

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Wissenschaftlicher Film C 1059/1971

**Morphogenese und Fortpflanzung beschalter
Amöben (Testacea)**

Begleitveröffentlichung von

Dr. H. NETZEL, Tübingen

GÖTTINGEN 1971

Morphogenese und Fortpflanzung beschalter Amöben (Testacea)¹

H. NETZEL, Tübingen

Allgemeine Vorbemerkungen

Die einzige sicher festgestellte Fortpflanzungsweise der Thekamöben (Rhizopoda, Testacea) ist die vegetative Vermehrung durch Teilung. — Innerhalb der sehr heterogen zusammengesetzten Gruppe (SCHÖNBORN [21], NETZEL [26]) sind die verschiedensten Zellteilungsweisen verwirklicht.

Der jüngste Versuch, Ordnung in diese Vielfalt zu bringen, ist von VALKANOV [24] unternommen worden, welcher auf Grund von „Struktur und Eigenheiten der Körperhülle“ fünf Kategorien unterscheidet (siehe auch DOFLEIN & REICHENOW [5]).

Für die Aufstellung einer solchen Übersicht reicht die Berücksichtigung der Schalen-Merkmale: Gestalt, Symmetrie, organisches Baumaterial, geformte Elemente, Fremdkörper — nicht aus. Ferner sind Begriffe wie Längsteilung und Querteilung auf viele Thekamöben nicht anwendbar.

Dagegen läßt sich eine Gliederung nach Anzahl der Teilungsprodukte, zeitlicher Korrelation von Kernteilung und Zytoplasmateilung, Konsistenz der Schale und Verhalten des Zytoplasmas bei der Schalenbildung vorteilhaft durchführen.

Die folgende Aufstellung mit zwölf Teilungs-Typen von Testaceen ist notgedrungen unausgewogen und unvollständig, da zum einen die einzelnen Fälle unterschiedlich gut bekannt sind, — zum anderen die Teilung von vielen, gerade besonders interessanten Arten (etwa von *Amphitrema*, welche ein Gehäuse mit zwei einander gegenüberliegenden Öffnungen bewohnt) noch nicht untersucht ist.

¹ Angaben zum Film und kurzgefaßter Filminhalt (deutsch, englisch, französisch) s. S. 12 u. 13.

Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Teilungs-Typen bei Thekamöben

- 1 Zweiteilung: Kernteilung mit Zytoplasmateilung verknüpft.
- 1.1 Schale = Hülle: dem Zytoplasma anliegend, dehnbar, mitwachsend.
 - 1.1.1 Längsteilung von Protoplast und Hülle wie bei Flagellaten.
 - (1) *Lecythium*-Typ: Teilungsfurche verläuft von hinten nach vorn.
z.B. *Lecythium* (BELAR [1], HERTWIG & LESSER [8]).
 - (2) *Rhogostoma*-Typ: Teilungsfurche schneidet von vorn nach hinten ein.
z.B.: *Rhogostoma* (BELAR [1]).
 - 1.1.2 Neubildung einer Hülle.
 - (3) *Chlamydothryx*-Typ: Kernteilung vor der Schalenbildung, Vorstufe einer „Knospungsteilung“.
z.B. *Chlamydothryx* (BELAR [1], SCHAUDINN [18], NETZEL [27]).
- 1.2 Schale = Gehäuse: starr, vom Protoplasten abstehend; Kernteilung nach Schalenbildung, Morphogenese, „Knospungsteilung“.
 - 1.2.1 Neubildung eines Gehäuses nach Art eines Gasbläfers: harmonisches Wachstum einer plasmatischen Anlage, neue Schale in toto angelegt, Wandbildung gleichzeitig über der gesamten Oberfläche der Anlage.
 - 1.2.1.1 Protoplast nicht zoniert. Nach der Schalenbildung keine (?) Mischungsbewegungen des Zytoplasma.
 - (4) *Pyxidicula*-Typ: „Querteilung“, Teilungsebene senkrecht zur Unterlage.
z.B. *Pyxidicula* (DOFLEIN [4]).
 - 1.2.1.2 Protoplast bipolar zoniert; pulsierende Vakuolen während der Sekretion der Gehäuse-Wand meist in Ruhe; nach der Morphogenese Pendelströmung des gesamten Protoplasten.
 - (5) *Arcella*-Typ: Teilungsebene (mindestens bei den flachen Spezies) parallel zur Unterlage; Anlage von einer Kuppel aus pseudopodiale Plasma gegen die Umwelt abgeschirmt.
z.B. *Arcella* (NETZEL [14], [15], [30], [31]).
 - (6) *Diffugia*-Typ: Teilungsebene senkrecht auf der Unterlage.
z.B. *Diffugia* (PATEFF [16], VERWORN [25], NETZEL [28]); ferner *Lecquereusia* (STUMP [22]),
Nebela (MACKINLAY [12]),
Paulinella (HOOGENRAAD [10]); wahrscheinlich auch
Hyalosphenia (CHARRET [2]),
Paraquadrula (SCHÖNBORN [20]).
 - (7) *Centropyxis*-Typ: Teilungsebene bildet einen Winkel mit der Unterlage.
z.B. *Centropyxis* (SCHAUDINN [18], NETZEL [32]).

