

ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAPHICA

Editor: G. WOLF

E 1644/1971

Arcella dentata (Testacea)
Bewegung und Fortpflanzung

Mit 5 Abbildungen

GÖTTINGEN 1971

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Film E 1644

Arcella dentata (Testacea) **Bewegung und Fortpflanzung¹**

H. NETZEL, Tübingen

Allgemeine Vorbemerkungen

Die Thekamöben-Gattung *Arcella* („Kapseltierchen“) wurde von EHRENBURG [15] entdeckt. Er fand *A. vulgaris* in Sibirien auf seiner Reise mit ALEXANDER VON HUMBOLDT 1829, später auch in Berlin neben *A. dentata*, zwischen Algen und an Wasserlinsen (EHRENBURG [16]). Inzwischen sind der Wissenschaft 37 Arten mit 47 Varietäten und 12 Formen bekannt geworden (CHARDEZ [8]). Der Name *A.*, der sich auf das Gehäuse bezieht, ist das Diminutiv von lat. *arca* = Kiste, Kasten (WERNER [42]).

Die Schale der Arcellen hat eine radiärsymmetrische, monaxone Grundgestalt (HERTWIG & LESSER [26]) mit einer Hauptachse (Höhe H) und untereinander gleichen Nebenachsen (Durchmesser D). Das Verhältnis aus H/D bestimmt den Habitus der einzelnen Arten. Es variiert innerhalb der Gattung zwischen 0,19 und 1,92 (DEFLANDRE [13]).

Nach eigenen Messungen liegen die Werte für

A. vulgaris var. *multinucleata* bei

H = 41-50-58 μm , D = 91-108-125 μm , H/D = 0,46; für

A. dentata bei

H = 41-48-58 μm , D (ohne Dornen) = 107-119-133 μm , H/D = 0,40
(Minimum-Durchschnitt-Maximum, jeweils $n = 25$.)

Die Oberseite des Gehäuses ist gewölbt, bei *A. dentata* (Abb. 3, Abb. 5) in einen Kranz von 7—20 Dornen ausgebeult (HEGNER [20] bis [24]), während die Unterseite eine trichterförmige Einstülpung aufweist, in deren Zentrum sich die kreisrunde Schalenöffnung, das Pseudostom, befindet.

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 17 u. 18.

Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Die Schalenwand (Abb. 1) erscheint in der Aufsicht polygonal, häufig hexagonal gefeldert (EHRENBERG [16]), im optischen Schnitt als Doppelkontur mit radiärer Schraffur (HERTWIG & LESSER [26]). Diese Struktur deutet auf einen Aufbau aus einer Schicht geschlossener Wabenzellen hin (AWERINZEW [1], HERTWIG & LESSER [26], KHAINSKY [29]). Eine

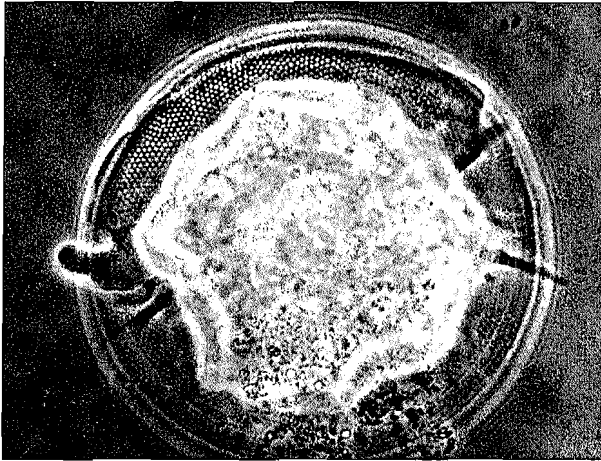


Abb. 1. *Arcella vulgaris* var. *multinucleata* DEFLANDRE, Aufsicht

Schale kreisrund, Wand hexagonal gefeldert. Protoplast hell, unregelmäßig konturiert. Kriechsohle und Lobopodien dunkel. Unten im Bild ausgeschiedene Exkretgranula. Phasenkontrast-Aufnahme aus dem Film E 1643; Schalendurchmesser = 121 μm

elektronenoptische Abbildung von CHARRET [9] bestätigt dies. Nach den elektronenmikroskopischen Untersuchungen von CAMBAR et al. [6] an Abdrucken von Schalen liegt im Zwickel zwischen drei Sechsecken ein dreieckiges Foramen, so daß die Wand aus einer einschichtigen Lage von zwölfckigen Alveolen besteht.

Die neugebildete Schale ist glasklar. Im Laufe der ersten Interphase wird sie durch Einlagerung eines eisenhaltigen Stoffes gelblich, später bräunlich bis dunkelbraun (AWERINZEW [1], DEFLANDRE [13], KHAINSKY [29], PENARD [35]).

Die Wand enthält eine organische, stickstoffhaltige Substanz mit einer großen Menge abspaltbaren Schwefels (AWERINZEW [1]) und Hydroxiaminosäuren (KHAINSKY [29]), darüber hinaus auch Silicium (BROWN [3]). Chromatogramme von Hydrolysaten leerer Schalen er-

gaben eine Zusammensetzung von Aminosäuren, die der von Keratin ähnlich ist (MORACZEWSKI [32]). Radioaktiv markiertes Leucin wird in die Wand eingebaut, markierte Galactose dagegen nicht (MORACZEWSKI [33]). Demnach ist die Wandsubstanz ein Gerüst-Eiweiß.

