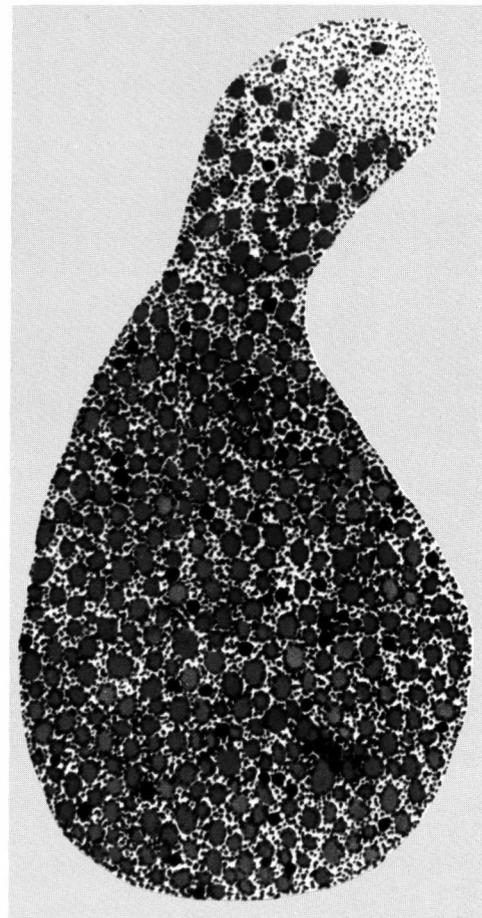
1a



1b



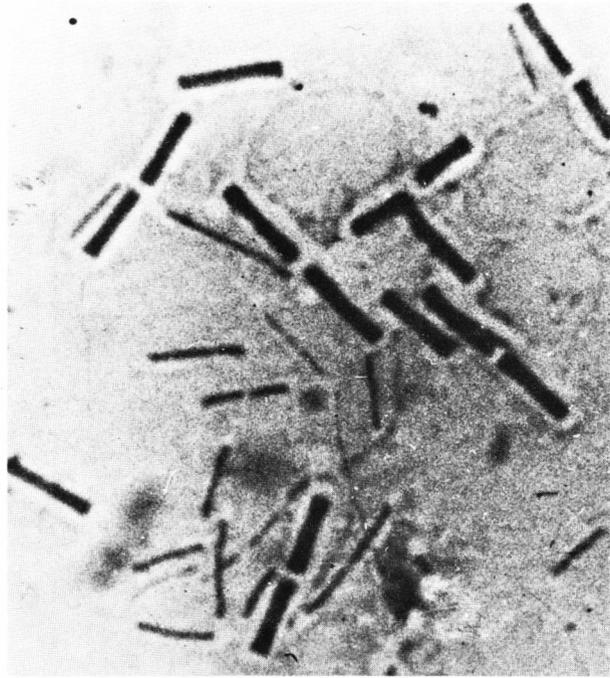
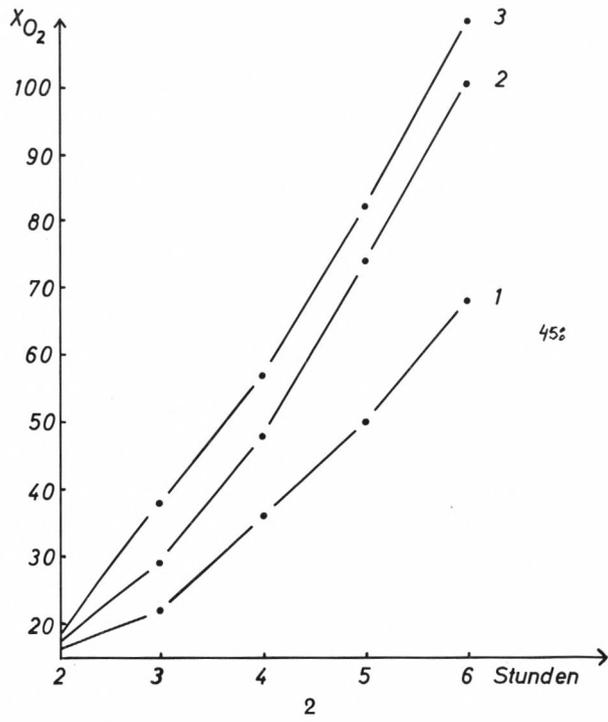
1c



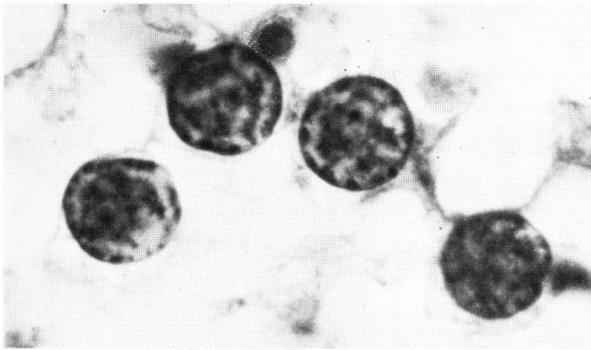
1d

Tafel 2

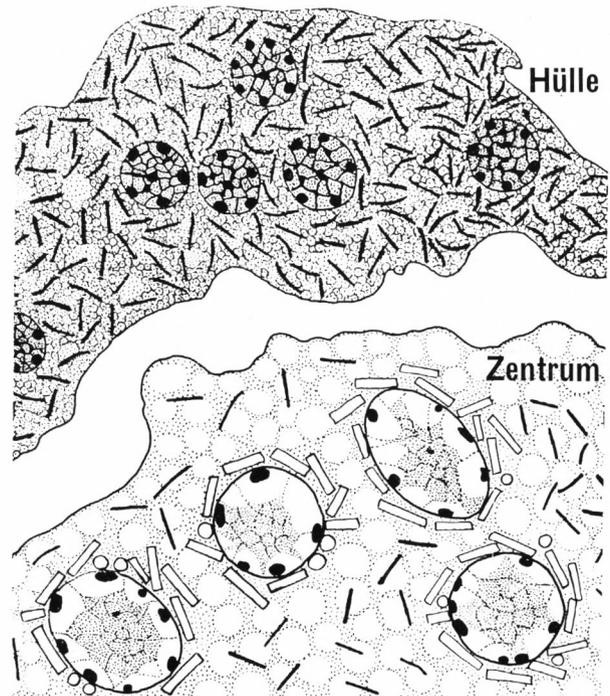
- Abb. 2: Kurven des O_2 -Verbrauches von *Pelomyxa palustris* in WARBURGgefäßen mit und ohne Zusatz von Menadion-Na-bisulfit (2-Methyl-Naphthochinon, wie Ubichinon wirksam). 500 Tiere in 3 ml sterilem Medium, Trispuffer pH 7,9, 23 °C.
Kurve 1: Kontrolle (ohne Zusatz)
Kurve 2: mit Menadion 10^{-4} M
Kurve 3: mit Menadion $5 \cdot 10^{-5}$ M
- Abb. 3: Die mit einem hellen Hof umgebenen schmalen und breiten symbiontischen Bakterienstäbchen aus einem Homogenat von *Pelomyxa palustris*. GRAMfärbung, 1080×, photographisch vergrößert
- Abb. 4: Sehr junge Pelomyxenkerne, stark chromatisch. Keine Bakterienhülle um die Kerne. Färbung: Eisenhämatoxylin. 1080×, photogr. vergr.
- Abb. 5: Aus zwei Schichten bestehende *Pelomyxa palustris*. Der zentrale Teil des Tieres ist von einer Hülle umgeben, die sich beim Schneiden vom Zentrum löste. Im dichten Cytoplasma der Hülle liegen sehr viele nur schmale Bakterien, die sich nicht um die Kerne gruppieren. Das Zentrum enthält nur ältere Kerne, die von breiten Bakterien eingehüllt sind, und ein vakuolenreiches Cytoplasma mit schmalen Bakterien.
Mit Zeichenapparat ein kleiner Teil des Zentrums und der Hülle der *Pelomyxa* gezeichnet von einem Schnitt von 7 µm Dicke, fixiert mit gesättigtem Sublimat in heißem 70% Alkohol.
Färbung: Eisenhämatoxylin



3



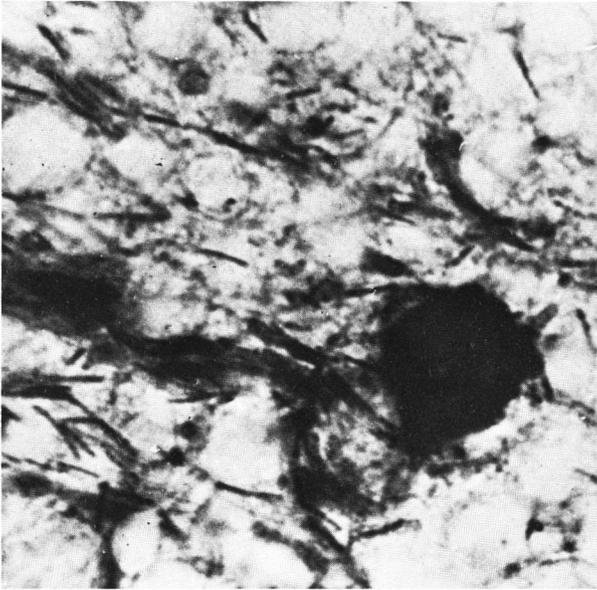
4



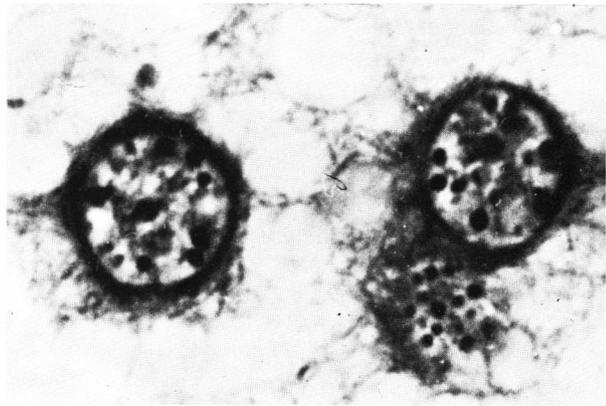
5

Tafel 3

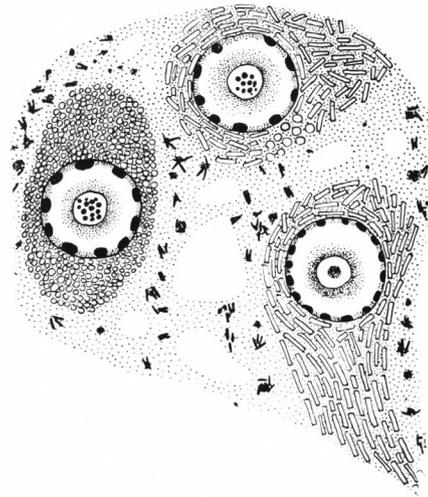
- Abb. 6 a: Ein Chromatin-reicher junger Kern, von einer dichten Hülle schmaler Bakterien umgeben. Im Cytoplasma sehr viele schmale Bakterien. 1080×, photographisch vergrößert
Färbung: Eisenhämatoxylin, nur schwach ausgezogen
- Abb. 6 b: 2 junge Kerne, von einer dichten Hülle schmaler Bakterien umgeben. 1080×, photographisch vergrößert
Färbung: Eisenhämatoxylin, stärker ausgezogen als in a
- Abb. 7: drei ältere Pelomyxenkern mit einer vielschichtigen Hülle breiter Bakterien. Im Cytoplasma schmale Bakterien, in Häufchen zusammengeklumpt. Zeichnung mit Zeichenprisma, 1080×.
Färbung: Eisenhämatoxylin
- Abb. 8: Elektronenoptische Aufnahme eines Pelomyxenkernes 16000×
N = Kern, NL = Randnucleolen, Chr = Chromosomen, S = Sandkörnchen, SB = Paarlänge schmaler Bakterien im Querschnitt, BB = breite Bakterien im Querschnitt, teilweise mit schlauchförmigen Einstülpungen ihrer Protoplasmahaut



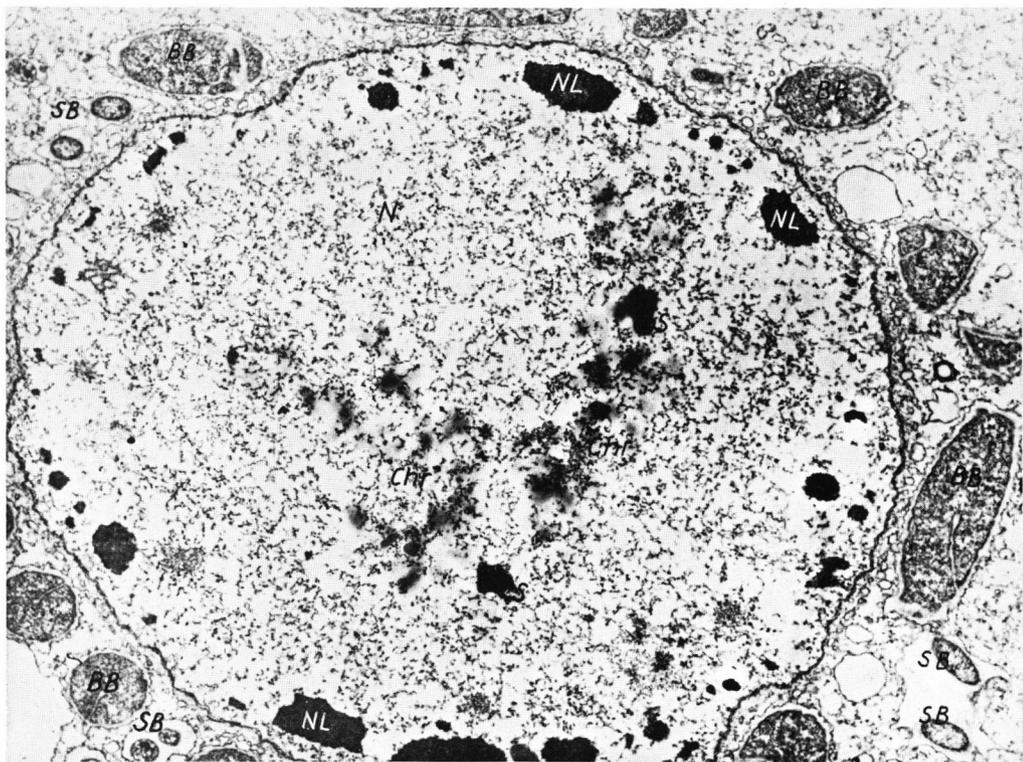
6a



6b



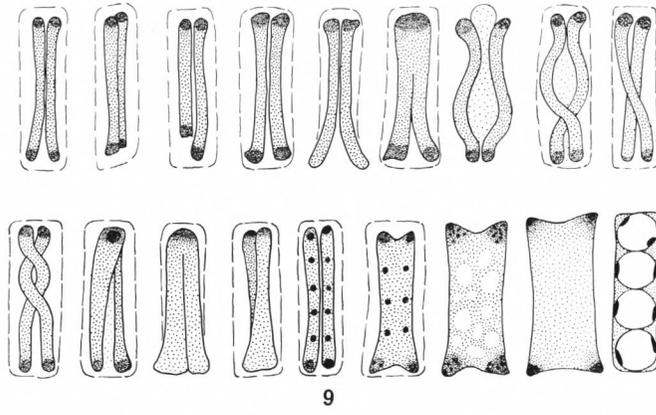
7



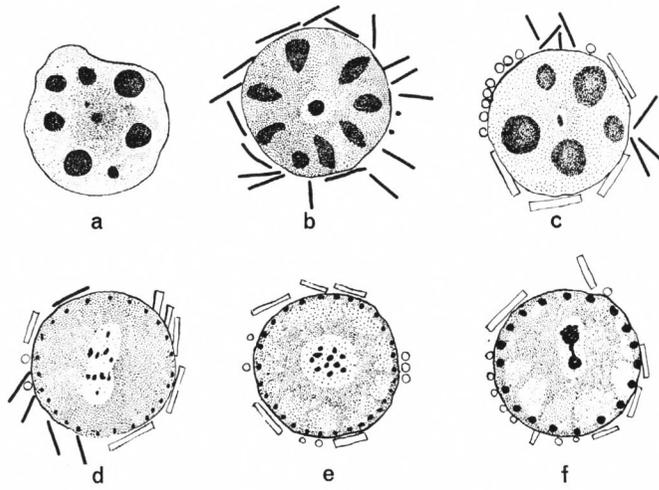
8

Tafel 4

- Abb. 9: Zusammenfassende Darstellung der Paarlingsbildung der schmalen *Pelomyxa*-Bakterien, ihrer Verschmelzung und der Sporenbildung. – Aus 7 μm dicken Schnitten und elektronenoptischen Bildern und aus Homogenaten und Hangetropfenkulturen gezeichnet
- Abb. 10: Pelomyxenkerne, dem Alter nach geordnet. Umzeichnung von Photographien. Die ganz jungen Kerne (a) haben noch keine Bakterienhulle, dann legen sich die schmalen Bakterien um sie (b), die allmahlich durch breite ersetzt werden (c, d). Die proliferierenden Kerne (e, f) werden nur von breiten Bakterien umgeben. Groenunterschiede der Kerne nicht beachtet
- Abb. 11: Lichtmikroskopische Aufnahme (1080 \times) aus einem 7 μm dicken Paraffinschnitt von *Pelomyxa*. Die breiten Bakterien bilden eine Hulle um die 3 Kerne. Photographisch vergroert
In b sind die Bakterien mit Tusche nachgezogen