- 1.2.2 Neubildung eines Gehäuses nach Art eines Maurers: progressive, stockwerkweise Konstruktion der neuen Schale in zonal definitiver Form und Größe.
 - (8) *Cyphoderia*-Typ: Teilungsebene senkrecht zur Unterlage.
z.B. *Cyphoderia* (HUSNOT [11], RHUMBLER [17]).
- 1.2.3 Neubildung eines Gehäuses; Baumaterial sukzessive proximal-distal ausgeschleust und angeordnet, endgültige Ausformung der Anlage simultan durch harmonische Dehnung. Nach der Morphogenese Mischbewegungen im Protoplasten. Pulsierende Vakuolen dauernd (?) aktiv.
 - (9) *Euglypha*-Typ: Teilungsebene senkrecht zur Unterlage.
z.B. *Euglypha* (GRUBER [6], SCHEWIAKOFF [19], NETZEL [29]).
- 1.3 Schale starr. Querteilung des Protoplasten im Gehäuse; ein nackter Abkömmling schlüpft. Morphogenese nach der Zytoplasmateilung.
 - (10) *Microgromia*-Typ: Morphogenese nicht genau bekannt.
z.B. *Microgromia* (HERTWIG [7], VALKANOV [23]).
- 1.4 Schale starr, zweiklappig. Kernteilung vor Schalenbildung; Längsteilung des Protoplasten von vorn nach hinten, sukzessive Neubildung der einander zugekehrten Klappen von vorn nach hinten.
 - (11) *Clypeolina*-Typ: Teilungsebene parallel zur Unterlage.
z.B. *Clypeolina* (PATEFF [16]).
- 2 Vielteilung: Kernteilung und Zytoplasmateilung anscheinend nicht korreliert.
 - 2.1 Schale = Hülle, anliegend, ohne feste Eigenform, mitwachsend; Protoplast vielkernig; mehrfache simultane oder/und sukzedane Durchschnürung von Zytoplasma und Hülle.
 - (12) *Lieberkühnia*-Typ: Durchschnürungsebene senkrecht zur Unterlage.
z.B. *Lieberkühnia* (CIENKOWSKI [3], MAUPAS [13], NETZEL [33]).

Die meisten Testaceen, darunter ihre bekanntesten Vertreter, teilen sich nach einem Modus der Gruppe 1.2. Für diese Modi hat SCHAUDINN [18] den Begriff „Knospungsteilung“ geprägt, weil die Teilung wie eine Knospung beginnt, aber als Zweiteilung abgeschlossen wird. Eine solche Teilung dauert etwa 20 bis 120 Minuten. Dabei fließt aus der alten Schale — deren Protoplast im Laufe der Interphase herangewachsen ist, die Baumaterialien hergestellt, aufgenommen oder vor der Öffnung gesammelt hat — ein Tropfen Zytoplasma, so daß die Schale bis auf einen Rest geleert wird. Dieser Zytoplasmatropfen nimmt allmählich die arttypische Form der Schale an und scheidet an seiner Oberfläche eine neue Wand ab bzw. kittet deren Elemente zusammen. Eine morphogenetische Leistung ist hier mit einem Sekretionsprozeß verbunden. Danach findet eine Durchmischung des polar zonierten Protoplasten statt. Schließlich

wird das Zytoplasma etwa hälftig auf die beiden Schalen aufgeteilt, d.h. eines der Tochtertiere übernimmt die Schale des Stamtieres.

Die neue Schale entsteht in umgekehrter Lage und in endgültiger Form und Größe sozusagen auf Zuwachs, denn der junge Protoplast füllt sie anfangs nur zur Hälfte aus. Ein späteres Wachstum oder Ausbesserungen von Beschädigungen finden nicht statt. Lediglich Färbungen oder Farbvertiefungen treten mit der Zeit auf.

Bei der Zellteilung wird die Polarität des neuen Protoplasten festgelegt. Sie ist (in der Gruppe 1.2) stets antipolar zu der Polarität des ehemaligen Protoplasten des Stamtieres und der des jungen Protoplasten in der Schale des Stamtieres.