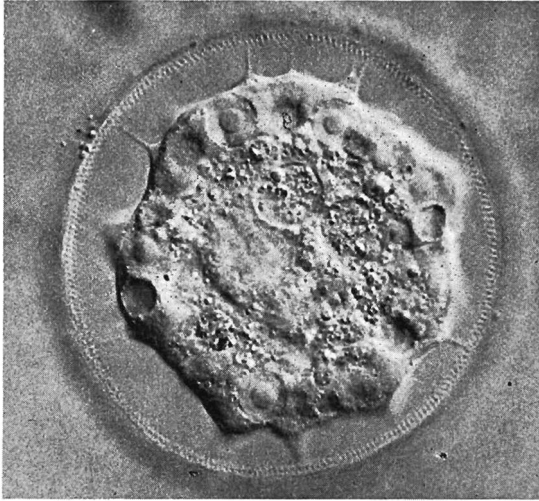


Abb. 2. *Arcella vulgaris* var. *multinucleata*

DEFLANDRE, von oben gesehen

Protoplast mit einem Kranz von Epipodien in der gefelderten Schale befestigt. Zwischen den Epipodien der wassergefüllte Schalenraum, in den hinein sich die pulsierenden Vakuolen entleeren. Pulsierende Vakuolen und Zellkerne in der äußeren Zytoplasmazone; vier der etwa neun Kerne mit ihrem großen, zentralen Nukleolus sichtbar. Weiter innen Nahrungsvakuolen. Interferenzkontrast-Aufnahme aus dem Film E 1643; Schalendurchmesser = 114 μm

In einer solchen Schale ist der „Weichkörper“ der Thekamöbe (Abb. 2, Abb. 3) mit feinen plasmatischen Fortsätzen (Epipodien) befestigt, die nach allen Richtungen strahlen. Der Protoplast liegt lediglich der Innenwand des Pseudostomtrichters dicht auf. Seine Größe, und dementsprechend auch die Füllung des Schalenraumes, ist — abgesehen vom Lokomotionszustand — abhängig vom jeweiligen Stadium zwischen zwei Zellteilungen. Das Zytoplasma läßt eine konzentrische Zonierung in morphologisch und physiologisch differente Partien erkennen: Peripher liegen die pulsierenden Vakuolen, welche sich in den plasmafreien

Schalenraum hinein entleeren, und die Kerne. Die meisten Arten der Gattung sind zweikernig. *A. vulgaris* var. *multinucleata* hat etwa 9 Kerne (6—12, $n = 25$) (Abb. 2), *A. dentata* ist stets zweikernig (Abb. 3). Die Kerne sind kugelig und durch einen großen zentralen Nukleolus charakterisiert. Nach innen schließt sich die nutritorische Zone mit Nahrungsvakuolen in verschiedenen Stadien des Abbaus an. Im Zentrum, über dem Pseudostom, liegt eine granaarme Portion, aus der die Pseudopodien hervorgehen.

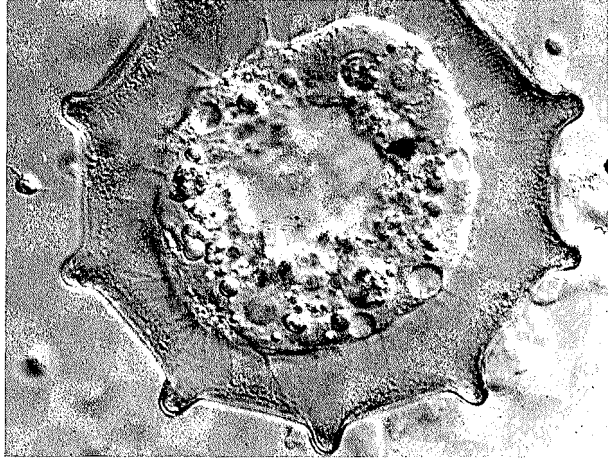


Abb. 3. *Arcella dentata* EHRENBURG, von oben gesehen. Der Protoplast ist mit dünnen Epipodien, die den plasmafreien Schalenraum durchziehen, an der gefelderten Wand festgeheftet. In der äußeren Zone liegen pulsierende Vakuolen und die beiden Zellkerne mit ihrem zentralen Nukleolus, in der Mitte homogenes, pseudopodienbildendes Plasma, dazwischen ein Ring von Nahrungsvakuolen. Die Pseudopodien ragen nur wenig über den Schalenrand hinaus, der in regelmäßigen Abständen zu Dornen ausgebeult ist. Interferenzkontrast-Aufnahme aus dem Film; Durchmesser des Gehäuses (ohne Dornen) = 127 μm

Pseudopodien werden in geringer, wechselnder Anzahl gebildet. Beim schnellen Kriechen, beim Aufrichten aus der Rückenlage, beim Trennen der Abkömmlinge einer Teilung sind die Pseudopodien fingerförmig mit abgerundeter Spitze und nur geringer baso-apikaler Verjüngung („Lobopodien“). Meist gehen sie von einer Art „Kriechsohle“ aus, einer zusammenhängenden Plasmamasse, die vor die Schalenöffnung geflossen ist (Abb. 1).

Wenn die Tiere sich auf einem ebenen Substrat bewegen, kann die Kriechsohle zu einem halbmondförmigen Gebilde vergrößert sein (Abb. 4), dessen konvexer Rand in Bewegungsrichtung führt und einen wellig konturierten, verdünnten Frontsaum aufweist. Diese Pseudopodienausprägung kann jederzeit in Lobopodien zerlegt werden.