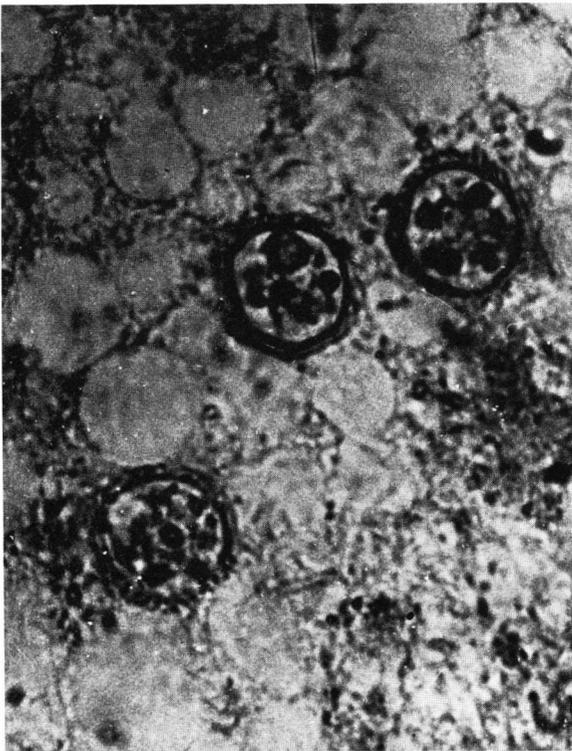


9

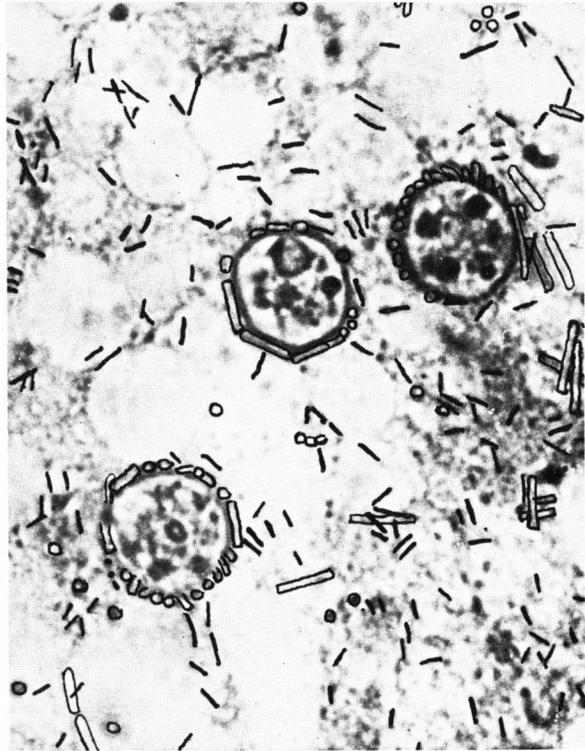


10

11a

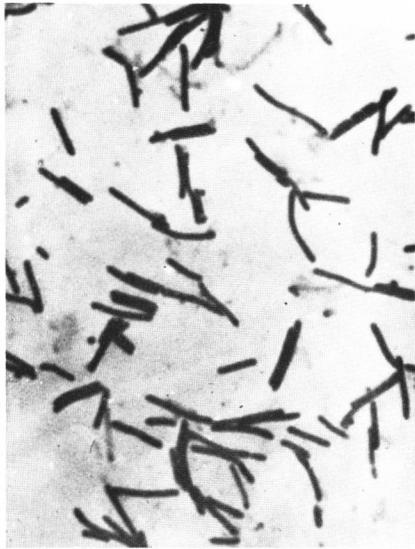


11b



Tafel 5

- Abb. 12: Mit dem Distributeur übertragene isolierte *Pelomyxa*-Bakterien, alle aus dem gleichen Klon
- Abb. 12a: Der eben in der Petrischale makroskopisch sichtbar gewordene Klon aus nur schmalen Bakterien, die zum Teil paarweise zusammenliegen
- Abb. 12b: der gleiche Klon zwei Tage später
- Abb. 12c: wieder einige Tage später, die Paare sind zu breiten Stäbchen ausgewachsen
Gram-Präparate, 1080 \times , photographisch vergrößert
- Abb. 13: Fortpflanzung durch polyploide Kerne, ganze *Pelomyxa*. Die Kernverschmelzungen sind so weit fortgeschritten, daß nur noch 4 übergroße Kerne im Cytoplasma übriggeblieben sind. Das ganze Cytoplasma ist diffus erfüllt mit Glykogen, welches an den Kernen besonders stark angehäuft ist. Nur schmale Bakterien sind in Masse vorhanden, die bei der schwachen Vergrößerung nicht sichtbar sind
- Abb. 14: drei Paraffinschnitte durch *Pelomyxa*, ganze Tiere. 90 \times
- Abb. 14a: normales vegetatives Stadium
- Abb. 14b: Anreicherung mit Glykogenkörpern, Beginn der polyploiden Fortpflanzung
- Abb. 14c: weiter fortgeschrittenes Stadium der polyploiden Fortpflanzung, die Glykogenkörper beginnen sich aufzulösen. Die Kerne sind größer geworden



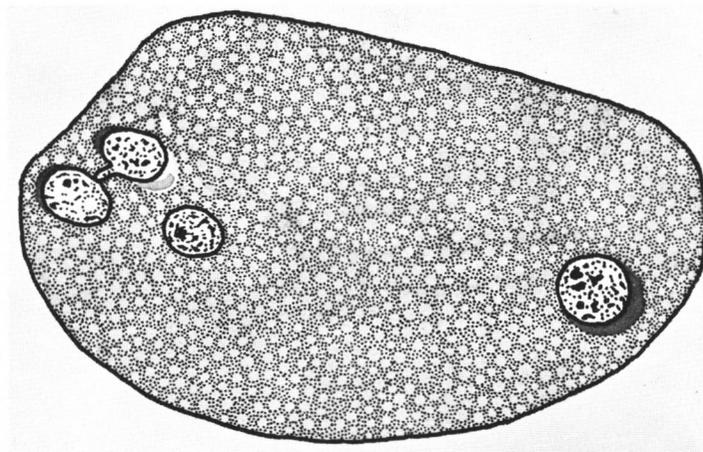
12a



12b

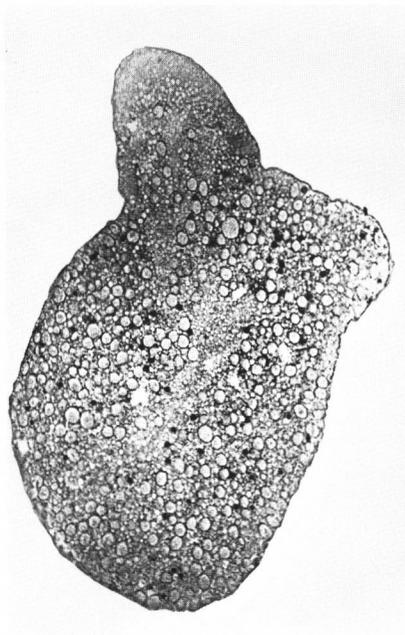


12c

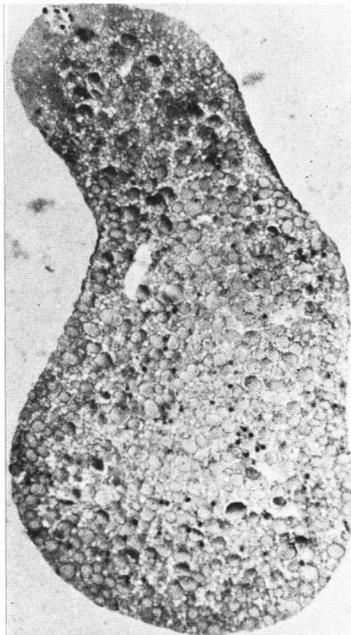


13

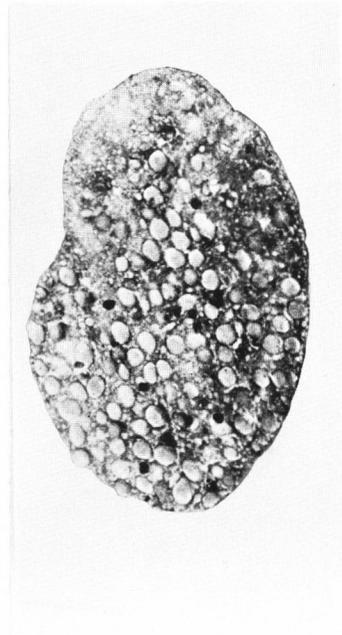
14a



14b

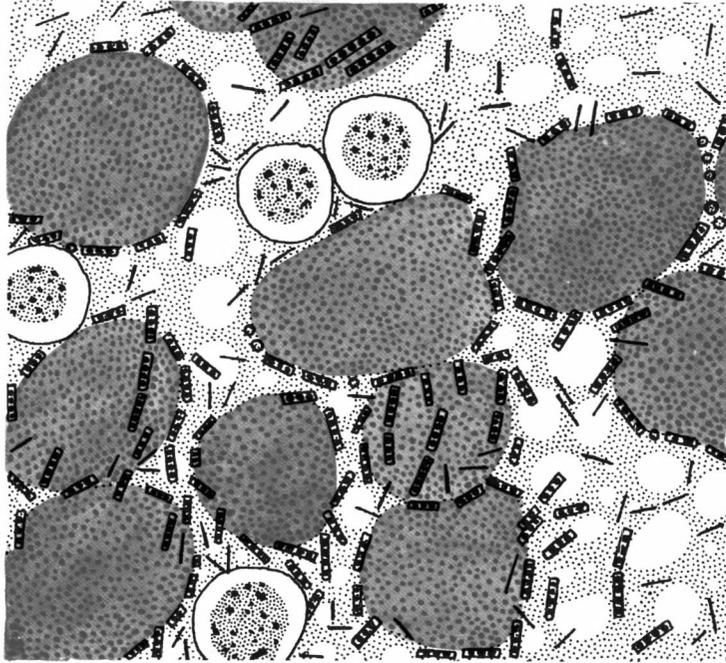


14c

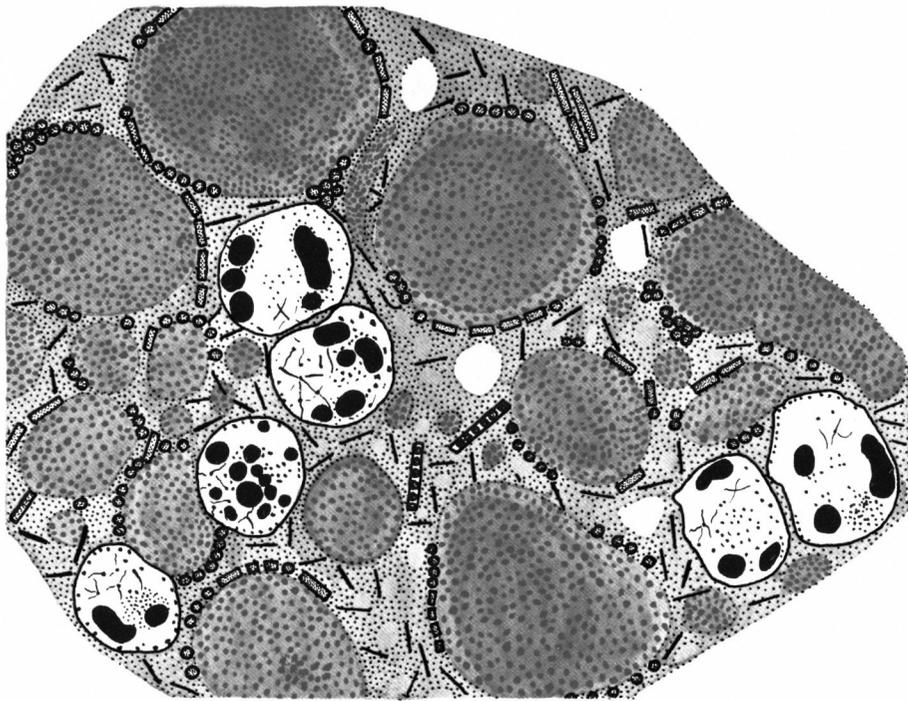


Tafel 6

- Abb. 15: Zwei Stadien von *Pelomyxa* bei der Fortpflanzung durch polyploide Kerne. 1080×, mit Zeichenprisma gezeichnet
- Abb. 15a: noch kein diffuses Glykogen im Cytoplasma
- Abb. 15b: Glykogenkörper in Auflösung
- Die Kerne haben einen Durchmesser von 30–40 µm. Die breiten Bakterien liegen nicht um die Kerne, sondern weitgehend um die Glykogenkörper. Färbung: Eisenhämatoxylin, BEST'sches Karmin



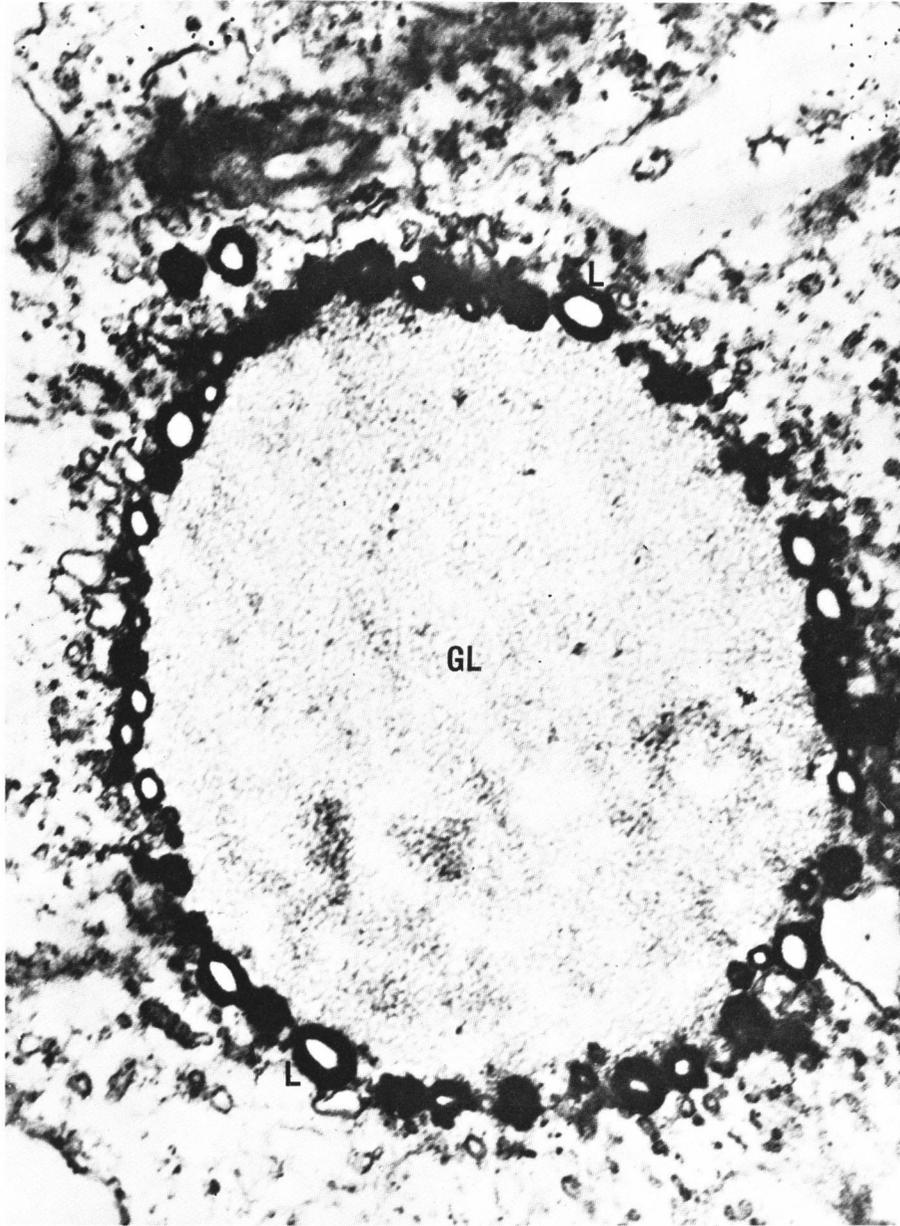
15 a



15 b

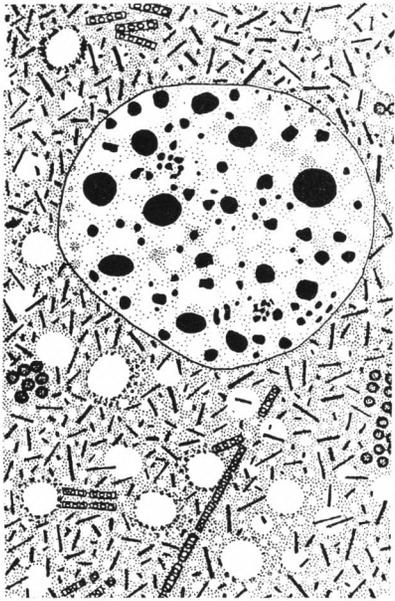
Tafel 7

Abb. 16: Elektronenoptische Aufnahme eines Glykogenkörpers von *Pelomyxa* im vegetativen Stadium des Tieres 16000×
Gl = Glykogen, L = Lipidtropfen