Auch die Rechts-Links-Achse bilateral-symmetrischer Formen wird bei der Teilung festgelegt. Anscheinend ist sie der Polarität und Dorsoventralität untergeordnet. Die Vorn-Hinten-Achsen von alter und neuer Schale bei *Centropyxis aculeata* z.B. können einen Winkel von 0° bzw. 180° einschließen, d.h. im ersten (häufigeren) Fall entsteht die rechte Seite der neuen Schale unter der linken Seite der alten Schale, im zweiten Fall aber vor deren rechter Seite.

Der Film zeigt sechs Beispiele für sechs Morphogenese-Typen — fünf davon aus Gruppe 1.2, welche nach zunehmender Kompliziertheit der Gehäuse-Gestalt aufeinanderfolgen — und einen Fall von Vielteilung.

Zur Entstehung des Films

Die Thekamöben wurden Spezies-Reinkulturen entnommen. *Diffugia oviformis*¹, *Arcella vulgaris* var. *multinucleata*, *A. dentata*², *Centropyxis aculeata* und *Lieberkühnia wagneri* werden in verdünnter Erdabkochung mit Nitrat- und Phosphat-Zusatz in Petrischalen von 10 cm Durchmesser gezüchtet. *Diffugia oviformis* bei 8° C, *Lieberkühnia wagneri* und *Arcella dentata* bei 15° C, die übrigen bei Zimmertemperatur. *Chlamydothryx minor*³ und *Euglypha rotunda*⁴ lassen sich auf 1%igem Agar bei ca. 20° C kultivieren. Diese beiden Arten sowie *Arcella vulgaris* var. *multinucleata* und *Centropyxis aculeata* leben von Bakterien, *A. dentata*, *Diffugia oviformis* und *Lieberkühnia wagneri* werden mit *Chlorogonium elongatum* gefüttert.

Mikroskope: ZEISS WL oder Standard UPL (umgekehrtes Mikroskop). Präparation: gebräuchliche Objektträger-Deckglas-Präparate mit Unter-

¹ Herrn Prof. Dr. V. SCHWARTZ, Tübingen,

² Herrn stud. biol. B. RICHTER, Sindelfingen,

³ Herrn A. BARK, London,

⁴ Herrn Dr. R. H. HEDLEY, London,

danke ich für die Überlassung von Tiermaterial.

stützung durch Deckglas-Splitter und Umrandung mit Paraffin-Vaseline (2:1); Petrischalen mit schlierenfreiem Boden (10 cm Ø); Planktonkammern (ZEISS) oder Agar-Plättchen-Präparate nach HEUNERT [9]. Film: Kodak Eastman Double X, 35 mm Schwarzweiß-Negativ-Film. Kamera: Askania Z.

Erläuterungen zum Film¹

Zeitraffung 1: 6 bis 1:180

*Chlamydothryx minor*²

1. Bildfeldbreite 195 µm; Phasenkontrast (Phako), Aufn.-Freq. 2 B/s: Mehrere Exemplare zwischen Bakterien auf der Agar-Oberfläche; Seitenansichten.

Die beschalten Amöben sind durch einkammerige Gehäuse gekennzeichnet, die in der Regel nur eine Öffnung besitzen. Ihr Protoplast ist bipolar organisiert. Er weist häufig eine dreifache Zonierung auf. — Während der Teilung bildet der Protoplast für die eine der beiden Tochterzellen ein neues Gehäuse. Die andere dagegen behält die alte Schale.

2. Bildfeldbreite 120 µm; Phako, Aufn.-Freq. 2 B/s: Seitenansicht eines Tieres auf Agar, zur Darstellung der Schale mit 10%iger Glukose-Lösung plasmolysiert.

Bei *Chlamydothryx minor* ist das Gehäuse dehnbar und liegt dem Zellplasma eng an. Es entsteht nach der Kernteilung.

3. Bildfeldbreite 89 µm; Phako, Aufn.-Freq. 30 B/min: Kernteilung und Zellteilung eines Tieres auf Agar, Seitenansicht. Dauer des Vorgangs 17,6 min.

Nach dem Einziehen der Pseudopodien ist ein kleiner Plasmotropfen aus der Schalenöffnung hervorgetreten. Jetzt erfolgt die Kernteilung. Die Plasmazone mit den beiden Tochterkernen schwenkt um 90°. Einer der Kerne tritt in den Tropfen über. Protoplasma mit Grana und großen pulsierenden Vakuolen strömt nach und bildet die neue Hülle. Anschließend trennen sich die beiden Tochterzellen.

Diffugia oviformis

4. Bildfeldbreite 400 µm; Interferenzkontrast (Inko), Aufn.-Freq. 4 B/s: Habitus, Seitenansicht.

Thekamöben mit starren Gehäusen bilden die neue Schale stets vor der Kernteilung. Die Schale von *Diffugia oviformis* wird aus selbstgefertigten Partikeln mittels einer organischen Substanz zusammengefügt.