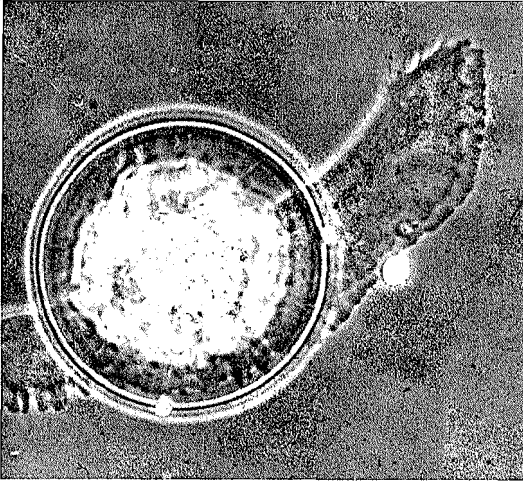


Abb. 4. *Arcella vulgaris* var. *multinucleata*
DEFLANDRE, Aufsicht

Die Thekamöbe hat pseudopodiales Plasma als halbmondförmige Kriechsohle ausgebreitet und ist dabei, ein Exemplar von *Pseudochlorella* (heller Fleck) zu umfließen. Der Vorderrand der Kriechsohle ist stufenartig verdünnt und wellig, der konkave Hinterrand glatt und lateral in Fransen ausgezogen. Phasenkontrast-Aufnahme aus dem Film E 1643; Schalendurchmesser = 119 μm

Die Aufnahme der geformten Nahrung (Bakterien, nackte Amöben, coccale, monadale und trichale Algen, Diatomeen) geschieht seitlich am gestreckten oder hakenartig zurückgekrümmten Lobopodium, an der Basis zwischen zwei Lobopodien oder am Vorderrand des Halbmond-Pseudopodiums (Abb. 4) durch Umfließen.

Mit etwas umgebendem Medium gelangt die Beute in „Nahrungsvakuolen“. Diese werden in der Kriechsohle meist im Bogen zur Seite geführt, von mehr oder weniger lateral durch das Pseudostom eingesaugt und in die nutritorische Zone gebracht.

Morphogenese und Fortpflanzung

Zur Fortpflanzung der Arcellen existiert eine rel. umfangreiche Literatur mit z.T. seltsamen Irrlehren, die man bei DEFLANDRE [13] zusammengestellt und referiert findet. Die einzige sicher festgestellte Vermehrungsweise ist die Zweiteilung nach Schalenbildung und mitotischer Kernteilung.

Die ersten zutreffenden Beobachtungen zur Teilung wurden von CLAPARÈDE & LACHMANN [10] und HERTWIG & LESSER [26] mitgeteilt: Jeweils eine braunschalige und eine hellchalige *Arcella* liegen mit den Unterseiten aneinander. Ihre Protoplasten sind über eine plasmatische Brücke verbunden. Über diese Brücke fließt das Plasma mehrmals von der einen in die andere Schale und zurück. Dann verschmälert sich die Brücke und reißt durch, so daß das Plasma etwa hälftig auf die beiden Schalen verteilt wird.

DANGEARD [11], [12], ELPATIEWSKY [17] und KHAINSKY [29] fügten dieser Beschreibung der Cytoplasmateilung Angaben über die erste Phase der Teilung, die Morphogenese, hinzu: Die Teilung beginne mit der Bildung einer „Knospe“. Ein Teil des Cytoplasmas trete aus dem Gehäuse, runde sich ab zu einer halbkugeligen Masse, die sich alsbald mit einem dünnen farblosen und dehnbaren Häutchen bedecke, welches strukturlos (DANGEARD [12]) oder hexagonal alveolär (KHAINSKY [29]) sei. Nach SCHIRCH [39] soll die hexagonale Felderung erst nach Trennung der Teilungsprodukte auftreten.

Diese im Detail unzutreffenden Schilderungen der Morphogenese übergehen ein wesentliches Faktum. Der Film zeigt erstmals, daß die Sekretion der Schalenwand im Schutze einer vorübergehend aus pseudopodiale Plasma aufgebauten Kuppel abläuft. Diese Kuppel wird erst zurückgezogen, wenn der zentrale Teil der Anlage die Wand abgeschlossen hat, d. h. wenn die radiäre Schraffur als optischer Ausdruck der Kammerung sichtbar ist.

Die Form der Kuppel weicht von der Form der Schalenanlage ab. Es besteht auch kein durchgehender Kontakt zwischen beiden. (Näheres siehe S. 12—14.)

Mit oder nach dem Einziehen des Kuppelplasmas erhält die junge Schale ihre endgültige Ausformung und Größe. Danach löst sich das Bildungsplasma von der neuen Wand und fließt größtenteils in die alte Schale zurück. Damit beginnt eine Serie von Hin- und Herströmungen des Plasmas in den beiden Schalen, deren Anzahl und Frequenz von Art zu Art verschieden zu sein scheint. (LEIDY [30], PENARD [35] und VALKANOV [41] nennen „dieses rhythmische Herüber- und Hinüberwogen“ widersinnigerweise „Zyklose“.)

Die Teilung der zwei oder mehr Kerne verläuft in der Regel synchron und ist eine typische Mitose. Sie wurde von ELPATIEWSKY [17], SWAR-

CZEWSKY [40], DANGEARD [12] und SCHIRCH [39] übereinstimmend beschrieben.

Teilungen können zu jeder Tageszeit ablaufen (contra KHAINSKY [29], SWARCZEWSKY [40]). Bezüglich der zeitlichen Korrelation von Schalenbildung und Kernteilung bestehen Unstimmigkeiten in der Literatur. HERTWIG [25] meint, daß die Karyokinese die Zellteilung vorbereite. Nach ELPATIEWSKY [17] und SCHIRCH [39] tritt das schalenbildende Plasma hervor, während sich die Kerne teilen. Auch nach DANGEARD [11], [12] teilen sich die Kerne im Augenblick der „Knospbildung“.