Tafel 8

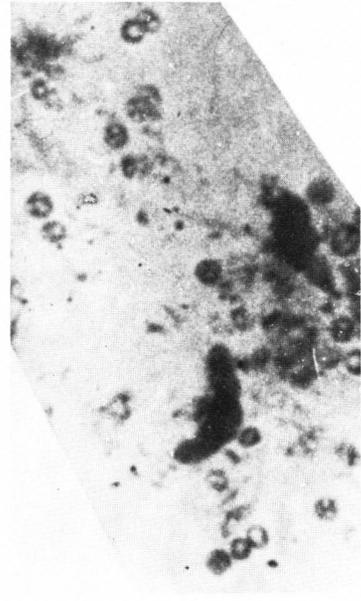
- Abb. 17: Ausschnitt aus einer *Pelomyxa* mit großem polyploidem Kern. Die Glykogenkörper sind verschwunden (Vakuolen), statt dessen ist das Glykogen diffus im Cytoplasma verteilt, das nur wenige breite Stäbchen mit Sporen enthält, aber eine Menge schmaler Bakterien. 1080×, photographisch vergr. und abgezeichnet
- Abb. 18: Ausschnitt aus einem Quetschpräparat von *Pelomyxa* mit freien Bakteriensporen. 1080×, photographisch vergrößert
- Abb. 19: Lichtmikroskopische Aufnahme einzelner Entwicklungsstadien der Fortpflanzung von *Pelomyxa* mit polyploiden Kernen. 1080×, photographisch vergrößert
- Abb. 19a-d: Kerne in zunehmender Größe durch Verschmelzung



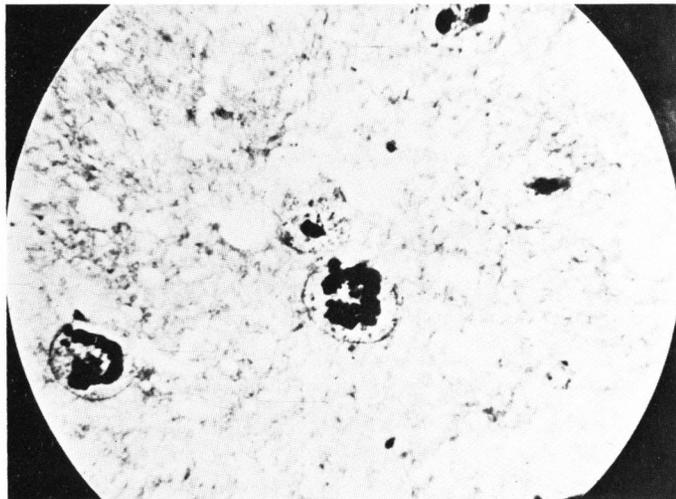
17a



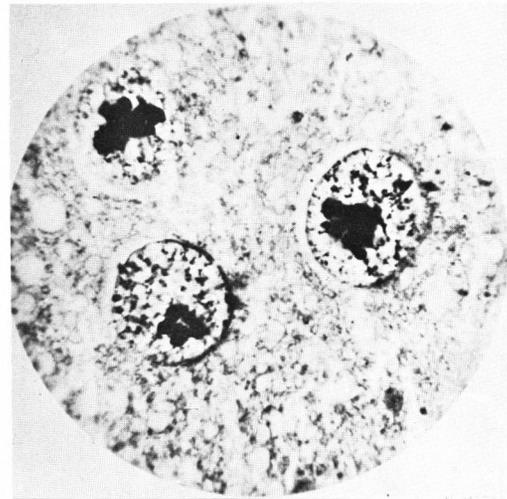
17b



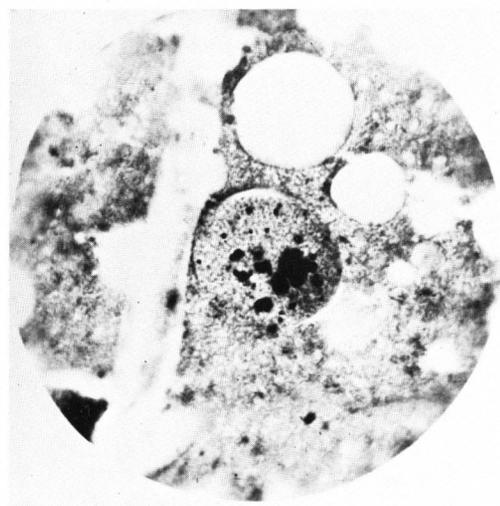
18



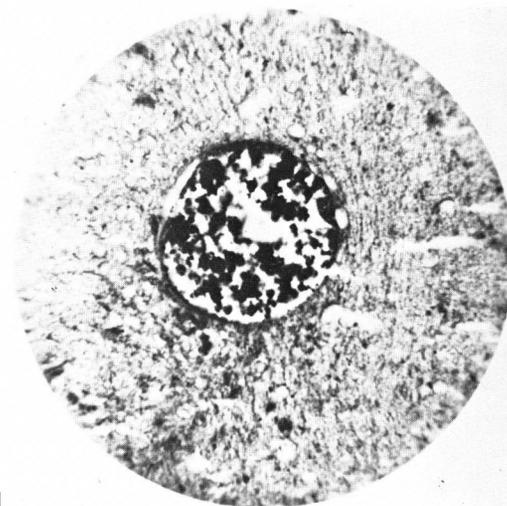
19a



19b



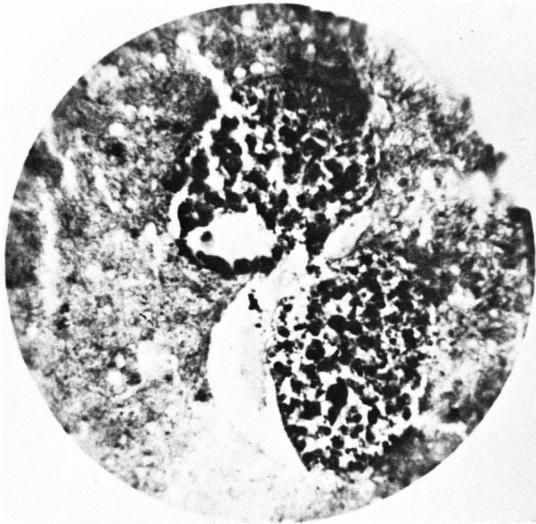
19c



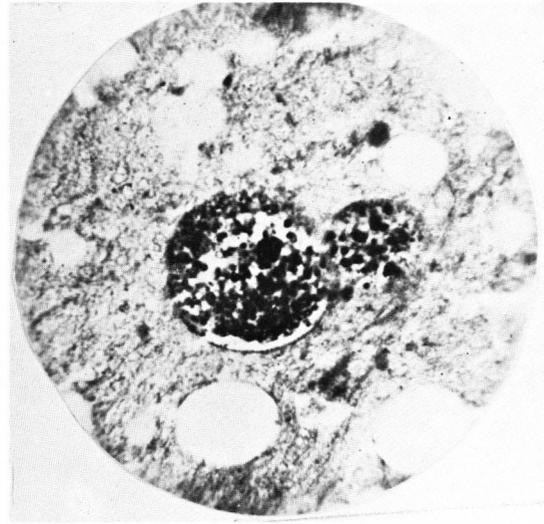
19d

Tafel 9

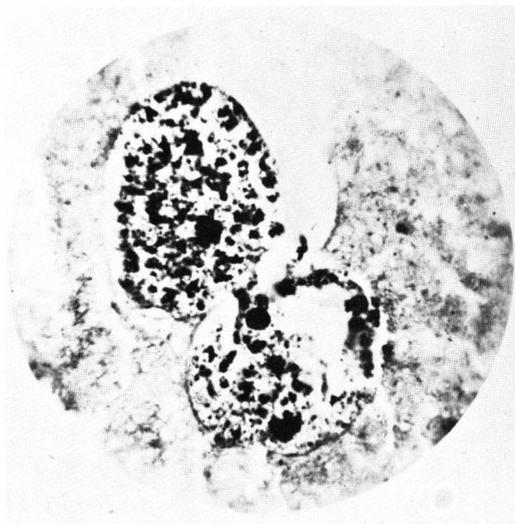
Abb. 19e-h: einzelne Kernverschmelzungen



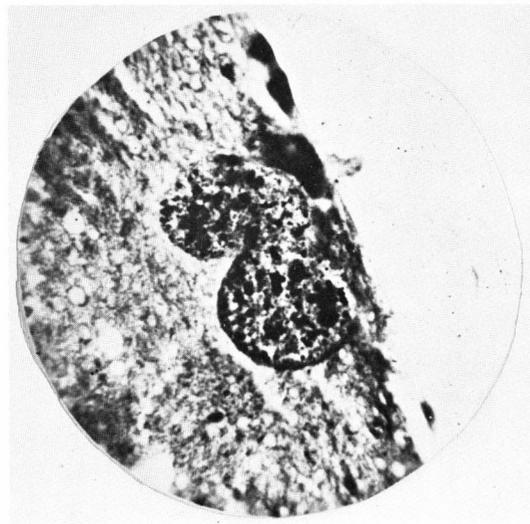
19e



19f



19g

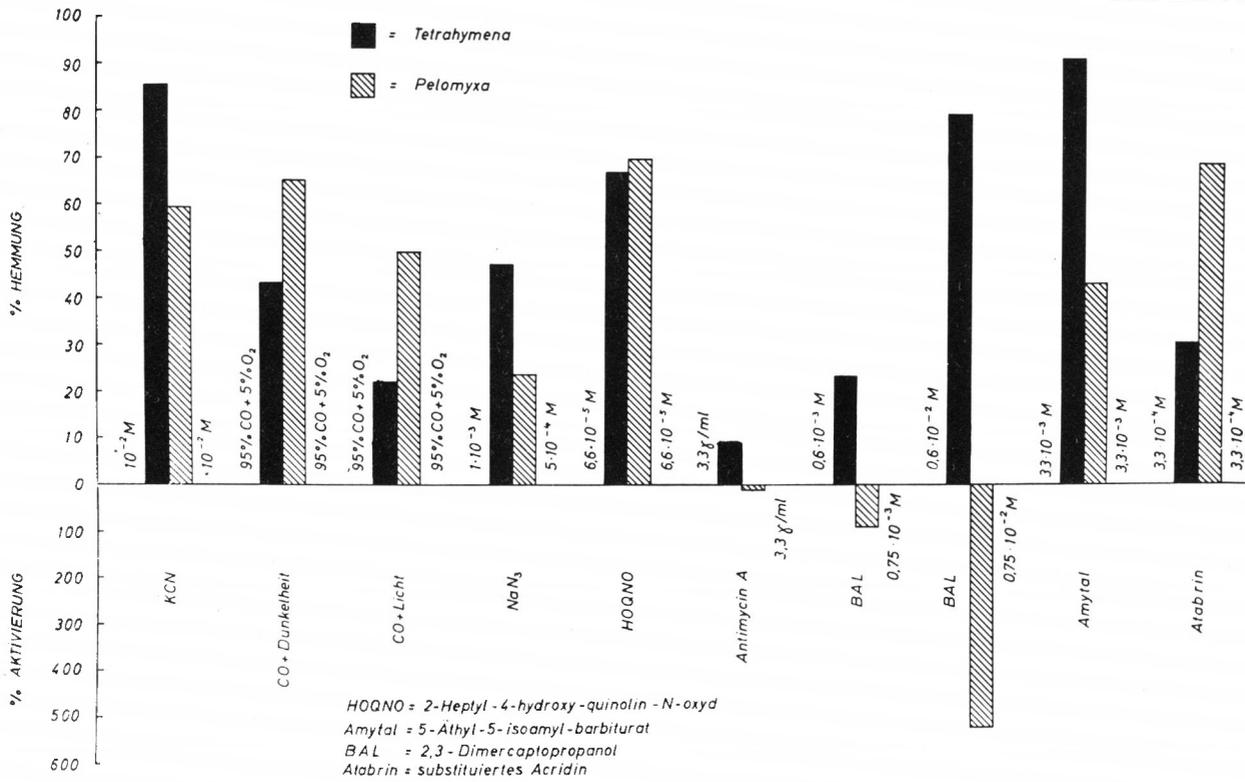


19h

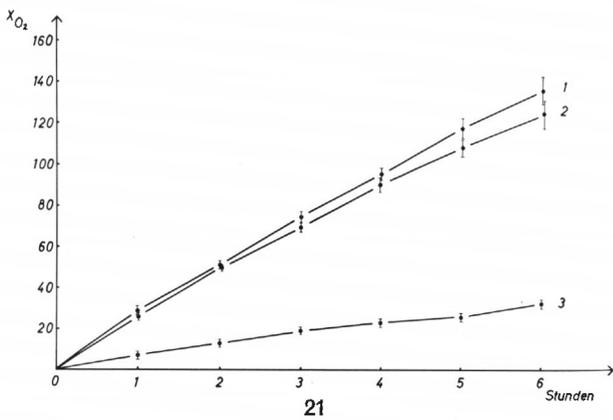
Tafel 10

- Abb. 20: Graphische Darstellung. Zusammenstellung der Hemmbarkeit der Atmung von *Pelomyxa palustris* und *Tetrahymena pyriformis* nach vorliegenden Messungen im WARBURG-App. mit Inhibitoren
- Abb. 21: Hemmung der Atmung von *Tetrahymena pyriformis* durch BAL (2,3-Dimercapto-Propanol). Messungen mit WARBURG-Manometer. Im Gasraum Luft, im Einsatz KOH, 23 °C, Phosphatmedium pH 6,4
Kurve 1: Kontrolle (3 Messungen)
Kurve 2: $0,6 \cdot 10^{-3}$ M BAL (4 Messungen)
Kurve 3: $0,6 \cdot 10^{-2}$ M BAL (3 Messungen)
- Abb. 22: Einfluß von BAL (2,3-Dimercapto-Propanol) auf den O₂-Verbrauch von *Pelomyxa palustris*. Je 500 Tiere. Messungen mit WARBURG-Manometer. Im Gasraum Luft, im Hauptraum 3 ml steriles Weiherwasser, pH 7,9, 23 °C
Kurve 1: Kontrolle (ohne Zusatz) (7 Messungen)
Kurve 2: Zusatz von $0,75 \cdot 10^{-3}$ M BAL (4 Messungen)
Kurve 3: Zusatz von $0,75 \cdot 10^{-2}$ M BAL (7 Messungen)
- Abb. 23: Hemmung der Atmung von *Tetrahymena pyriformis* durch Atabrin (substituiertes Acridin). Bedingungen wie in Abb. 21 (8 Mess.)
Kurve 1: Kontrolle
Kurve 2: $3,3 \cdot 10^{-4}$ M Atabrin
- Abb. 24: Hemmung der Atmung von *Pelomyxa palustris* durch Atabrin. Je 400 Tiere. Meßbedingungen wie in Abb. 22. Je 3 Messungen
Kurve 1: Kontrolle
Kurve 2: $3,3 \cdot 10^{-4}$ M Atabrin