5. Bildfeldbreite 400 µm; Inko, Aufn.-Freq. 15 B/min: Teilungsvorgang, Dauer 64 min.

¹ Die kleingedruckten Abschnitte geben den Wortlaut des im Film gesprochenen Kommentars wieder. Die *Kursiv*-Überschrift entspricht dem Zwischentitel im Film.

² Die Artnamen erscheinen als Einkopiertitel.

Ein Teil des Protoplasmas tritt aus der Schale, die sich auf die Seite gelegt hat, und formt die art-spezifische Gehäusegestalt vor. Der im alten Gehäuse verbliebene Rest ist mit feinen plasmatischen Fäden an der Wand befestigt. Er enthält den großen kugeligen Kern. Mit dem Übertritt eines Tochter-Kernes in die Gehäuse-Anlage setzen Plasmaströmungen ein, die mehrfach hin- und herfluten und Granula sowie Nahrungsvakuolen gleichmäßig verteilen. Kurz vor der Plasmadurchschnürung wird die dreifache Zonierung sichtbar.

6. Bildfeldbreite 160 μm ; Inko, Aufn.-Freq. 1 B/s: Aufsicht auf die Oberfläche der Anlage.

Die Bauelemente sind relativ klein und besitzen hier die Gestalt von Nägeln. Sie tauchen aus dem Innern der Anlage auf und werden an der Oberfläche aneinandergel kittet. Zunächst sind sie noch verschiebbar, später erhärtet die Wand.

Euglypha rotunda

7. Bildfeldbreite 80,5 μm ; Inko, Aufn.-Freq. 4 B/s: Altes Tier mit Reserveplättchen auf Agar, daneben Bakterien; Seitenansicht.

Zu den Schalenamöben, die ihr Gehäuse aus großen Kieselplättchen aufbauen, gehört *Euglypha rotunda*. Während der Interphase werden elliptische Schuppen gebildet und in einer ringförmigen Zone um den Kern gespeichert.

8. Bildfeldbreite 90,5 μm ; Inko: Teilung auf Agar, Seitenansicht. Dauer 60,6 min.

8a. Aufn.-Freq. 1 B/s.

Die Teilungsebene steht senkrecht auf der Unterlage. Anstelle der Pseudopodien tritt ein Plasmatrophen mit einigen Plättchen durch die Öffnung. Die folgenden Plättchen wandern an der Wand entlang in die Anlage hinein, werden in deren Scheitel an die Oberfläche gebracht und ihren Vorgängern schindelartig angefügt. Die Plasma-Zonierung der sich teilenden Zelle bleibt zunächst erhalten. Mit den Schuppen gelangen auch Vakuolen in die Anlage. Die neue Wand ist noch wellig und biegsam.

Sie erhält durch das vakuolisierte Plasma ihre typische Form und wird starr.

8b. Frequenz-Umstellung auf 15 B/min.

Die Kernteilung ist von einer regen Tätigkeit der pulsierenden Vakuolen begleitet. Ein Tochterkern tritt in die Anlage über. Lebhaftige Plasmabewegungen zerstören jetzt die Zonierung und sorgen für eine gleichmäßige Verteilung der Komponenten.

Dann bildet sich in den beiden Tochterzellen spiegelbildlich eine neue Schichtung heraus. Die Protoplasten trennen sich und ziehen sich ein wenig in ihre Gehäuse zurück. Dadurch werden die gezähnten Öffnungen sichtbar.

Arcella vulgaris

9. Bildfeldbreite 300 μm ; Inko, Aufn.-Freq. 4 B/s: Ein Exemplar von *Arcella vulgaris* var. *multinucleata*. Ansicht von oben.

Arcella vulgaris besitzt eine Schale aus Gerüst-Eiweiß, welche aus einer Schicht von hohlen Kämmerchen besteht. Am Rande des Protoplasten zwischen den pulsierenden Vakuolen sind in der Aufsicht einige der etwa neun Kerne zu erkennen.

10. Bildfeldbreite 300 μm ; Hellfeld, Aufn.-Freq. 1 B/s: Teilungsstadium an der Wand einer Planktonkammer, von der Seite. Dauer des Vorgangs 25,2 min.