Meine Beobachtungen ergaben, daß Anlageplasma schon austritt, noch ehe die Kerne in die Prophase eingegangen sind. Aus den Abbildungen von ELPATIEWSKY [17], DANGEARD [12], IVANIC [27] und DOFLEIN [14] geht eindeutig hervor, daß die Schale bereits fertiggestellt ist, während die Kerne sich noch auf dem Stadium der Metaphase-Anaphase befinden.

In den Filmaufnahmen sind Kernteilungsvorgänge nicht sichtbar.

Bildung und Rückbildung von Gasvakuolen

Eine physiologische Eigentümlichkeit der Arcellen und einiger anderer Thekamöben (siehe CHARDEZ [7]) ist die Fähigkeit, Gas in Vakuolen abzuscheiden (Abb. 5). Diese Eigenschaft habe ich bisher bei allen von mir kultivierten aquatischen Arcellen feststellen können (*A. dentata*, *A. discoides*, *A. hemisphaerica*, *A. megastoma*, *A. polypora*, *A. vulgaris*, *A. vulgaris* var. *multinucleata*). Sogar Teilungspaare, die sich noch nicht getrennt haben, d.h. ganz junge Zellen, können Gasblasen bilden.

Das Phänomen wurde von PERTY [37], [38] entdeckt und von ENGELMANN [18], BÜTSCHLI [4], [5] und vor allem von BLES [2] näher untersucht. (Die Gasblasen KHAINSKYS [29] sind unphysiologische Erscheinungen.)

Es handelt sich um Gasvakuolen, die innerhalb des Plasmas (und zwar in der peripheren Plasmazone) gebildet und auch wieder rückgebildet werden. Ihre Zahl variiert je nach Spezies zwischen 1 und 21. Die Blasen (Abb. 5) sind meist abgerundet, elliptisch, nierenförmig, aber selten kugelförmig wie die pulsierenden Vakuolen. Ihre Form verändert sich beim An- bzw. Anschwellen ständig. Meist ändern die Blasen eines Tieres gleichzeitig und gleichsinnig ihr Volumen. Es kommen aber auch gegensinnige Volumenänderungen vor, sowie mehrfaches Oszillieren zwischen Vergrößern und Verkleinern.

Die chemische Zusammensetzung des Gases ist unbekannt. Die Behauptungen in der Literatur, die sich lediglich auf Indizien stützen, gehen von Kohlendioxid (BÜTSCHLI [4]) bis Sauerstoff (BLES [2]).

Von einer bestimmten Größe bzw. Anzahl der Blasen an überwiegt der Auftrieb das Gewicht des Tieres, und es steigt auf.

Ein adäquater Reiz zur Gasabscheidung scheint die längere Unterbrechung des Substratkontaktes der Pseudopodien zu sein. Dafür spricht zum einen, daß die Gasblasen ziemlich bald verschwinden, wenn das Tier sich unter dem Oberflächenhäutchen angeheftet oder noch vor dem Aufsteigen wieder Kontakt mit dem Gefäßboden erhalten hat, zum

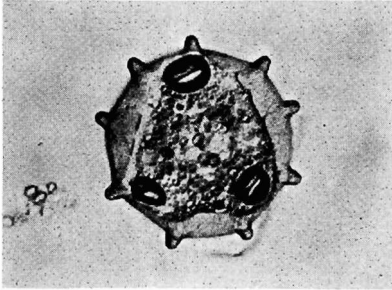


Abb. 5. *Arcella dentata* EHRENBURG, Aufsicht. — Gehäuse mit neun Dornen. Protoplast abgerundet dreieckig. In jeder Ecke eine intraplasmatische Gasblase. Interferenzkontrast-Aufnahme aus dem Film; Durchmesser der Schale (ohne Dornen) = 132 μm

anderen, daß die Blasen ihr Volumen mehr oder weniger halten, solange das Tier schwebt. Auch andere Faktoren (Wärme, Sauerstoff-Mangel) scheinen die Blasenbildung auslösen zu können.

ENGELMANN [18], BLES [2] und PENARD [36] sehen in den Gasblasen einen hydrostatischen Apparat. Über dessen biologische Bedeutung besteht noch keine Klarheit.

Enzystierung, Zystenkeimung

„Zysten“ sind bei Arcellen immer wieder beobachtet worden (DEFLANDRE [13], HERTWIG [25], [26], IVANIC [27], LEIDY [30], MARTINI [31], PAPWORTH [34], SCHIRCH [39]). Es sind kugelige Gebilde, die innerhalb der Schale zwischen Pseudostom und Scheitel liegen. Sie sind allseitig von einer derben Hülle umgeben, die dem verdichteten Protoplasten eng anliegt.

Die Autoren, die sich ausführlicher mit diesen Stadien befaßten (HERTWIG [25], IVANIC [27], MARTINI [31], SCHIRCH [39]), haben weder die Bildung der Zysten, noch deren Auskeimen lebend beobachten können, berichten aber, daß in den Zysten einige oder alle Kerne degenerieren. Deswegen bezweifle ich, ob diese Stadien alle physiologisch sind und im Lebenszyklus der Arcellen eine Rolle spielen.

Arcellen sind jedoch in der Lage, sich durch Abkapselung schädlichen Einflüssen ihrer Umgebung zu entziehen. Wenn man *A. vulgaris* var. *multinucleata* in 0,63%ige wäßrige NaHCO_3 -Lösung bringt, zieht sie die Pseudopodien ein; die Epipodien lösen sich von der Schale, und der Protoplast kugelt sich über dem Pseudostom ab. Diese Vorgänge sind reversibel und somit physiologisch. Nach Auswaschen des Bikarbo-

nats, d.h. nach Umsetzen der „Zyste“ in frisches Kulturmedium, streckt das Tier Pseudopodien aus und nimmt die alte Schale wieder in Besitz. (Näheres siehe Film E 1643.) Tags darauf waren die Versuchstiere normal aktiv und inzwischen gewachsen.