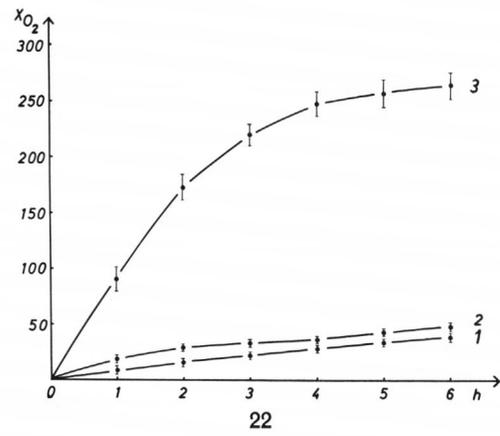
TAFEL 10



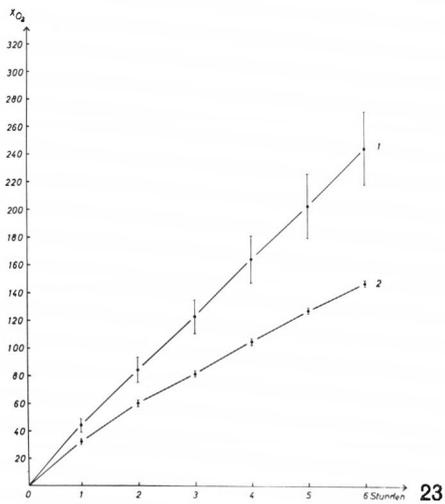
20



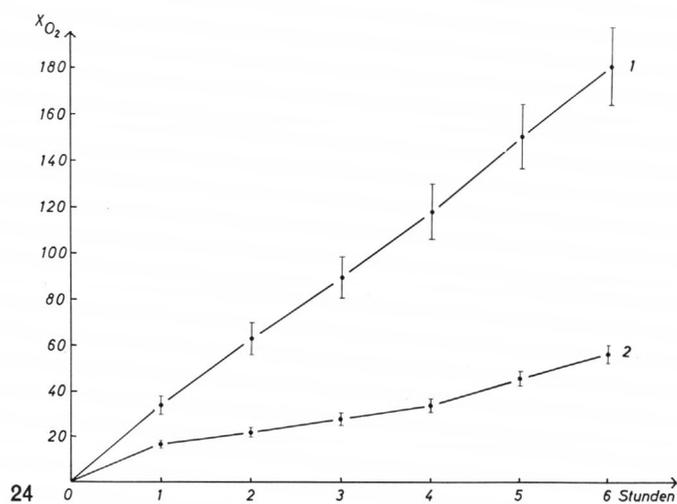
21



22



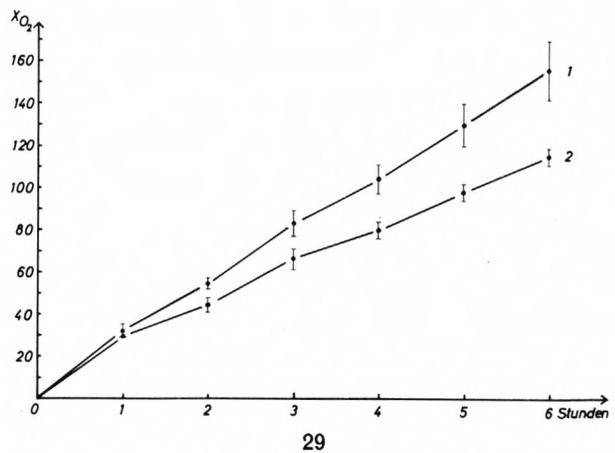
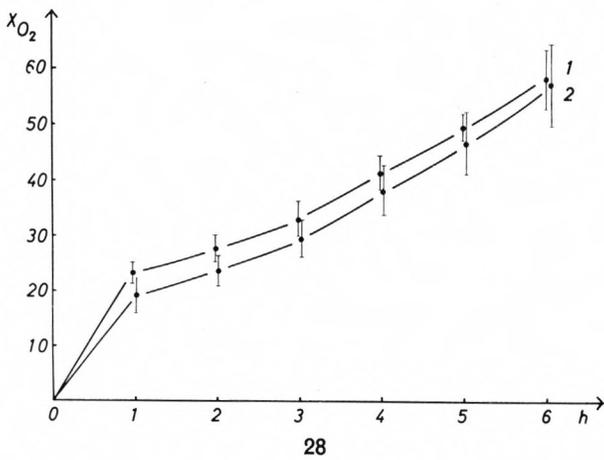
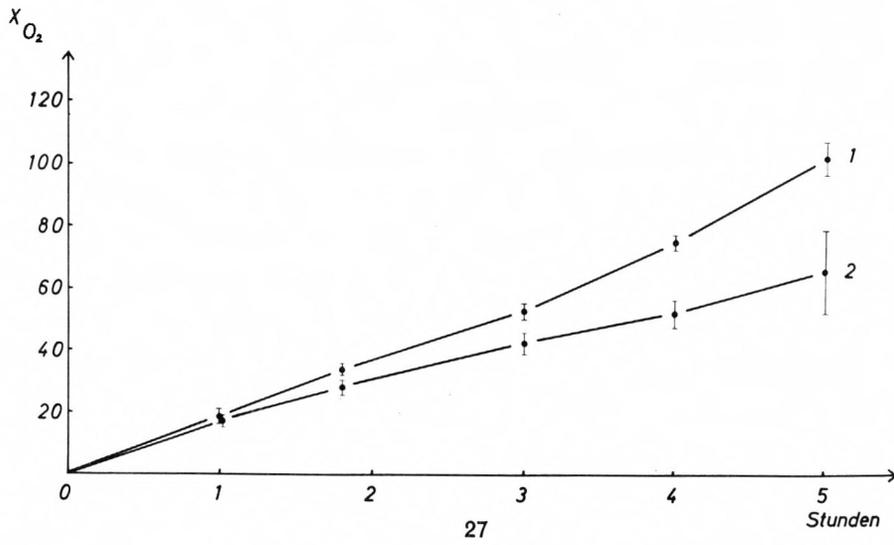
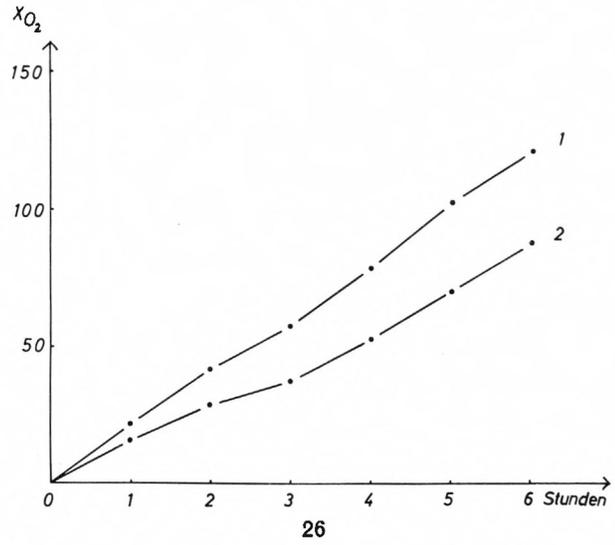
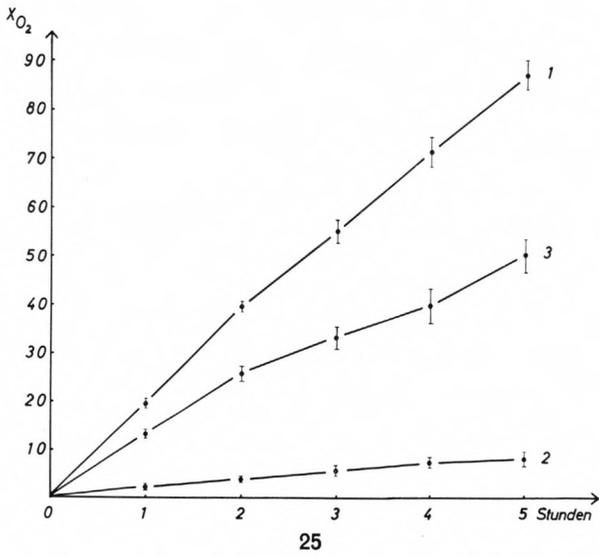
23



24

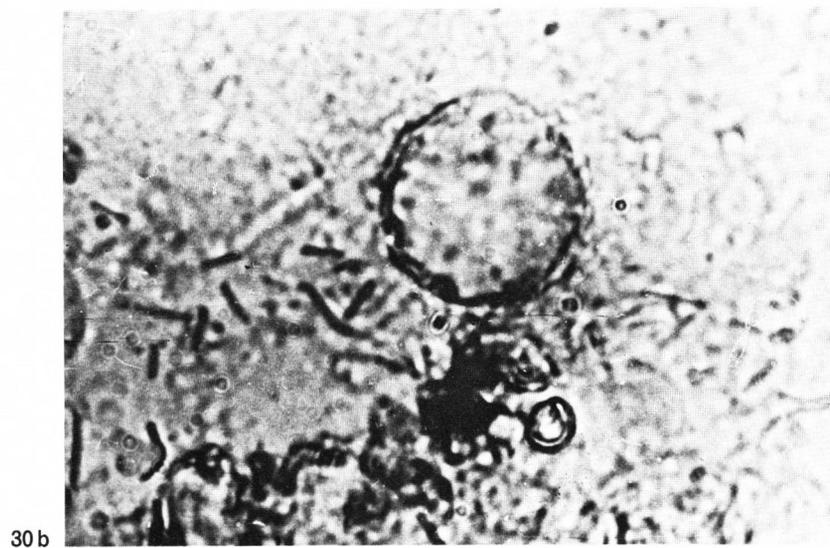
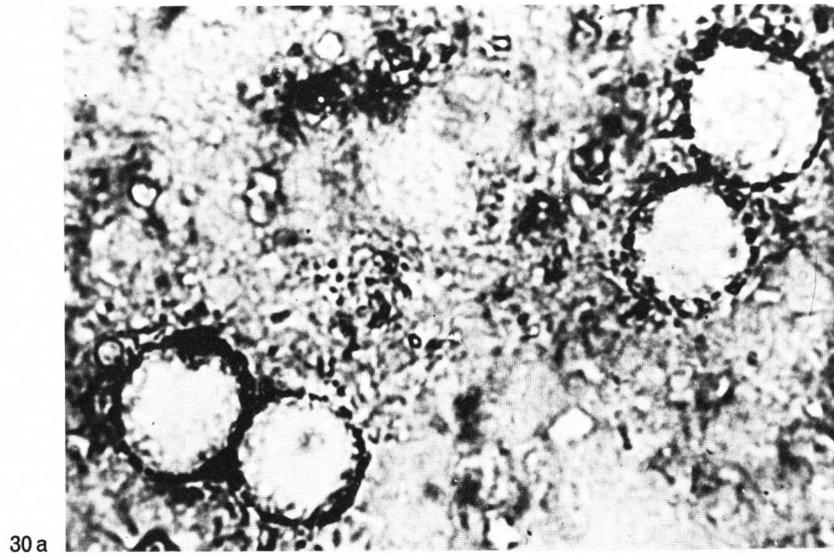
Tafel 11

- Abb. 25: Hemmung der Atmung von *Tetrahymena pyriformis* durch Amytal (5-Äthyl-5-isoamyl-Barbiturat)
Meßbedingungen wie in Abb. 21
Kurve 1: Kontrolle (11 Messungen)
Kurve 2: $3,3 \cdot 10^{-3}$ M Amytal (7 Messungen)
Kurve 3: $3,3 \cdot 10^{-4}$ M Amytal (18 Messungen)
- Abb. 26: Hemmung der Atmung von *Pelomyxa palustris* durch Amytal (5-Äthyl-5-isoamyl-Barbiturat).
Meßbedingung wie in Abb. 22
Kurve 1: Kontrolle
Kurve 2: $3,3 \cdot 10^{-3}$ Amytal
- Abb. 27: Hemmung der Atmung von *Tetrahymena pyriformis* durch Antimycin A. Meßbedingungen wie in Abb. 21, nur pH 6,8
Kurve 1: Kontrolle (6 Werte)
Kurve 2: $3,3 \cdot \gamma/\text{ml}$ Antimycin A (7 Messungen)
- Abb. 28: O_2 -Verbrauch von *Pelomyxa palustris* in Gegenwart von Antimycin A. Meßbedingungen wie in Abb. 22. Mittel aus je 8 Werten
Kurve 1: Zusatz von $3,3 \gamma/\text{ml}$ Antimycin A
Kurve 2: Kontrolle
- Abb. 29: Hemmung der Atmung von *Tetrahymena pyriformis* durch Rotenon (Insektizid aus den Wurzeln tropischer Leguminosen)
Meßbedingungen wie in Abb. 21, aber pH 6,8
Kurve 1: Kontrolle
Kurve 2: $1,3 \gamma/\text{ml}$ Rotenon (Mittelwert aus 3 Messungen)
Kurve 3: $13 \gamma/\text{ml}$ Rotenon (Mittelwert aus 3 Messungen)
Die Kurven 2 und 3 fallen zusammen



Tafel 12

- Abb. 30: Lichtmikroskopische Bilder von cytochemischen Nachweisen in *Pelomyxa palustris*; Gefrierschnitte, fotogr. vergrößert
- Abb. 30a: Diaphorase
- Abb. 30b: Succinodehydrase
- Abb. 30c: Cytochromoxydase

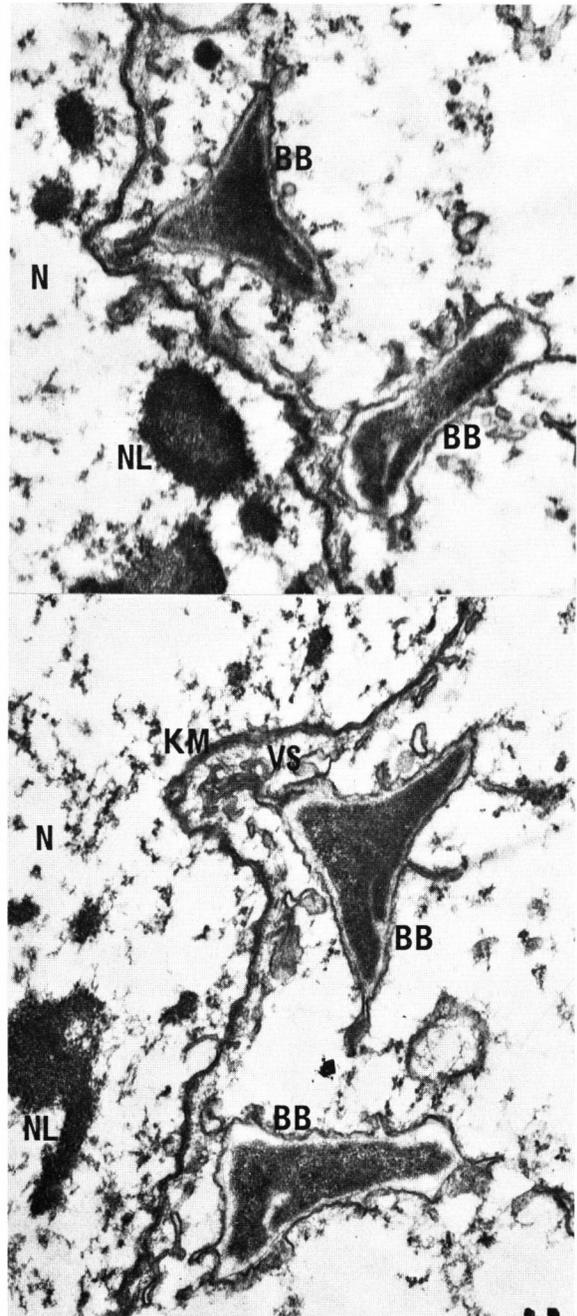


Tafel 13

- Abb. 31: Elektronenoptische Bilder vom Rande eines Kernes von *Pelomyxa palustris* mit breiten Bakterien, die Einstülpungen der Protoplasmahaut erkennen lassen. 16000×
- Abb. 31 a: breite Bakterien am Kernrand mit rundem Querschnitt
- Abb. 31 b: breite Bakterien am Kernrand mit dreieckigem Querschnitt als Folge der Kopulation schmaler Bakterien
- N = Kern, NL = Nucleolen, BB = breite Bakterien, KM = Kernmembran, P = Paarling, VS = Vakuolenschicht