Die Seitenansicht zeigt, daß die Teilungsebene parallel zur Unterlage liegt. Es tritt opakes Plasma aus der Schale, das eine hyaline Randzone herausbildet. Von dieser geht ein becherförmiges Pseudopodium aus, das sich in gewissem Abstand um das opake Zentrum herumlegt und im Scheitel schließt. Innerhalb der wachsenden Kuppel vergrößert sich das opake Zentrum und erhält eine durchscheinende Oberflächenschicht, während es die Wand sezerniert. Dann reißt die Kuppel im Scheitel auf, und ihr Material wird wieder in die alte Schale zurückgezogen. Die synchrone Kernteilung bleibt unsichtbar. Der Protoplast hebt sich von der neuen Wand ab und strömt mehrmals zwischen den beiden Schalen hin und her.

So entstehen zwei gleichwertige Plasmaportionen, die sich in ihren Schalen ausbreiten und voneinander lösen.

Arcella dentata

11. Bildfeldbreite 195 μm ; Inko, Aufn.-Freq. 2 B/s: Ein Tier mit achtdorniger Schale, von oben.

Bei *Arcella dentata* ist die Schalenoberfläche durch hohle Fortsätze der Wand sternartig ausgeformt.

12. Bildfeldbreite 300 μm ; Hellfeld: Teilung an der Wand einer Planktonkammer, von der Seite gesehen. Dauer des Vorgangs 49,6 min.

12a. Aufn.-Freq. 1 B/s:

Die Teilung, hier in Seitenansicht, vollzieht sich wie bei *Arcella vulgaris*: Eine opake Plasmamasse erzeugt an ihrer Peripherie einen hyalinen Saum, von dem sich ein becherförmiges Pseudopodium vorwölbt und eine Kuppel bildet. Innerhalb dieser Kuppel scheidet die Oberfläche des zentralen Plasmas die Schalenwand ab. Die Dornen werden über hyalinen Plasmazapfen angelegt. Dann öffnet sich die Kuppel und wird zurückgezogen. Gleichzeitig dehnt sich die Anlage, und die Unterseite der neuen Schale senkt sich trichterförmig ein.

12b. Frequenz-Umstellung auf 15 B/min:

Nun dürfte die synchrone Teilung der beiden Kerne ablaufen. Anschließend setzt die Pendelströmung ein. Schließlich reißt die plasmatische Brücke zwischen den beiden Individuen.

13. Bildfeldbreite 385 μm ; Hellfeld, Aufn.-Freq. 30 B/min: Teilung am Boden einer Planktonkammer, von unten aufgenommen. Dauer 48 min.

Der gleiche Vorgang von unten gesehen: Heraustreten des opaken Plasmas, Vorwölben der Kuppel, Plasmanach-

strom. — Anlegen der Dornen, Zurückziehen der Kuppel, Dehnung der Anlage und Auswachsen der Dornen. — Rückstrom des Plasmas in die alte Schale, beschleunigtes Pulsieren der Vakuolen. — Plasma-Vorstrom in die neue Schale, Aufteilung in zwei Protoplasten. Trennung der Tochterzellen.

Centropyxis aculeata

14. Bildfeldbreite 400 μm ; Inko, Aufn.-Freq. 4 B/s: Zelle in achtdorniger Schale, Aufsicht.

Bilateral-symmetrische Gehäuse stellen den kompliziertesten Formtyp dar. *Centropyxis aculeata* zum Beispiel hat eine Schale, die am Hinterrand Dornen trägt und deren exzentrische Öffnung sich näher am glatten Vorder- rand befindet. Die Wand besteht aus organischer Substanz, in die, je nach Beschaffenheit des Biotops, Fremdkörper eingefügt sind.

15. Bildfeldbreite 605 μm ; Hellfeld: Teilung am Boden einer Planktonkammer, von unten aufgenommen. Dauer des Vorgangs 70,4 min.

15a. Aufn.-Freq. 8 B/min:

Eine teilungsbereite Zelle erkennt man an einem großen hellen Kern und an dem dichten Plasma, welches die Schale ganz füllt.

15b. Frequenz-Umstellung auf 30 B/min:

Die Amöbe kriecht zunächst ungerichtet umher, kommt dann zur Ruhe und hebt das Hinterende an. Dabei quillt dichtes Plasma aus der Schalenöffnung. Fremdkörper erscheinen an der Oberfläche. Am Hinterrand der Anlage wölben sich rundliche Hügel auf, die sich zu Dornen verlängern und verzüngen. An ihrer Spitze wird je ein Quarzkörnchen eingebaut. — Das Plasma der Anlage wird zusehends hyaliner. Das Erstarren der zunächst noch biegsamen Dornen zeigt die Verfestigung der Gehäusewand an.

15c. Frequenz-Umstellung auf 8 B/min:

Nach der Kernteilung setzt nun die Pendelströmung des Plasmas ein.

16. Bildfeldbreite 385 μm ; Hellfeld, Aufn.-Freq. 15 B/min: Teilung an der Wand einer Planktonkammer, Seitenansicht. Dauer 78,3 min.