Zur Entstehung der Filme E 1643 und E 1644

Objekte: *Arcella vulgaris* var. *multinucleata* DEFLANDRE stammt aus dem Rohrsee bei Rohr, Kreis Wangen/Allgäu; *A. dentata* EHRENBERG aus einem Schulaquarium¹.

Die Thekamöben werden in Petrischalen von 10 cm Durchmesser in verdünnter Erdabkochung mit Zusatz von Nitrat und Phosphat kultiviert.

A. vulgaris var. *multinucleata* wird bei Zimmertemperatur gehalten und lebt von einer unkontrollierten Bakterienflora, die beim Umsetzen mit überimpft wird.

A. dentata hält sich besser im Licht-Kühlschrank bei +15° C. und wird mit *Chlorogonium elongatum* gefüttert.

Mikroskope: ZEISS WL oder Standard UPL (umgekehrtes Mikroskop). Präparation: herkömmliche Objektträger-Deckglas-Präparate mit Unterstützung durch Deckglassplitter und Umrandung mit Paraffin-Vaseline (2:1) oder Planktonkammern (ZEISS). Film: Kodak Eastman Double X, 35 mm Schwarzweiß-Negativ-Film. Kamera: Askania Z.

Filmbeschreibung²

4 B/s und 2 B/s

1. Aufsicht auf ein Exemplar von *Arcella dentata* mit zehndorniger, durchscheinender Schale. Der abgerundet quadratische Protoplast enthält in jeder Ecke eine kleine Gasvakuole.

Bildfeldbreite 490 µm; Interferenzkontrast (Inko); Aufn.-Freq. 4 B/s

2. Aufsicht auf ein junges Tier, Ausschnitt. Die transparente Schale mit 10 Dornen (= radiären Ausbuchtungen der Gehäusewand) ist nur halb vom Zytoplasma ausgefüllt. Der plasmafreie Raum ist von Epipodien durchzogen. In der hellen Randzone des Protoplasten pulsieren Vakuolen. Die beiden runden Zellkerne mit ihrem großen zentralen Nukleolus liegen bei 1⁰⁰ und bei 6⁰⁰ (wenn man das Bild der Zelle mit einem Zifferblatt vergleicht). Eine Front von Pseudopodien ragt nur wenig über den Schalenrand hinaus.

Bildfeldbreite 195 µm; Inko; Aufn.-Freq. 4 B/s

¹ Herrn stud. biol. B. RICHTER, Sindelfingen, danke ich für die Überlassung einer Rohkultur.

² Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

3. Junges Tier, Ausschnitt. Aufsicht auf den Rand der „Kriechsohle“ mit zwei kleinen Pseudopodien und einem langen, fingerförmigen Lobopodium.

Bildfeldbreite 195 μm ; Phasenkontrast (Phako); Aufn.-Freq. 4 B/s

4. Junges Tier in Seitenansicht. Das Zytoplasma, welches das Schalenlumen etwa halb ausfüllt, umfaßt konzentrisch die trichterartige Einstülpung der Schalenunterseite. Beim Kriechen dreht sich die Schale langsam rechts herum. Die Dornen sind im Profil abgerundet dreieckig. Die Schalenoberseite ist von Flagellaten (*Bodo saltans*) besiedelt.

Bildfeldbreite 490 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 2 B/s

Nahrungsaufnahme

4 B/s

5. Aufsicht auf eine Zelle in einem neundornigen Gehäuse. In einer Nische zwischen zwei Pseudopodien, die von einer Kriechsohle ausgehen, wird (bei 6⁰⁰) ein Exemplar der Grünalge *Pseudochlorella* einverleibt. Plötzlich wird das pseudopodiale Zytoplasma in die Schale zurückgenommen. Dabei zeigt sich die ringförmige Anordnung der Nahrungsvakuolen im Protoplasten. — Die Enden der zurückfließenden Pseudopodien werden in Spitzen und Fäden ausgezogen, welche sich schließlich von der Unterlage ablösen.

Bildfeldbreite 310 μm ; Phako; Aufn.-Freq. 4 B/s

6. Junges Tier mit transparenter, achtdorniger Schale von oben gesehen. Die „Kriechsohle“ bildet einen Kreissektor von etwa 180°—200°, von dessen Rand kurze Pseudopodien abgehen, und phagozytiert *Pseudochlorella* durch Umfließen bei 7⁰⁰, bei 6⁰⁰ und (nach dem Sehwenk) bei 8⁰⁰. Die vorn gebildeten Pseudopodien verlagern sich während des Kriechens nach den Seiten und werden hinter den Flanken eingezogen.

Bildfeldbreite 490 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 4 B/s

Morphogenese und Teilung

2 B/s bis 15 B/min

7. Schalenbildung und Teilung von der Seite gesehen. Gesamtdauer 50 Minuten.

7a. Eine *Arcella dentata* sitzt an der Wand einer Planktonkammer, an der sie sich spiegelt. Ein opaker Zytoplasmotropfen ist vor das Gehäuse geflossen und erhält eine hyaline Randzone, aus der ein becherförmiges Pseudopodium hervorgeht. Dieses legt sich in weitem Abstand um das inzwischen etwas verkleinerte opake Zentrum herum und bildet eine Kuppel. Innerhalb dieser (vielleicht im Scheitel nicht vollständig

geschlossenen) Kuppel wächst das opake Zentrum und scheidet eine neue Schalenwand ab, die spiegelbildlich zur alten liegt. Dabei differenziert es sich in eine durchscheinende äußere Partie und einen dunkleren inneren Anteil, welcher Granula und Nahrungsvakuolen enthält. Während sich die Anlage auf endgültigen Schalendurchmesser dehnt und die Dornen ausformt, zieht sich das Kuppelplasma wieder zurück.