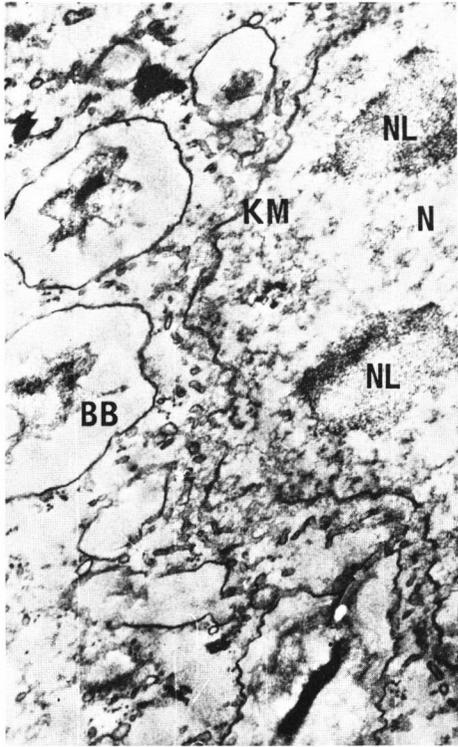
31a



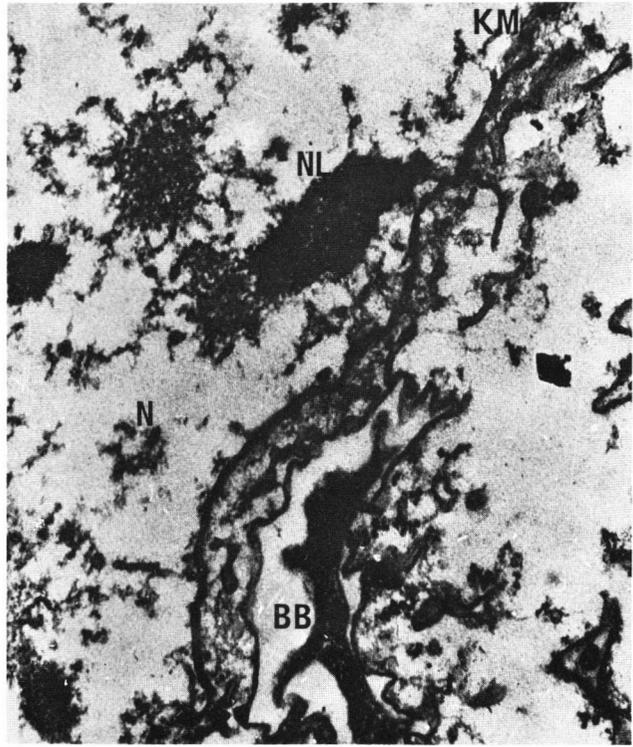
31b

Tafel 14

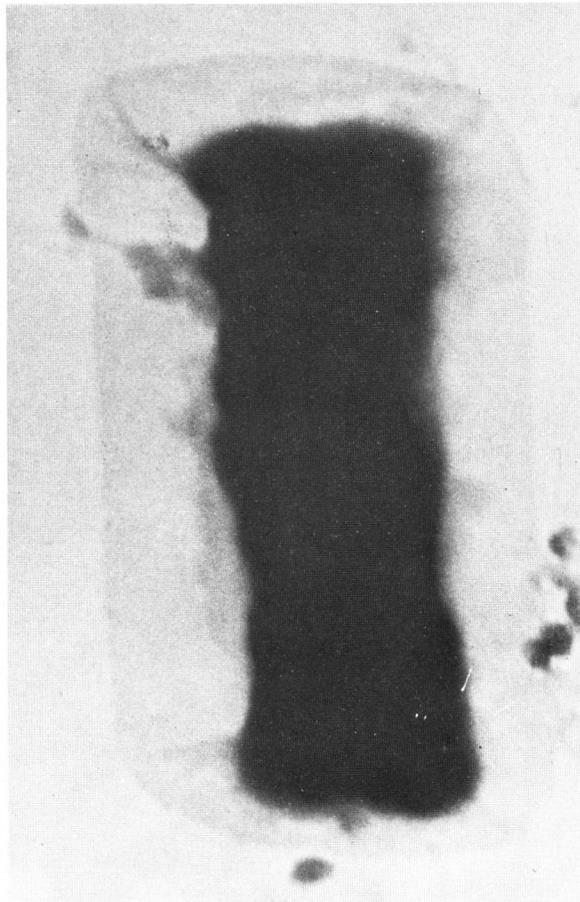
- Abb. 32: Elektronenoptische Bilder vom Rand proliferierender Pelomyxkerne. Der optisch leere Hof um die Bakterien ist stark vergrößert, und die Bakterien in seinem Innern sind stark verzweigt. 16000×
- Abb. 32a: Bakterien im Querschnitt
- Abb. 32b: Bakterien im Längsschnitt
BB = breite Bakterien, KM = Kernmembran, N = Kern (Nucleus), NL = Randnucleolen (Nucleoli)
- Abb. 33: Ein ganzes breites Bakterium mit breitem Hof. Elektronenoptische Aufnahme von KAUSCHE (1951), Endvergrößerung etwa 42000×
- Abb. 34: Elektronenoptische Aufnahme von einem breiten Bakterium im Längsschnitt. 22000×



32 a



32 b



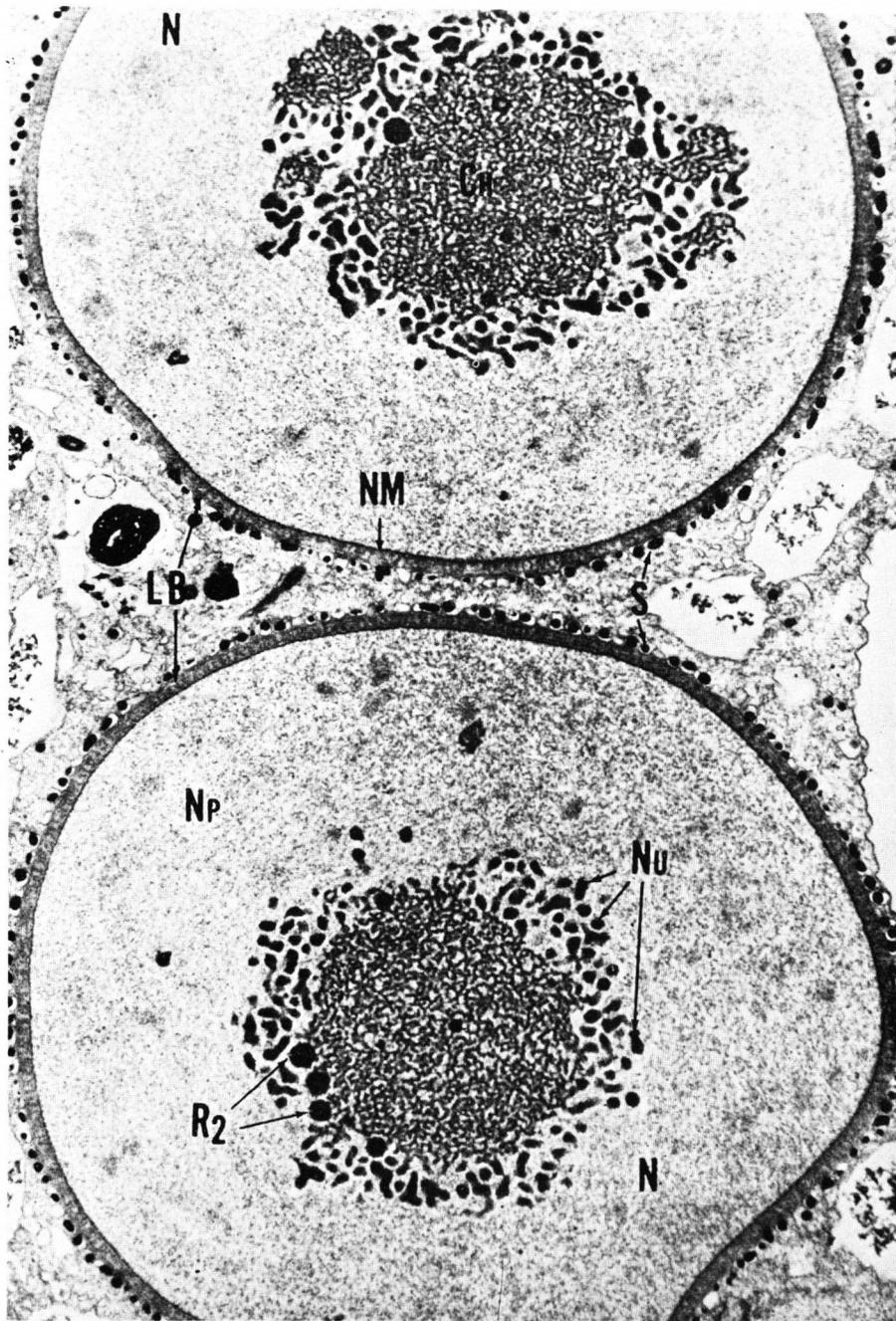
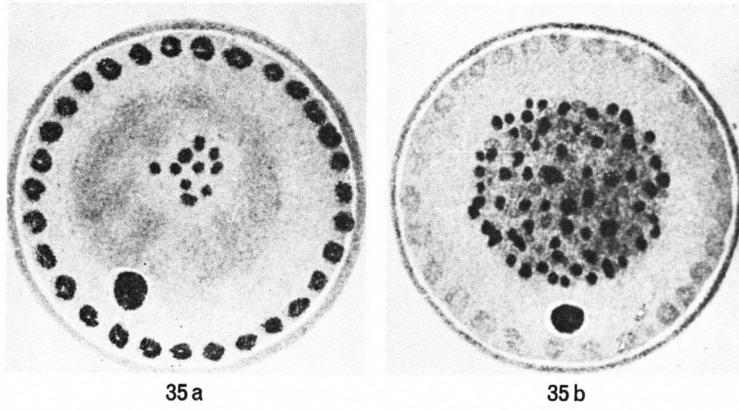
33



34

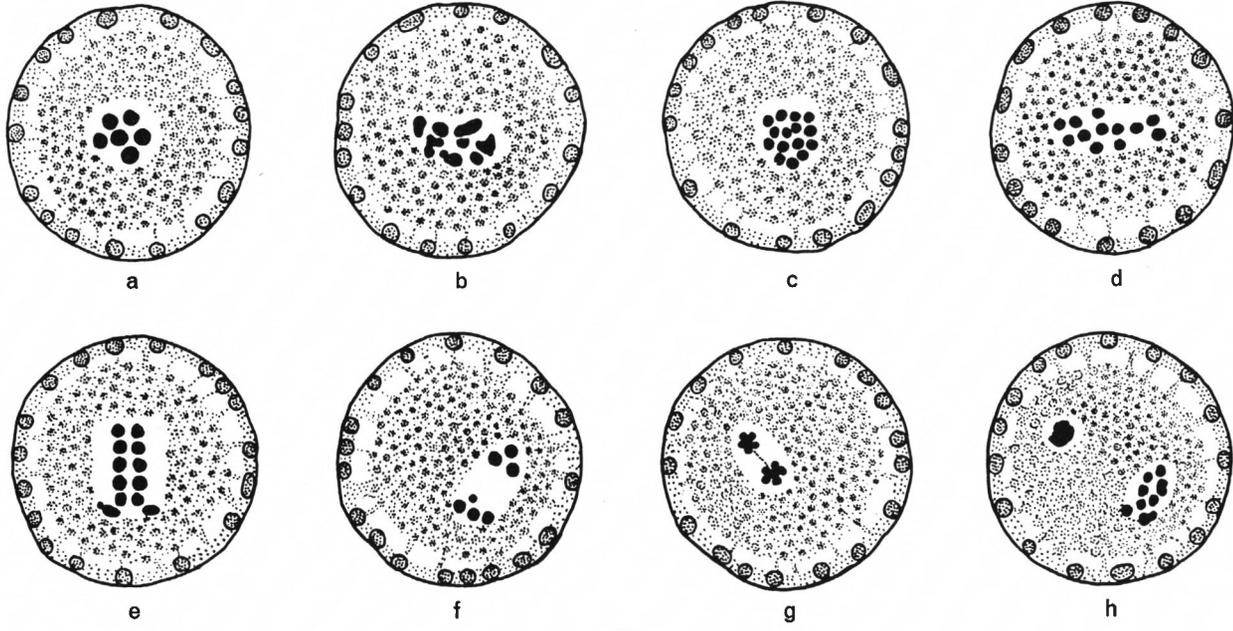
Tafel 15

- Abb. 35: Zeichnung zweier Pelomyxenkerne von HOLLANDE (1945) über die Bildung von Wanderbläschen
- Abb. 35a: das Wanderbläschen mit chromatischem Zentrum ist auf dem Wege zur Kernperipherie. In der Kernmitte bleiben 10 heterochromatische Körnchen (Chromosomen?)
- Abb. 35b: Ebenfalls ein Wanderbläschen auf dem Wege zur Peripherie. Die Randnucleolen sind größtenteils in die Mitte des Kerns gewandert und überdecken das genetische Zentrum
- Abb. 36: Elektronenoptische Aufnahme von 2 Pelomyxenkernen aus: DANIELS, BREYER und KUDO (1966). 6000×
Die Randnucleolen haben sich gegen das Kernzentrum zurückgezogen und umhüllen das genetische Zentrum
N und Np = Kern, NM und LB = vielschichtige Kernmembran, R₂ und Nu = Randnucleoli, CH = Chromosomen, S = Bakterien

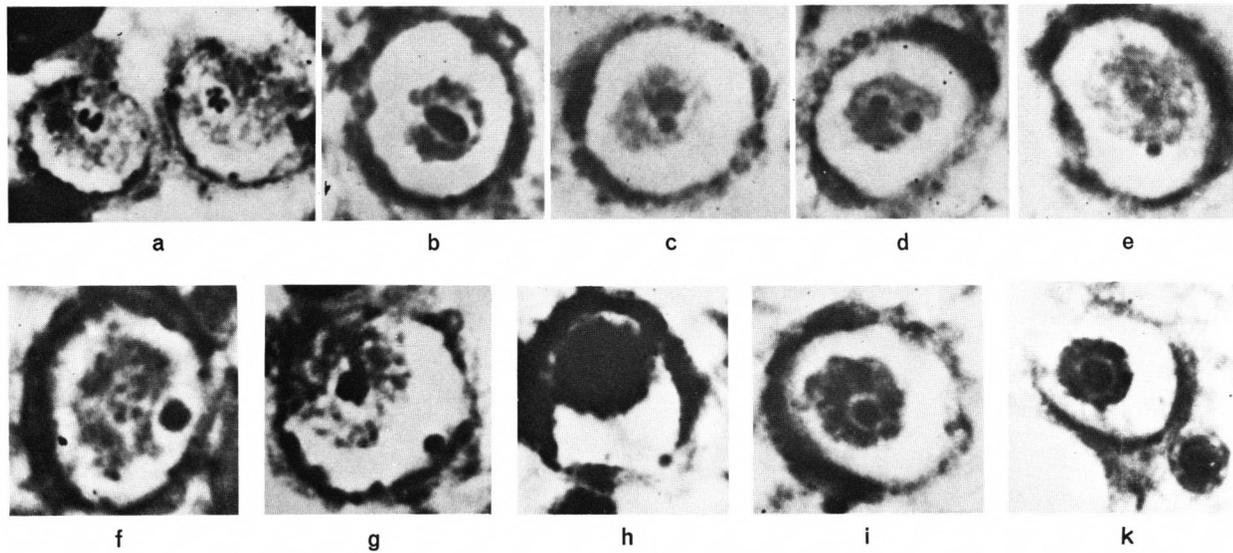


Tafel 16

- Abb. 37: Zusammenstellung der Mitose-ähnlichen Vorgänge im zentralen genetischen Bläschen des Kernes von *Pelomyxa*. Man sieht maximal 6 oder 12 heterochromatische Körnchen
Zeichnungen nach Photographien
- Abb. 38a: Photographien von proliferierenden Kernen von *Pelomyxa*, der Entwicklung entsprechend angeordnet. 1080 \times , photographisch vergrößert