Von der Seite betrachtet, fällt auf, daß die Teilungsebene mit der Unterlage einen spitzen Winkel bildet. Das Plasma der Anlage, das anfänglich viel dichter erscheint als der in der alten Schale verbliebene Anteil, hellt sich allmählich auf. Er ist in Bewegung, was durch die Rotation eines nicht eingebauten Fremdkörpers deutlich wird.

Nach der Plasmateilung kriecht das Tier mit der alten Schale vorwärts weg, während die Amöbe mit der neuen Schale rückwärts umklappt.

Lieberkühnia wagneri

17. Bildfeldbreite 1,8 mm; Dunkelfeld, Aufn.-Freq. 30 B/min: Zwei Exemplare in Petrischale, Aufsicht.

Die vielkernige *Lieberkühnia wagneri* hat eine plastische, dem Protoplasten dicht aufliegende Hülle. Bei dieser Form ist Vielteilung die Regel.

18. Bildfeldbreite 1,8 mm; Hellfeld-Schrägllicht, Aufn.-Freq. 8 B/min: Mehrfache Durchschnürung eines Tieres in Petrischale mit *Chlorogonium elongatum*. Dauer des Vorgangs 40,5 min.

Es bilden sich mehrere Pseudopodienstiele. Die von ihnen ausgehenden Rhizopodien-Netze ziehen das Stamtier in mehrere Zipfel auseinander. Schließlich zerreißen die Verbindungen der Plasmaportionen, welche die neuen Zellen darstellen.

Literatur und Filmveröffentlichungen

- [1] BELAR, K.: Untersuchungen über Thekamöben der Chlamydophrys-Gruppe. Arch. Protistenk. **43** (1921), 287—354.
- [2] CHARRET, R.: L'exuvation chez *Hyalosphenia papilio*. C. R. Acad. Sci. (Paris) **254** (1962), 730—732.
- [3] CIENKOWSKI, L.: Über einige Rhizopoden und verwandte Organismen. Arch. Mikr. Anat. **12** (1876), 15—50.
- [4] DOFLEIN, F.: Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. VIII. *Pyxidicula operculata* (AGARDH). Zool. Jb. Anat. Ontog. **39** (1916), 585—650.
- [5] DOFLEIN, F., & E. REICHENOW: Lehrbuch der Protozoenkunde. Fischer, Jena 1953, 1214 S.
- [6] GRUBER, A.: Der Teilungsvorgang bei *Euglypha alveolata*. Z. wiss. Zool. **35** (1881), 431—439.
- [7] HERTWIG, R.: Über *Mikrogromia socialis*, eine Colonie bildende Monothalamie des süßen Wassers. Arch. Mikr. Anat. **10** (Suppl.) (1874), 1—34.
- [8] HERTWIG, R., & E. LESSER: Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Morphologische Studien. Arch. Mikr. Anat. **10** (Suppl.) (1874), 35—243.
- [9] HEUNERT, H. H.: Methoden zur Verhinderung von Schärfenschwankungen bei Zeitrafferaufnahmen von Agarkulturen. Research Film **4** (1962), 382—387.
- [10] HOOGENRAAD, H. R.: Zur Kenntnis der Fortpflanzung von *Paulinella chromatophora* LAUTERB. Zool. Anz. **72** (1927), 140—150.
- [11] HUSNOT, P.: Contributions à l'étude des Rhizopodes de Bretagne. Les *Cyphoderia* de la vallée du Gouëdic, en Saint-Brieuc. Lechevalier, Paris 1943, 144 S.
- [12] MACKINLAY, R. B.: Observations on *Nebela collaris*—a testate rhizopod of moorland waters. J. Roy. Micr. Soc. **56** (1936), 307—325.
- [13] MAUPAS, E.: Sur le *Lieberkühnia*, rhizopode d'eau douce multinucléé. C. R. Acad. Sci. (Paris) **45** (1882), 191—194.
- [14] NETZEL, H.: Mikro-Filmaufnahmen von *Arcella dentata* (Rhizopoda, Testacea). Verh. Dt. Zool. Ges. 64. Jahresvers. Köln 1970, Fischer, Stuttgart 1970, 365—366.
- [15] NETZEL, H.: Die Schalenbildung bei der Thekamöben-Gattung *Arcella* (Rhizopoda, Testacea). Cytobiologie (Stuttgart) **3** (1971), 89—92.
- [16] PATEFF, P.: Fortpflanzungserscheinungen bei *Diffugia mammillaris* PEN. und *Clypeolina marginata* PEN. Arch. Protistenk. **55** (1926), 516—544.