Bildfeldbreite 300 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 1 B/s

7b. Nun entsteht der Pseudostomtrichter, indem die Unterseite der neuen Schale einsinkt. Dann strömt das Anlageplasma bis auf einen kleinen Teil, der unter dem Scheitel mit der Wand in Kontakt bleibt, in die alte Schale zurück. Durch die Pseudostomtrichter zieht sich eine Plasmabrücke. Darauf kehrt der Strom um, und die junge Schale wird wieder gefüllt. Dabei füllt sich der Raum zwischen den Pseudostomtrichtern. Diesmal bleibt etwas Plasma mit dem Scheitel der alten Schale in Berührung. Schließlich strömt ein Teil des Plasmas erneut in die alte Schale, die Plasmabrücke wird dünner, und die Zytoplasmateilung findet statt. Das Tochtertier in der alten Schale kriecht ab, das Individuum mit der jungen Schale klappt in die normale Lage um.

Bildfeldbreite 300 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 15 B/min

8. Teilung in einer Planktonkammer, Seitenansicht. Gesamtdauer 50¹/₂ Minuten; wie unter 7.

8a. Besonders gut zu sehen sind die Herausbildung des Becher-Pseudopodiums und dessen weit ausholende Umgreifungs-Bewegung zum Bau der Kuppel.

Bildfeldbreite 470 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 1 B/s

8b. Frequenz-Umstellung auf 15 B/min während des Plasmarückstroms in die alte Schale. Die Dornen der jungen Schale sind lediglich als Rippen ausgebildet; bei der alten Schale sind sie durch Buckel nur angedeutet.

Bildfeldbreite 470 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 15 B/min

9. Tier mit neundorniger Schale am Boden einer Planktonkammer. Teilungsvorgang von unten aufgenommen, Dauer 48 Minuten. Dichtes Plasma ist aus der Schale getreten. Es sondert sich in ein scharf begrenztes, opakes Zentrum und in ein hyalines, ringförmiges Pseudopodium, dessen Rand sich irisartig verengt. Dann vergrößert sich die Anlage. Gleichzeitig verringert sich die Plasmafüllung der alten Schale. Das opake Zentrum hellt sich von innen nach außen auf. An seinem Rand erscheinen unterdessen acht Buckel, die als letzte hyalin werden. Beim weiteren Wachsen der Anlage glättet sich der Umriß des nun noch stärker aufgehellten Zentrums wieder zu einem Kreis. An den Stellen, wo eben noch die Kerben zwischen den gerade verschwundenen Buckeln waren, erheben sich jetzt acht Höcker als Anlagen der Dornen. Sie werden schlanker und höher. Zwischen ihnen ist das Kuppelplasma als ein nach

außen konvexer, heller Bogen ausgespannt. Es wird nun eingezogen, während die Anlage auf endgültigen Durchmesser auswächst. Die Konturen von alter und junger Schale sind nicht kongruent. Granula und Nahrungsvakuolen sind im Zentrum der Anlage konzentriert. Das periphere Plasma, welches die neue Wand sezernierte, erscheint homogen. Im Zytoplasmaanteil innerhalb der alten Schale, der sich jetzt wieder vergrößert, während sich das Bildungsplasma weitgehend aus der jungen Schale zurückzieht, werden riesige pulsierende Vakuolen mit ungewöhnlich hoher Frequenz tätig. Nachdem ein Teil des Plasmas wieder in die neue Schale vorgeströmt ist, trennen sich die entstandenen Individuen. Ein Artgenosse kriecht vorbei.

Bildfeldbreite 385 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 30 B/min

10. Tier mit zehndorniger Schale in Planktonkammer, Ansicht von unten. Teilungsvorgang wie unter 9.

10a. Die Szene beginnt, als sich die Öffnung des kuppelbildenden Pseudopodiums gerade verengt. Im Schutze der Kuppel, die — optisch geschnitten — als heller Ring erscheint, sieht man an den Stellen zwischen temporären Buckeln der Anlage 9 Dornen entstehen.

Bildfeldbreite 385 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 2 B/s

10b. Frequenz-Umstellung auf 15 B/min nach dem Einziehen des Kuppelplasmas. Abheben des Bildungsplasmas von der sezernierten Wand und Rückströmen in die alte Schale. Dort rege Tätigkeit großer pulsierender Vakuolen, die während der Schalenbildungsvorgänge in Ruhe waren. — Die dunklen Granula sind Reste der Plastiden von *Chlorogonium* in den Nahrungsvakuolen.

Bildfeldbreite 385 μm ; Hellfeld; Aufn.-Freq. 15 B/min

Bildung und Rückbildung von Gasvakuolen

4 B/s und 2 B/s

11. Ausschnitt aus einer Zelle mit abgerundet quadratischem Protoplasten in einem zehndornigen Gehäuse. In jeder Ecke des Quadrates eine kleine Gasvakuole. An diesen Stellen sind die Epipodien besonders dick und zahlreich. Die beiden Zellkerne bei 4⁰⁰ und bei 11⁰⁰; pulsierende Vakuolen normal tätig.

Bildfeldbreite 195 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 4 B/s

12. Bildung von Gasvakuolen. Tier mit abgerundet dreieckigem Protoplasten in neundorniger Schale. In jedem Zipfel eine Blase. Die drei Gasvakuolen wachsen gleichzeitig. Die Thekamöbe bekommt links, wo zwei Gasblasen enger benachbart sind, Auftrieb und klappt unter das Deckglas.