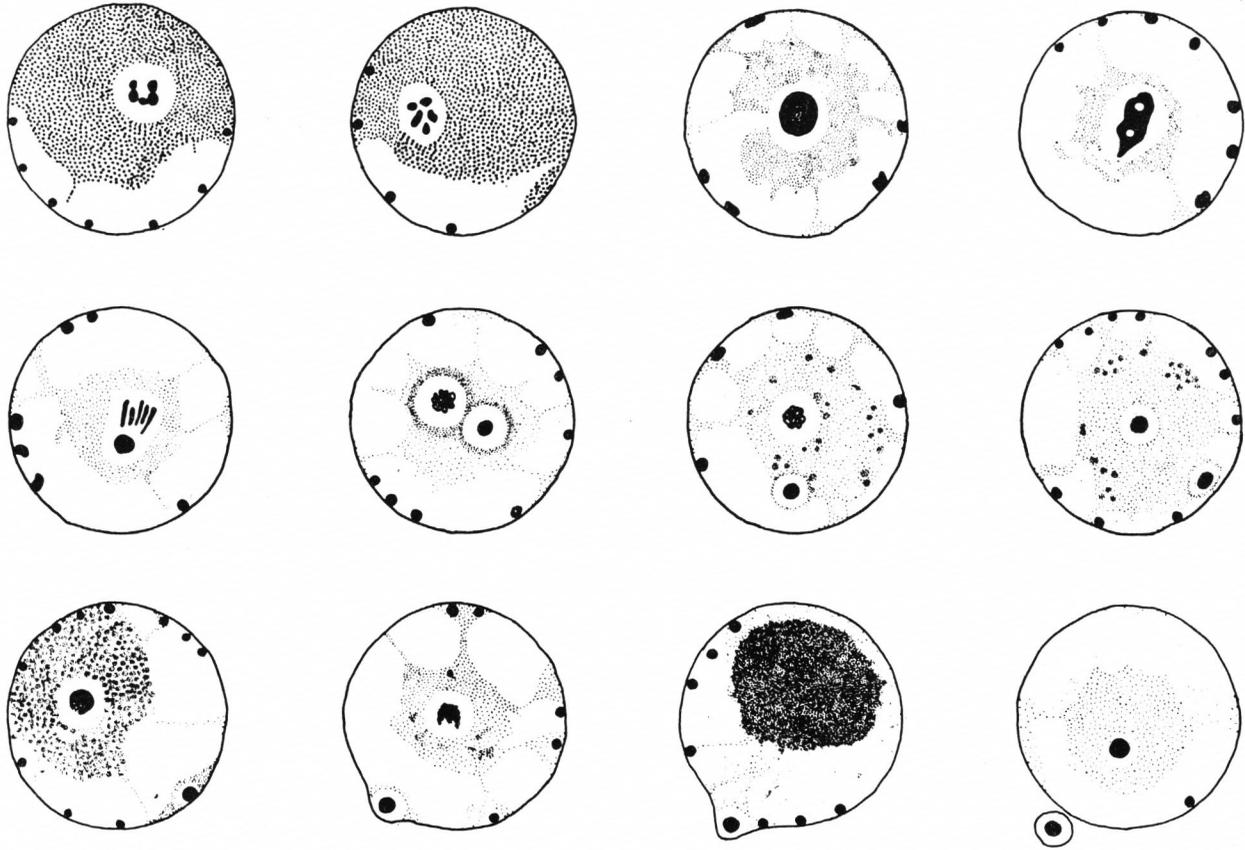
37



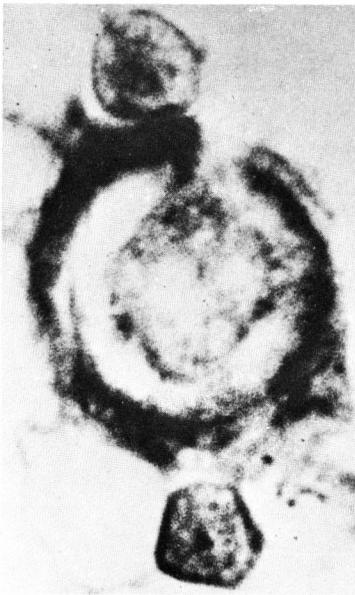
38a

Tafel 17

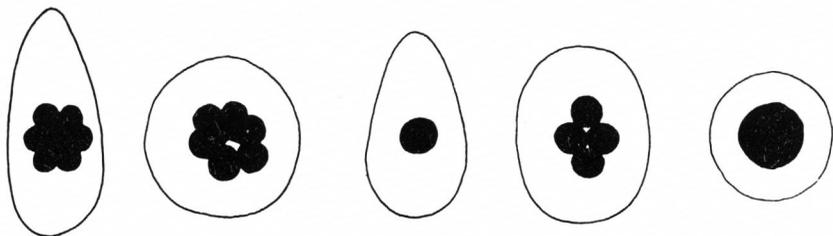
- Abb. 38b: Umzeichnung von Photographien proliferierender Kerne mit der Entstehung von Wanderbläschen und deren Auswanderung
- Abb. 39: Lichtmikroskopische Aufnahme eines Pelomyxenkernes. Man sieht noch eine Hülle breiter Bakterien und neben dem alten liegen zwei junge Kerne. 1080×, photographisch vergrößert
- Abb. 40 Schematische Zeichnung verschiedener Formen von eben aus dem Pelomyxenkern ausgetretenen Wanderbläschen. Maximal sieht man 6 chromatische Körnchen im Innern. Färbung: Eisenhämatoxylin



38 b



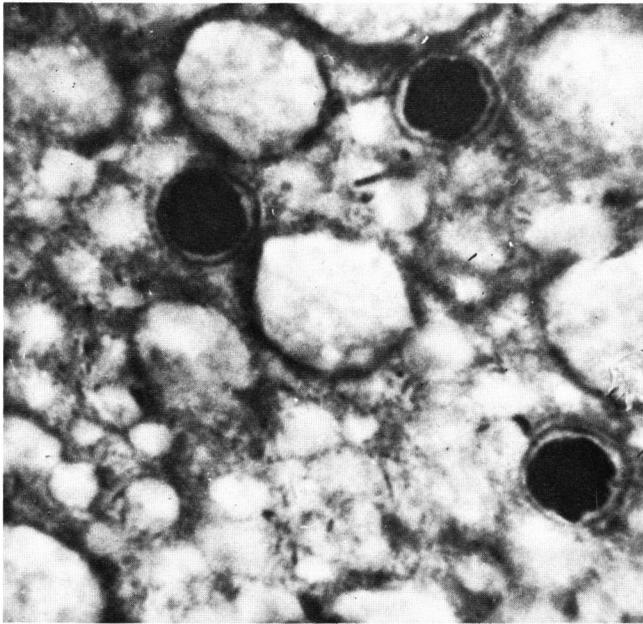
39



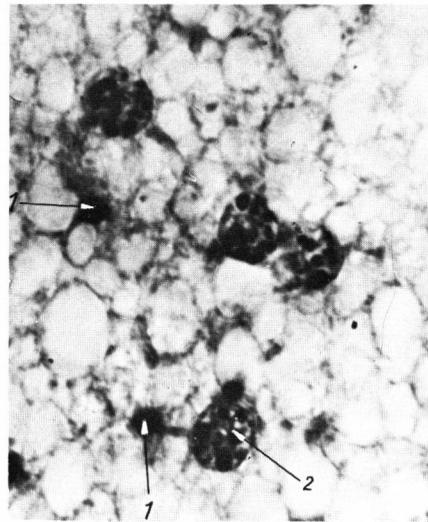
40

Tafel 18

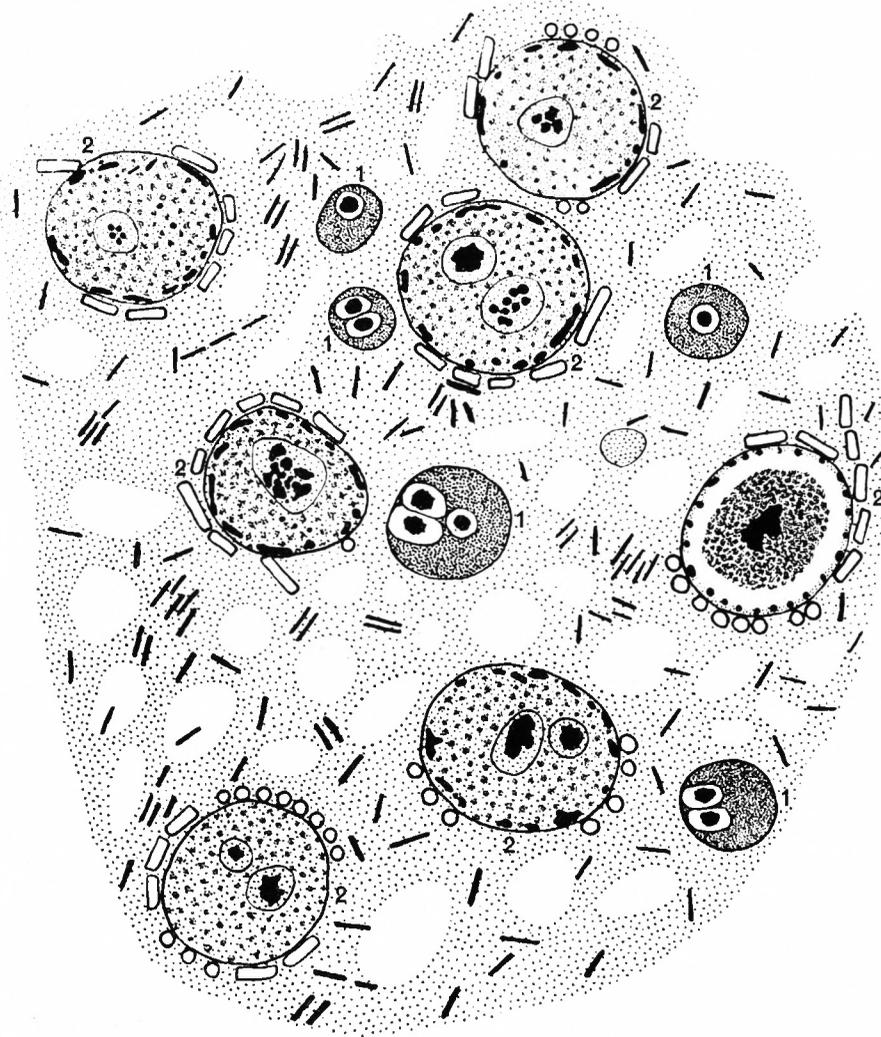
- Abb. 41: Lichtmikroskopische Bilder von sehr jungen Kernen von *Pelomyxa*
Abb. 41 a: 3 junge Kerne mit zusammengeballtem Chromatin. 1080×, photographisch stark vergrößert
Abb. 41 b: Entwicklung von „Wanderbläschen“ (1) zu jungen Kernen (2) 1080×
Abb. 42: Nachzeichnung aus einem Schnittpräparat (7 µm dick) mit geschlechtlicher Fortpflanzung
Färbung: Eisenhämatoxylin und Best'sches Karmin. Umrisse mit Zeichenprisma gezeichnet.
Man sieht 7 proliferierende Pelomyxenkerne (2) und 5 Anfangsstadien der Gamontogamie (1)



41a

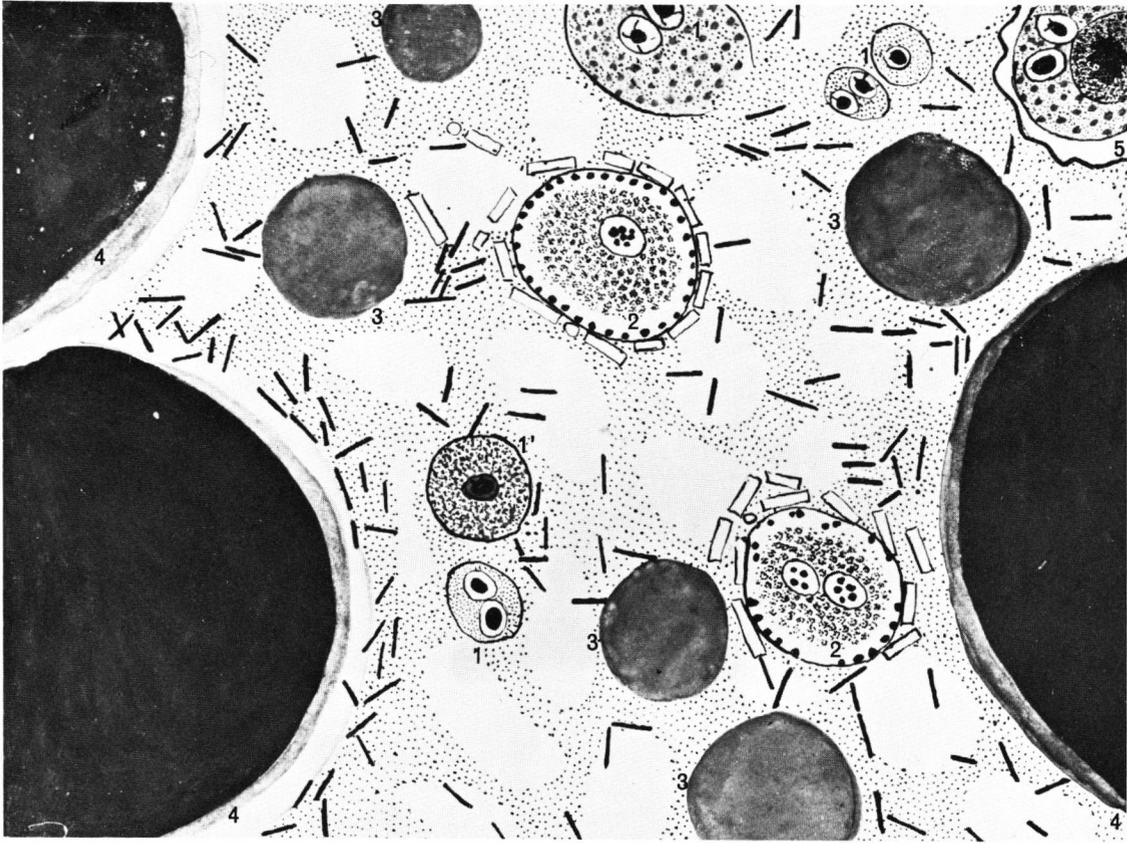


41b



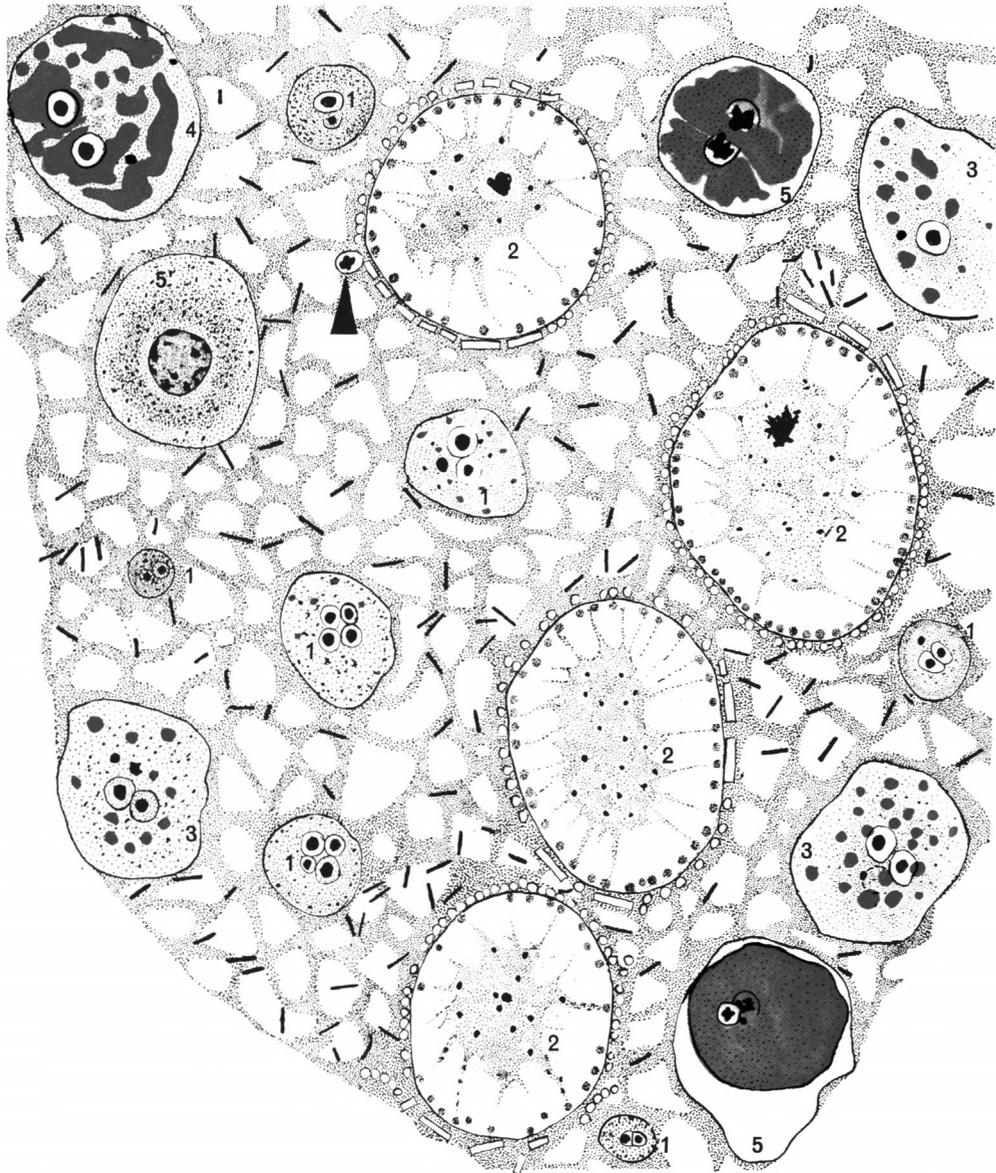
Tafel 19

- Abb. 43: Nachzeichnung eines Schnittpräparates von *Pelomyxa* (7 μm), gefüttert mit Stärkekörnern (4). Außer 2 proliferierenden Kernen (2) verschiedene Stadien der geschlechtlichen Fortpflanzung (1). 1080 \times , Umriss mit Zeichenprisma. Färbung: Eisenhämatoxylin und Best'sches Karmin
- 1 = verschiedene Stadien der geschlechtlichen Fortpflanzung
 - 2 = proliferierende Kerne
 - 3 = Glykogenkörper (rot gefärbt)
 - 4 = gefressene Stärkekörner (blauschwarz gefärbt)