- [17] RHUMBLER, L.: Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. IV. *Cyphoderia margaritacea* SCHLUMB. Z. wiss. Zool. 61 (1896), 46—79.
- [18] SCHAUDINN, F.: Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Vorläufige Mitteilung. Arb. Kaiserl. Gesundheitsamt 19 (1903), 547—576. Mit Nachtrag von M. HARTMANN in: Fritz SCHAUDINNS Arbeiten. Voss. Hamburg 1911, 521—528.
- [19] SCHEWIAKOFF, W.: Über die karyokinetische Kernteilung der *Euglypha alveolata*. Morph. Jahrb. 13 (1888), 193—258.
- [20] SCHÖNBORN, W.: Beobachtungen an der Zellteilung von *Paraquadrula* (Testacea). Limnologica (Berlin) 3 (1965), 235—238.
- [21] SCHÖNBORN, W.: Beschaltete Amöben (Testacea). Ziemsen, Wittenberg-Lutherstadt 1966, 112 S.
- [22] STUMP, A. B.: Mitosis in the rhizopod *Lesquereusia spiralis*. J. Protozool. 6 (1959), 185—189.
- [23] VALKANOV, A.: Über die Morphologie und Karyologie der *Mikrogromia elegantula* PENARD. Arch. Protistenk. 71 (1930), 241—247.
- [24] VALKANOV, A.: Über die Fortpflanzung der Testaceen (Rhizopoda, Testacea). Bull. Inst. Zool. Mus. (Sofia) 22 (1966), 5—49.
- [25] VERWORN, M.: Biologische Protistenstudien. Z. wiss. Zool. 46 (1888), 455—470.
- [26] NETZEL, H.: Form und Bewegung beschalteter Amöben (Testacea). Film C 1060 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1971.
- [27] NETZEL, H.: *Chlamydomorphys minor* (Testacea) — Bewegung und Fortpflanzung. Film E 1640 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1971.
- [28] NETZEL, H.: *Diffugia oviformis* (Testacea) — Bewegung und Fortpflanzung. Film E 1641 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1971.
- [29] NETZEL, H.: *Euglypha rotunda* (Testacea) — Bewegung und Fortpflanzung. Film E 1642 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1971.
- [30] NETZEL, H.: *Arcella vulgaris* var. *multinucleata* (Testacea) — Bewegung und Fortpflanzung. Film E 1643 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1971.
- [31] NETZEL, H.: *Arcella dentata* (Testacea) — Bewegung und Fortpflanzung. Film E 1644 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1971.
- [32] NETZEL, H.: *Centropyxis aculeata* (Testacea) — Bewegung und Fortpflanzung. Film E 1645 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1971.
- [33] NETZEL, H.: *Lieberkühnia wagneri* (Testacea) — Bewegung und Fortpflanzung. Film E 1646 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1971.

Angaben zum Film

Der Film wurde 1971 veröffentlicht und ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Tonfilm, 16 mm, schwarzweiß, 122 m, 11 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

Im Film sind die Fortpflanzungsvorgänge von sieben Thekamöben-Arten aus sechs Gattungen, welche zugleich sechs verschiedene Teilungs-Typen darstellen, dokumentiert. Man sieht die Teilung von *Chlamydomorphys minor*, die Morphogenese und Teilung von *Diffugia oviformis*, *Euglypha rotunda*, *Arcella vulgaris* var. *multinucleata*, *Arcella dentata* und *Centropyxis aculeata* sowie die Vielteilung bei *Lieberkühnia wagneri*.

Summary of the Film

This film shows the reproduction in seven species of thecamoebae belonging to six genera, which, at the same time, represent six different types of cell division in this group of Rhizopoda.

The division of *Chlamydomorphys minor*, the morphogenesis and division of *Diffugia oviformis*, *Euglypha rotunda*, *Arcella vulgaris* var. *multinucleata*, *Arcella dentata* and *Centropyxis aculeata*, and the multiple fission in *Lieberkühnia wagneri* are demonstrated.

Résumé du Film

Dans ce film sont documentés les processus de reproduction de sept espèces de thécamoébiens appartenant à six genres, qui représentent en même temps six types différents de division. On voit la division de *Chlamydomorphys minor*, la morphogénèse et la division de la *Diffugia oviformis*, de l'*Euglypha rotunda*, de l'*Arcella vulgaris* var. *multinucleata*, de l'*Arcella dentata* et de la *Centropyxis aculeata*, ainsi que la division multiple de la *Lieberkühnia wagneri*.