Bildfeldbreite 490 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 2 B/s

13. Bildung und Rückbildung von Gasvakuolen. Ein anderes, neun-dorniges Tier mit zwei großen Blasen in der Randzone seines Proto-plasten; drei kleine sind im Entstehen. Auftrieb auf der Seite der beiden großen Blasen. Umklappen unter das Deckglas. Die einzelne kleine Gasvakuole wird während des Umklappens unsichtbar, erscheint danach aber wieder. Alle fünf Gasvakuolen wachsen zunächst gleichzeitig, dann schrumpfen die beiden großen Blasen und die kleine in ihrer Mitte, wäh-rend die beiden benachbart liegenden kleinen sich weiter vergrößern.

Bildfeldbreite 490 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 2 B/s

14. Rückbildung von Gasblasen. Ein weiteres Exemplar mit neun-dorniger Schale. Protoplast dreieckig, in jeder Ecke eine Gasvakuole. Alle drei schrumpfen synchron, während das Tier zu kriechen beginnt, und verschwinden schließlich.

Bildfeldbreite 490 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 2 B/s

Literatur und Filmveröffentlichung

- [1] AWERINZEW, S.: Die Struktur und die chemische Zusammensetzung der Gehäuse bei den Süßwasserrhizopoden. Arch. Protistenk. 8 (1907), 91—111.
- [2] BLES, E. J.: The gas vacuoles of *Arcella discoides*. Quart. J. Micr. Sci. 72 (1929), 532—596.
- [3] BROWN, C. H.: Structural proteins in the invertebrata and vertebrata: a histochemical study. Ph. D. Thesis, Cambridge 1950, zitiert nach JEPPI, 1956 [28].
- [4] BÜTSCHLI, O.: Zur Kenntnis der Fortpflanzung bei *Arcella vulgaris*. Arch. mikr. Anat. 11 (1875), 459—467.
- [5] BÜTSCHLI, O.: Protozoa, I. Abteilung: Sarcodina und Sporozoa. In: H. G. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs. Winter, Leipzig-Heidelberg 1880—1882, 3—260.
- [6] CAMBAR, R., R. THOMAS & M. LE BLANC: Recherches sur la constitu-tion de la thèque des Arcelles (Genre *Arcella*, Rhizopode testacé); observations au microscope électronique. C.R. Acad. Sci. Paris 256 (1963) 1364—1366.
- [7] CHARDEZ, D.: Thécamoebiens pélagiques (Protozoa Testacea) Bull. Inst. Agron. Gembloux 32 (1964), 299—304.
- [8] CHARDEZ, D.: Histoire naturelle des protozoaires thécamoebiens. Les Naturalistes Belges 48 (1967), 484—576.
- [9] CHARRET, R.: Caractères cytologiques du thécamoebien *Arcella polypora*. Protistologica 3 (1967), 73—78.
- [10] CLAPARÈDE, E. & J. LACHMANN: Etudes sur les infusoires et les rhizo-podes. Georg, Genf-Basel 1868, 482 S. (Extrait des tomes V, VI et VII des Mém. Inst. Génomais 1858—1860.)
- [11] DANGEARD, P.-A.: Contribution à l'étude des Diplozoaires. C. R. Acad. Sci. (Paris) 136 (1903), 769—771.
- [12] DANGEARD, P.-A.: Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieurs. Le Botaniste 11 (1910), 1—311.

- [13] DEFLANDRE, G.: Le genre *Arcella* EHRENBERG. Morphologie-Biologie. Essai phylogénétique et systématique. Arch. Protistenk. **64** (1928), 152—287.
- [14] DOFLEIN, F. & E. REICHENOW: Lehrbuch der Protozoenkunde. Fischer, Jena 1953, 1214 S.
- [15] EHRENBERG, C. G.: Beiträge zur Kenntnis der Organisation der Infusorien und ihrer geographischen Verbreitung, besonders in Sibirien. Abh. Kgl. Akad. Wiss. Berlin 1830/1832, 1—88.
- [16] EHRENBERG, C. G.: Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur. Voss, Leipzig 1838, 547 S. Folio.
- [17] ELPATIEWSKY, W.: Zur Fortpflanzung von *Arcella vulgaris*. Arch. Protistenk. **10** (1907), 439—466.
- [18] ENGELMANN, Th. W.: Beiträge zur Physiologie des Protoplasmas. Pflügers Archiv **2** (1869), 307—322.
- [19] ENTZ, G.: Zur Gasentwicklung im Protoplasma lebender Protozoen. Zool. Anz. **1** (1878), 248—249.
- [20] HEGNER, R. W.: Variation and heredity during the vegetative reproduction of *Arcella dentata*. Proc. Nat. Acad. Sci. **4** (1918), 283—288.
- [21] HEGNER, R. W.: Quantitative relations between chromatin and cytoplasm in the genus *Arcella*, with their relations to external characters. Proc. Nat. Acad. Sci. **5** (1919), 19—22.
- [22] HEGNER, R. W.: Heredity, variation and the appearance of diversities during the vegetative reproduction of *Arcella dentata*. Genetics **4** (1919), 95—150.
- [23] HEGNER, R. W.: The effect of environmental factors upon the heritable characteristics of *Arcella dentata* and *A. polypora*. J. exp. Zool. **29** (1919), 427—441.
- [24] HEGNER, R. W.: The relations between nuclear number, chromatin mass, cytoplasmic mass and shell characteristics in four species of the genus *Arcella*. J. exp. Zool. **30** (1920), 1—95.
- [25] HERTWIG, R.: Über Encystierung und Kernvermehrung bei *Arcella vulgaris*. In: Festschrift zum 70. Geburtstag von Carl von Kuppfer. Fischer, Jena 1899, 367—382.
- [26] HERTWIG, R., & E. LESSER: Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Arch. Mikr. Anat. **10** (Suppl.) (1874), 35—243.
- [27] IVANIC, M.: Ein neuer Beitrag zur Kenntnis der multiplen Teilung bei *Arcella vulgaris*. Arch. Protistenk. **86** (1936), 471—481.
- [28] JEFFS, M. W.: The Protozoa. Sarcodina. Oliver & Boyd, Edinburgh-London 1956, 183 S.
- [29] KHAINSKY, A.: Untersuchungen über Arcellen. Vorläufige Mitteilung. Arch. Protistenk. **21** (1911), 165—185.
- [30] LEIDY, J.: Fresh water rhizopods of North America. Rep. U.S. Geol. Surv. Territ. **12** (1879), 1—324.
- [31] MARTINI, E.: Beobachtungen an *Arcella vulgaris*. Z. wiss. Zool. **79** (1905), 574—618.
- [32] MORACZEWSKI, J.: Composition chimique, structure et formation de la coque d'*Arcella*. Progress in Protozoology. IIIrd Intern. Congr. Protozool. Leningrad, 2—10 July, 1969, 32—33.