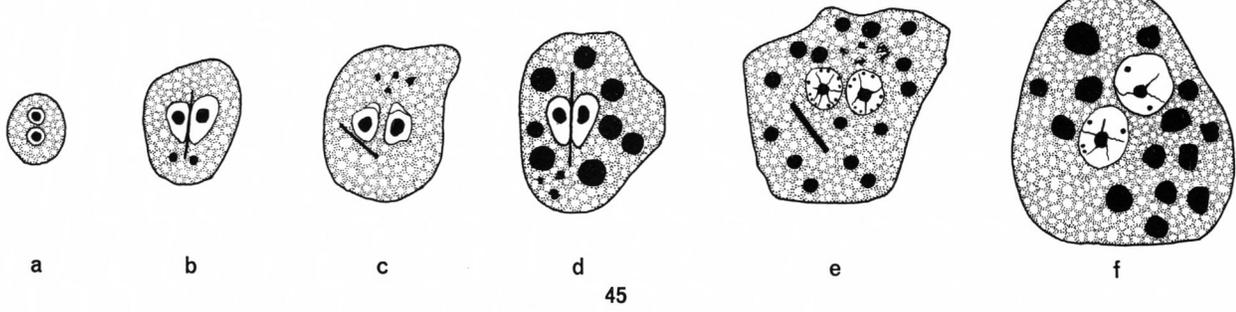
Tafel 20

- Abb. 44: Nachzeichnung eines Schnittpräparates (7 μm dick) von einer *Pelomyxa* mit geschlechtlicher Fortpflanzung. 1080 \times , Umriss mit Zeichenprisma. Färbung: Eisenhämatoxylin und Bestsches Karmin
- 1 = Fortpflanzungszellen in Anfangsstadien
 - 2 = proliferierende Pelomyxenkerne
 - 3 = Glykogen-haltige weiterentwickelte Fortpflanzungszellen
 - 4-5 = noch spätere Stadien der Fortpflanzungszellen mit zunehmendem Glykogengehalt

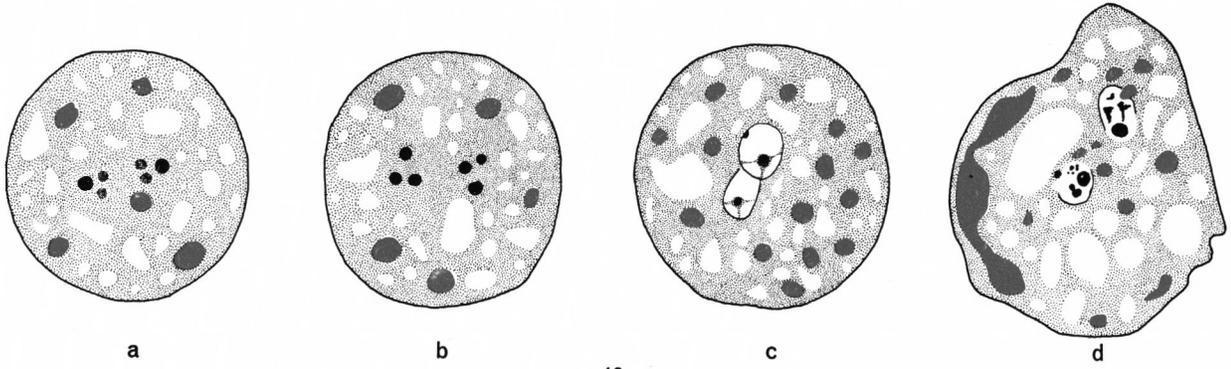


Tafel 21

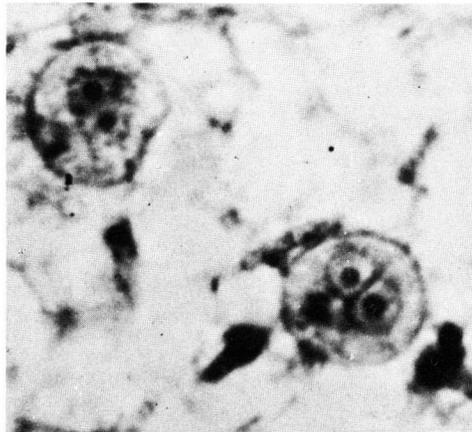
- Abb. 45: Schematische Zeichnung des ersten Entwicklungsganges der Fortpflanzungszellen, nach Schnittpräparaten
- Abb. 45a-c: nach der Kopulation der Gameten
- Abb. 45d-f: spätere Stadien mit Auftreten von Glykogen (schwarz)
- Abb. 46: Zeichnung eines weiteren Beispiels des Entwicklungsganges von Fortpflanzungszellen, nach Schnittpräparaten. Färbung: Eisenhämatoxylin und BEST'sches Karmin
- Abb. 46a+b: jüngere Stadien. Die Umrise der je 2 Kernen mit 3 heterochromatischen Körperchen sind nicht sichtbar
- Abb. 46c+d: spätere Stadien der Fortpflanzungszellen
- Abb. 47: Lichtmikroskopische Aufnahme von Gameten in Kopulation



45



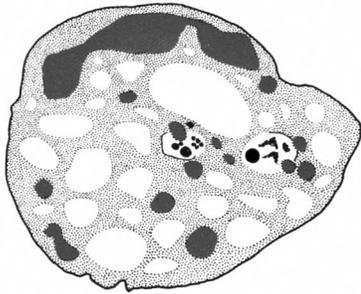
46



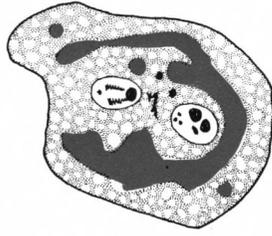
47

Tafel 22

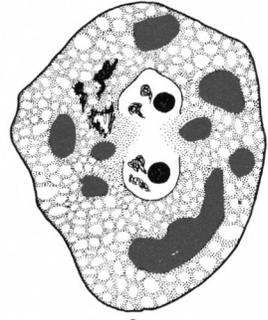
Abb. 48: Zeichnerische Darstellung der Bildung des Synkaryons nach Schnittpräparaten (7 μm dick).
Färbung: Eisenhämatoxylin und BEST'sches Karmin
Die Kerne lassen regelmäßig je 3 heterochromatische Körnchen sehen. Bei e und i sieht man außerdem die 2. Richtungskörperchen. Mit dem Alter sammeln sich zunehmende Mengen von Glykogen an, und die beiden Geschlechtskerne verschmelzen zu einem Synkaryon



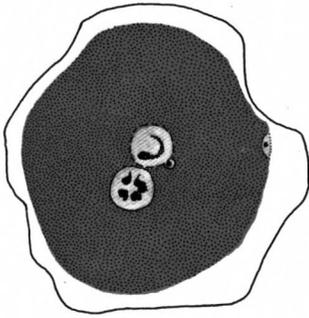
a



b



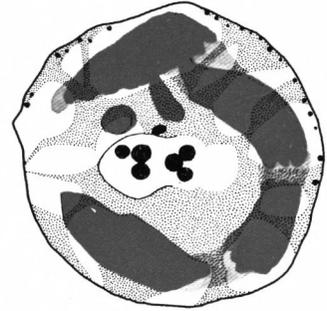
c



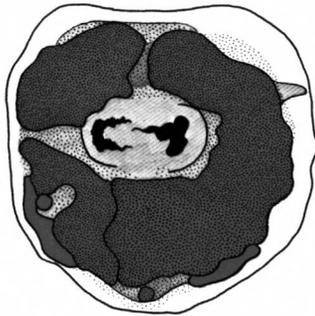
d



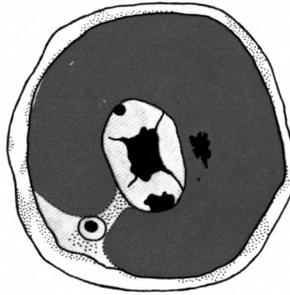
e



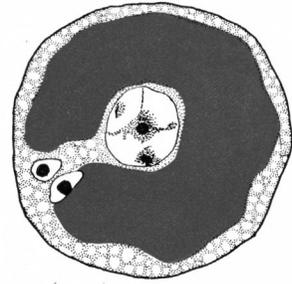
f



g



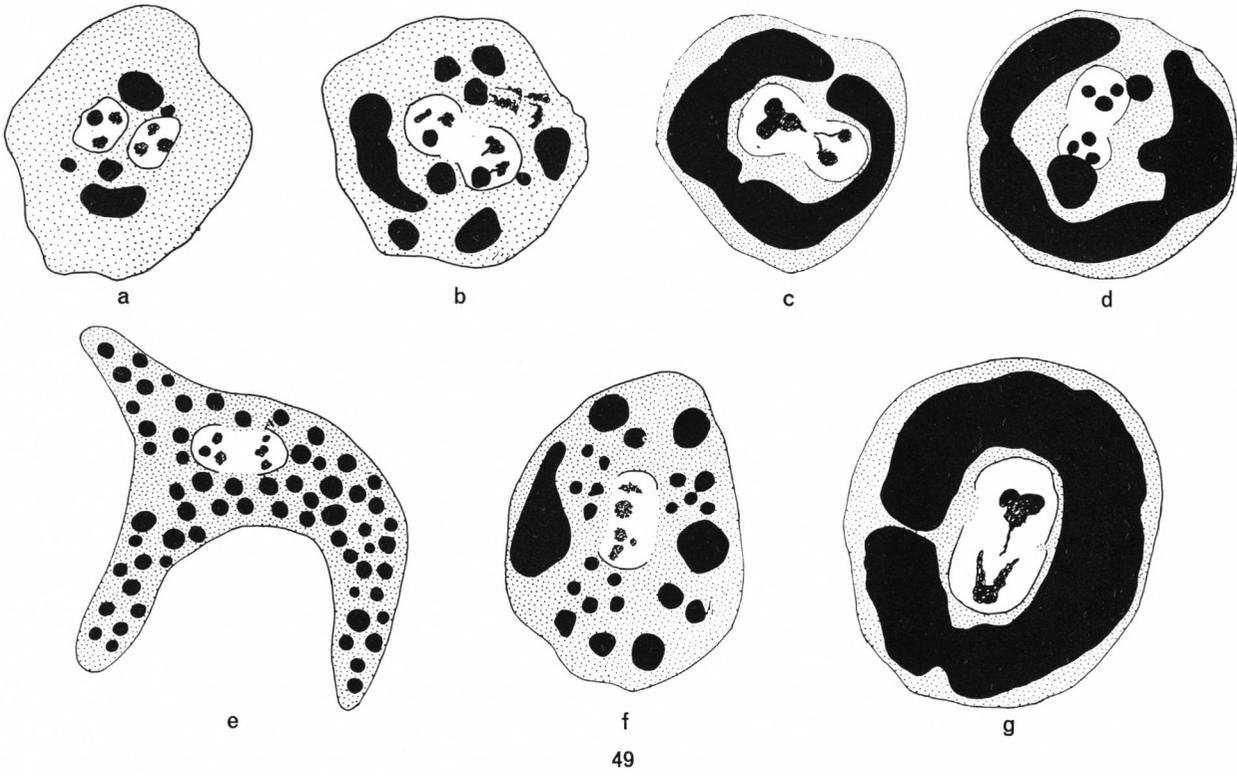
h



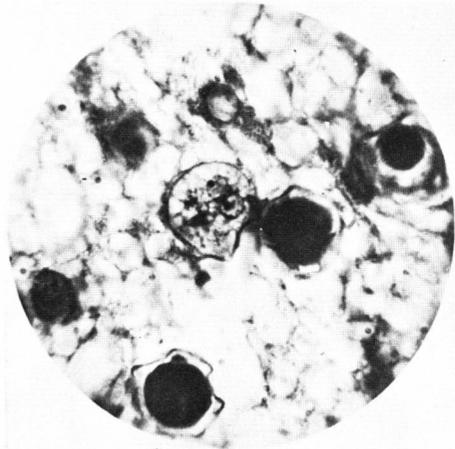
i

Tafel 23

- Abb. 49: Zeichnung von weiteren Beispielen der Cystenbildung nach 7 μm dicken Schnittpräparaten.
Färbung wie bei Abb. 48
- Abb. 50: Lichtmikroskopische Bilder der Cystenbildung in *Pelomyxa*
- Abb. 50a: fertige Cysten liegen im Cytoplasma, dazu ein früheres Stadium der Gamontogamie
- Abb. 50b: das frühere Stadium der Cystenbildung aus a stärker vergrößert



49



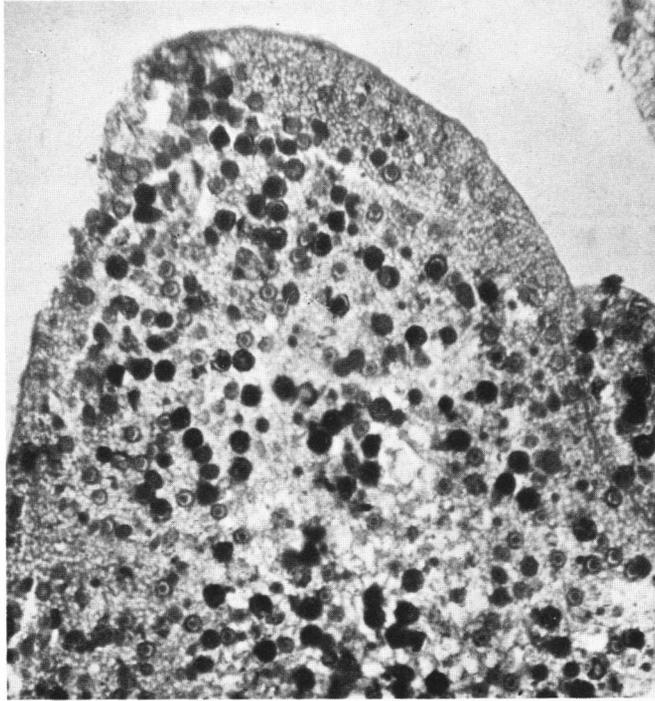
50 a



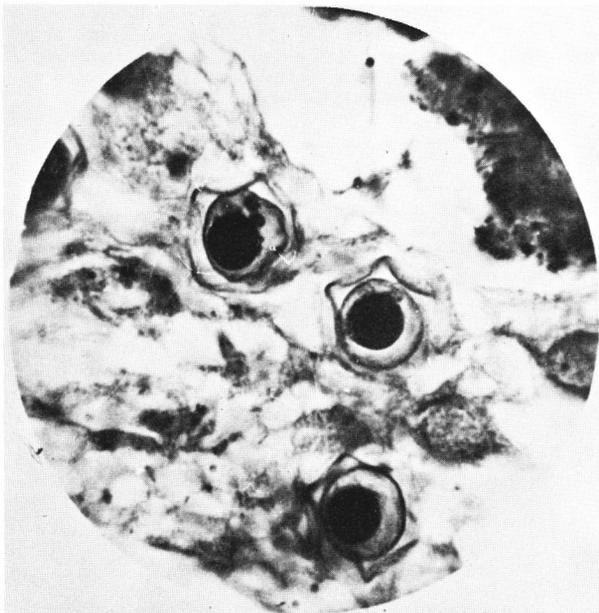
50 b

Tafel 24

- Abb. 51: Lichtmikroskopische Aufnahme eines 7 μm dicken Schnittes durch ein Muttertier mit zahlreichen fertigen Cysten
- Abb. 52: Ausschnitte aus der Abb. 51 1080 \times , photographisch vergrößert
- Abb. 52a: 3 im Cytoplasma liegende Cysten mit erkennbaren Richtungskörperchen
- Abb. 52b: 2 Cysten aus a vergrößert
- Abb. 52c: neben einer Cyste ein proliferierender Pelomyxenkern