- [33] MORACZEWSKI, J.: Mündliche Mitteilung vom 18. 3. 1970.
- [34] PAPWORTH, A. G.: The biology of Arcella. 19th Ann. Rep. Michigan Acad. Sci. (Lansing/Mich.) **19** (1917), 67—76.
- [35] PENARD, E.: Faune rhizopodique du bassin du Léman. Kündig, Genf 1902, 714 S.
- [36] PENARD, E.: Les protozoaires considérés sous le rapport de leur perfection organique. Georg, Genf 1922, 95 S.
- [37] PERTY, M.: Eine physiologische Eigentümlichkeit der Rhizopodensippe Arcella EHR. Mitt. naturf. Ges. Bern Nr. 158/159 (1849), 124—126.
- [38] PERTY, M.: Zur Kenntnis kleinster Lebensformen. Jent & Reinert, Bern 1852, 228 S.
- [39] SCHIRCH, P.: Beiträge zur Kenntnis des Lebenszyklus von Arcella vulgaris und Pelomyxa palustris. Arch. Protistenk. **33** (1914), 247—271.
- [40] SWARCZEWSKY, B.: Über die Fortpflanzungserscheinungen bei Arcella vulgaris EHRENBURG. Arch. Protistenk. **12** (1908), 173—212.
- [41] VALKANOV, A.: Über die Fortpflanzung der Testaceen (Rhizopoda, Testacea). Bull. Inst. Zool. Mus. (Sofia) **22** (1966), 5—49.
- [42] WERNER, C. F.: Wortelemente lateinisch-griechischer Fachausdrücke in den biologischen Wissenschaften. Geest & Portig, Leipzig 1961, 471 S.
-
- [43] NETZEL, H.: Arcella vulgaris var. multinucleata (Testacea) — Bewegung und Fortpflanzung. Film E 1643 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1971.

Angaben zum Film

Das Filmdokument wurde 1971 zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht. Stummfilm, 16 mm, schwarzweiß, 106 m, 10 min (Vorführgeschw. 24 B/s).

Die Aufnahmen entstanden im Jahre 1969. Veröffentlichung aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen, Dr. H. NETZEL, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. H.-K. GALLE, H. H. HEUNERT.

Inhalt des Films

Der Film zeigt Bewegung und Fortpflanzung der seltenen Thekamöbe *Arcella dentata* (Rhizopoda, Testacea).

Zunächst wird der Habitus der Tiere vorgestellt: Eine schüsselförmige Schale mit peripherem Dornenkranz und gefelderter Wand beherbergt einen konzentrisch zonierten Protoplasten, der mittels Epipodien in der Schale aufgehängt ist. Die Tätigkeit der pulsierenden Vakuolen, die Bewegung mit Pseudopodien und die Nahrungsaufnahme sind anschließend zu sehen.

Darauf folgen die Dokumentation der Morphogenese und Zellteilung in mehreren Szenen, sowohl in Aufsicht als auch in Seitenansicht. Schließlich

werden die Bildung und Rückbildung von intraplasmatischen Gasvakuolen verfolgt.

Summary of the Film

The film depicts locomotion and reproduction of the rare thecamoeba *Arcella dentata* (Rhizopoda, Testacea).

First of all, the general morphology of the organism is shown: a dish-shaped test, peripherally ornamented by a regularly spaced circle of spines, with its wall exhibiting a hexagonal structure; and a concentrically stratified protoplast, which, by means of epipodia, is attached to the thecal wall.

The activity of contractile vacuoles, the movement by means of pseudopodia, and the ingestion of food are then demonstrated.

Subsequently, the film documents morphogenesis and cell division, repeatedly photographed in dorsal aspect and in lateral view.

Finally, one may follow the formation and the resorption of intracytoplasmic gas vacuoles.

Résumé du Film

Le film montre le mouvement et la reproduction du thécamoebien rare *Arcella dentata* (Rhizopoda, Testacea).

L'aspect des animaux est tout d'abord montré: une coquille en forme de plat, avec couronne d'épines périphérique et paroi réticulé abrite un protoplasme organisé concentriquement, qui est fixé à la coquille au moyen d'épipodes. On peut voir enfin les pulsations des vacuoles contractiles, le mouvement à l'aide des pseudopodes et l'ingestion de la nourriture.

A ceci succèdent la morphogénèse et la division cellulaire en plusieurs scènes, avec prises de vues aussi bien de dessus que latérales. On peut suivre enfin la formation et la disparition de bulles gazeuses à l'intérieur du cytoplasma.