51



52 a



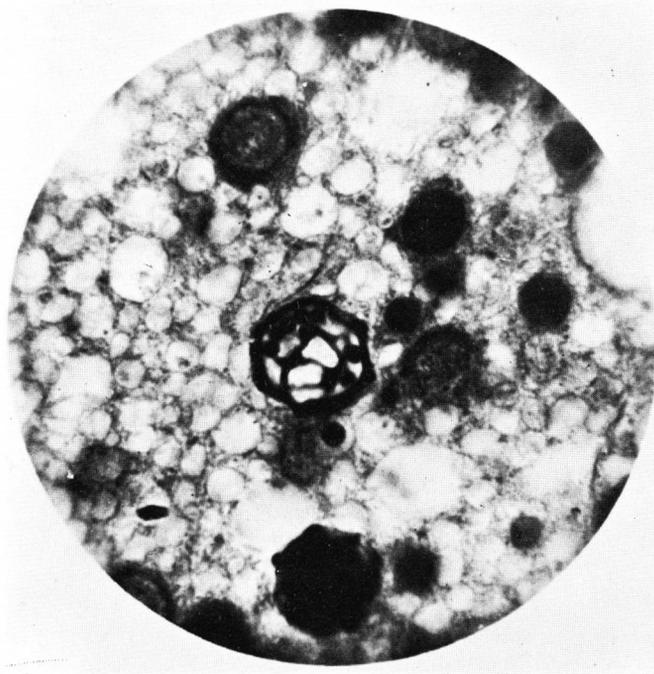
52 b



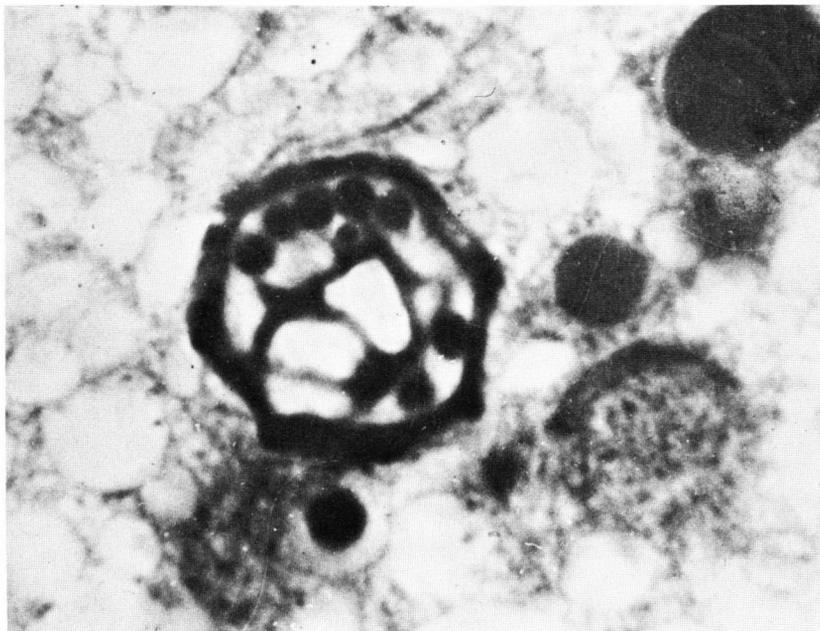
52 c

Tafel 25

- Abb. 53: Lichtmikroskopische Bilder a) mit einer weiter entwickelten Cyste ohne Reservestoffe
Abb. 53b: der mittlere Teil von a stärker vergrößert
In der Cyste sind 7 Kerne erkennbar. Ein Kern befindet sich außerhalb der festen Cystenhülle



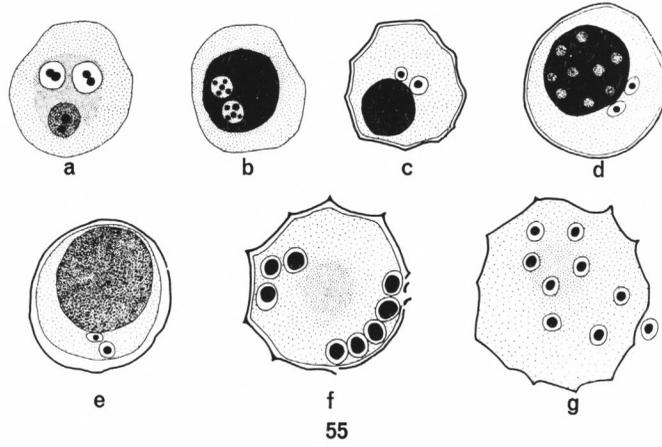
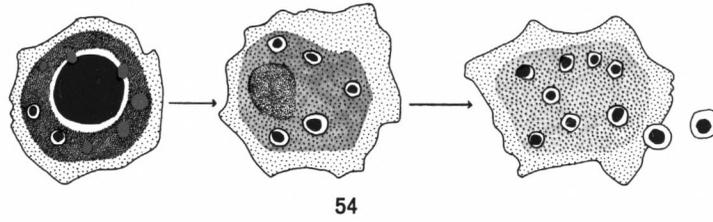
53 a



53 b

Tafel 26

- Abb. 54: Zeichnung von der Weiterentwicklung der Cyste nach Schnittpräparaten (7 μm). Färbung: Eisenhämatoxylin und BEST'sches Karmin
- Abb. 54a: die äußere Schicht unter der Cystenmembran färbt sich rot mit BEST'schem Karmin, das Zentrum schwarz mit Eisenhämatoxylin. In der Glykogenschicht liegen 2 Kerne, wahrscheinlich die Richtungskörperchen
- Abb. 54b: Ein kleiner, sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färbender Rest ist noch im Zentrum vorhanden. In dem Glykogenteil liegen 5 Kerne, unter ihnen wahrscheinlich 2 Richtungskörper
- Abb. 54c: In der Cystenhülle kein sich schwarz färbendes Reservematerial mehr, die Glykogenschicht ist sehr viel dünner geworden und es liegen in ihr 8 Kerne verstreut, zwei befinden sich außerhalb der Cystenhülle.
- Abb. 55: Zeichnung von Cysten einer anderen Pelomyxenrasse, welche kein Glykogen speichert. Färbung wie üblich. Gezeichnet aus Schnittpräparaten von 7 μm Dicke
Entwicklungsgang der Cystenbildung sonst wie bei den Glykogen-haltigen Pelomyxen
- Abb. 56: Lichtmikroskopische Bilder von der vegetativen Cystenbildung. Färbung wie üblich
- Abb. 56a: Ganzes Tier, 90 \times , photographisch vergrößert. Eine Cyste mit derber Hülle am Rande des Muttertieres (oben im Bild)
- Abb. 56b: eine andere Cyste stärker vergrößert



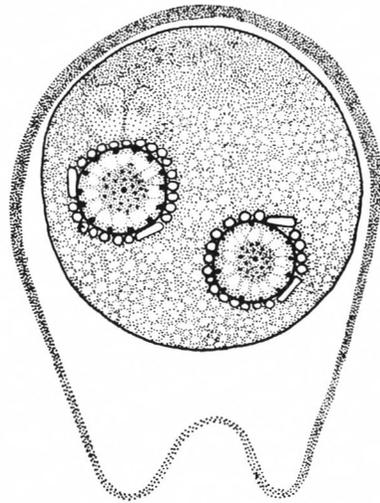
56a



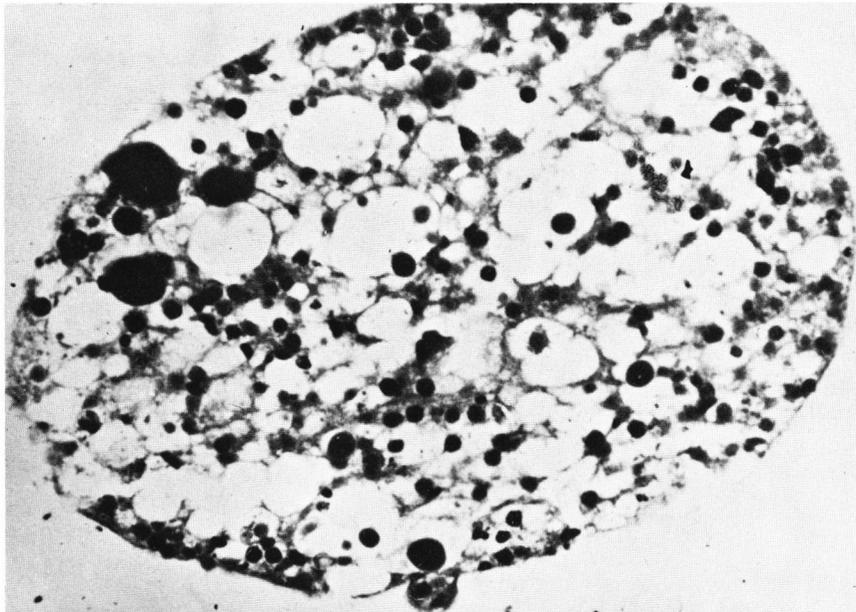
56b

Tafel 27

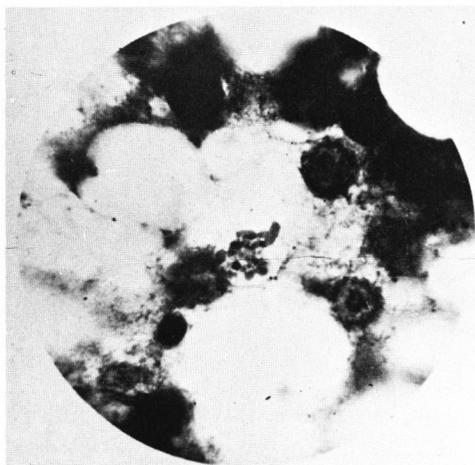
- Abb. 57 Zeichnung von einer vegetativen Cyste. Die schmalen Bakterien im Cytoplasma sind nicht gezeichnet, die breiten umgeben die zwei Kerne
- Abb. 58a: Lichtmikroskopisches Bild von einem Schnitt durch eine *Pelomyxa* mit sehr blasigem Cytoplasma. Die 3 großen schwarzen Körper sind gefressene Stärkekörner, die kleineren schwarzen Punkte sind Glykogenkörper
- Abb. 58b: ein kleiner Ausschnitt aus 58a. 1080 \times , vergrößert
- Abb. 58c: die in der Mitte von b liegende Gamontogamie-Zelle stärker vergrößert



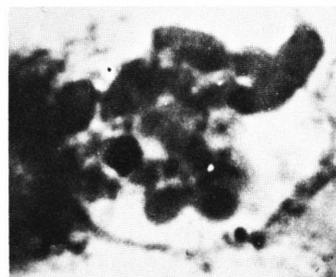
57



58 a



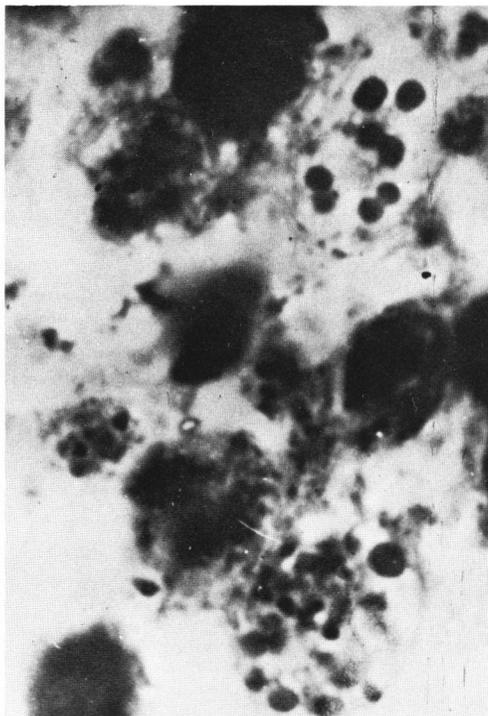
58 b



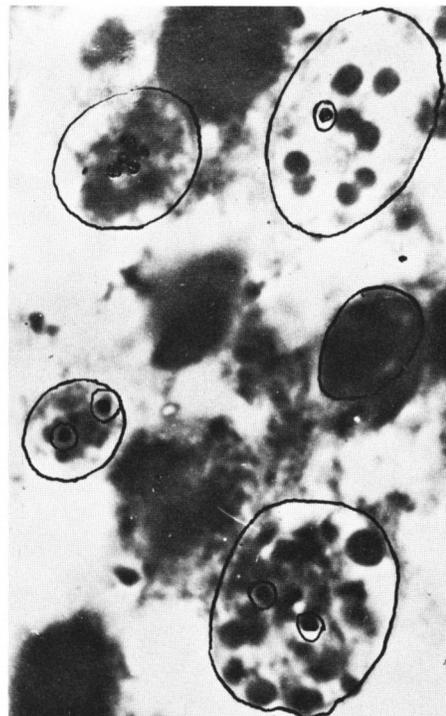
58 c

Tafel 28

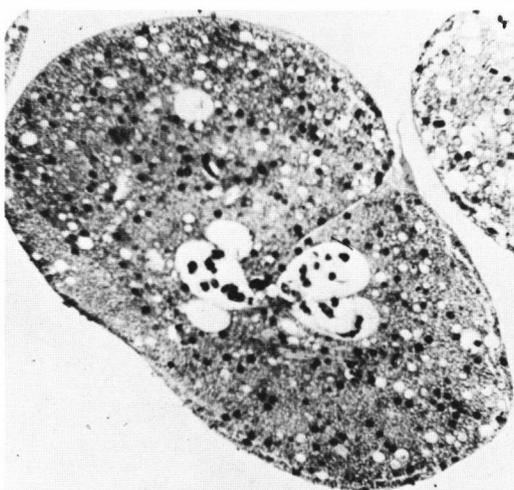
- Abb. 59: Lichtmikroskopisches Bild eines Schnittes von *Pelomyxa palustris* mit mehreren Zellen in Gamontogamie im großblasigen Cytoplasma
- Abb. 59a: Ausschnitt mit 5 Gamontogamie-Zellen. 1080 \times , photographisch vergrößert. Färbung wie üblich
- Abb. 59b: das gleiche Bild, in dem die Ränder um die 5 Zellen und ihre Kerne mit Tusche nachgezogen sind
- Abb. 60: 3 lichtmikroskopische Bilder von Schnitten durch ganze Pelomyxen im Frühjahr. Der Inhalt von einigen großen Vakuolen besteht hauptsächlich aus den Hüllen der Zygotencysten, die in c nach außen abgegeben werden. 90 \times , photographisch vergr. Färbung: Eisenhämatoxylin und BEST'sches Karmin



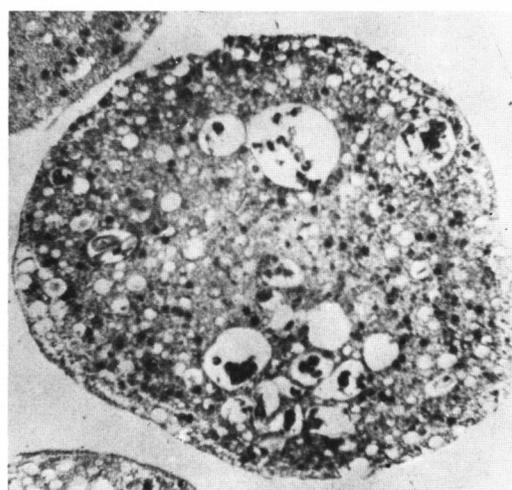
59 a



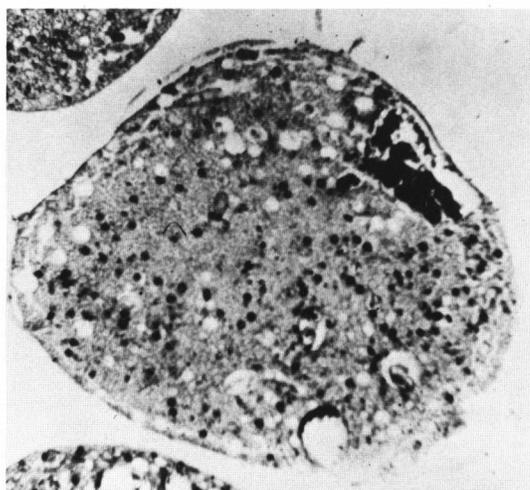
59 b



60 a



60 b



60 c