**Film C 1059 Morphogenese und Fortpflanzung
beschalter Amöben (Testacea)**

Ergänzung der Begleitveröffentlichung, Ausgabe 1971

English Version of the Spoken Commentary¹

Zeitraffung 1 : 6 bis 1 : 180

(Fast motion effect 1 : 6 to 1 : 180). The shelled amoebae are characterized by their monothalamous tests, which as a rule have only one aperture. Their protoplasts exhibit bi-polar organization, and frequently have three different zones. During division, the protoplast constructs a new shell for one of the daughter cells. The other retains the original shell. In *Chlamydomphrys minor* the test is elastic and adheres closely to the cytoplasm. It is formed after nuclear division.

After the pseudopodia have been withdrawn, a droplet of protoplasm is extruded from the aperture. Nuclear division now takes place. The cytoplasmic zone containing the two daughter nuclei turns through 90 degrees. One of the nuclei passes into the droplet. Protoplasm with granules and large contractile vacuoles follows it and forms the new test. Then the two daughter cells separate.

Thecamoebae with rigid shells always form their new tests before nuclear division. The shell of *Diffugia oviformis* is made up of foreign particles cemented to an organic base.

Some of the protoplasm is extruded from the shell, which has turned over on its side, and pre-forms the shape of the shell. The remaining protoplasm is fastened to the original shell by fine protoplasmic threads. It contains the large spherical nucleus. As one of the daughter nuclei passes into the new shell, cytoplasmic streaming starts, carrying granules and food vacuoles to and fro and thereby distributing them evenly through the cytoplasm. Shortly before the new cell is formed off, the three zones become evident.

The construction elements are relatively small, and here they are nail-shaped. They appear from within the 'anlage' and are cemented together at the surface. At first they are mobile, but later the wall solidifies.

Euglypha rotunda belongs to the group of testaceans which construct their shells from siliceous platelets. At interphase, elliptical scales are formed and stored in an annular zone around the nucleus.

¹ The headline in *italics* correspond with the subtitle in the film.

The plane of division is at right angles to the substrate. In place of the pseudopodia, a droplet of protoplasm containing a number of platelets is extruded from the aperture. The subsequent platelets migrate marginally into the rudiment, and reach the surface at its apex, where they are laid down to their precursors like roof shingles. The protoplasmic zones of the dividing cell are preserved initially. Not only scales but also vacuoles pass into the 'anlage'. The new test is still pliant and undulated.

The vacuolated protoplasm lends the shell its typical shape, and it sets rigid.

Nuclear division is accompanied by active pulsation of the contractile vacuoles. A daughter nucleus passes into the rudiment. Vigorous cytoplasmic streaming breaks up the stratification and serves to distribute the organelles uniformly.

Each daughter cell now stratifies anew in mirror symmetry. The protoplasts separate and withdraw a little into their shells, thereby revealing the tooth-edged apertures.

Arcella vulgaris has a shell of scleroprotein consisting of a layer of hollow chambers. Between the contractile vacuoles at the edge of the protoplast, several of the roughly nine nuclei can be seen in this top view.

The side view shows that the plane of division is parallel to the substrate. Opaque protoplasm extrudes from the shell and forms a hyaline peripheral zone. From this, a cup-shaped pseudopodium is produced which envelopes the opaque central region at a certain distance from it and closes up at its apex. Within the growing cupola, the opaque central region enlarges and takes on a translucent surface layer, while secreting the shell. The cupola then ruptures at the apex, and its material is withdrawn into the original shell again. The synchronous nuclear division remains invisible. The protoplast lifts off the new shell wall and streams to and fro between the two tests a number of times.

Thus two equal protoplasts are formed, which then settle in their respective shells and later separate.

In *Arcella dentata* the shell is star-shaped due to hollow protuberances of the thecal wall.

Division, seen here in side view, takes place as in *Arcella vulgaris*: an opaque protoplasmic extrusion forms a hyaline border zone, from which a cup-shaped pseudopodium reaches out to join as a cupola. Within this cupola, the surface layer of the central protoplasm secretes the shell wall. The spines are laid down over hyaline protoplasmic cones. Then the cupola opens up and is withdrawn. Simultaneously, the rudiment expands, and the under-surface of the new shell forms the typical funnel-shaped concavity.

The synchronous division of the two nuclei may now take place. The cytoplasmic streaming to and fro now begins, and finally the cytoplasmic bridge between the two individuals is broken.

The same process seen from below:

Extrusion of the opaque protoplasm; projection of the cupola; protoplasmic inflow.

Formation of the spines; withdrawal of the cupola; extension of the rudiment, and completion of the spines.

Backflow of protoplasm to the original shell; increased vacuole activity.
Protoplasmic inflow into the new shell; division of the protoplast.
Separation of the daughter cells.

Bilaterally symmetrical shells are the most intricate forms.

Centropyxis aculeata, for instance, possesses a shell which has spines on its posterior edge and the eccentric aperture closer to the smooth anterior edge. The wall is composed of organic material in which foreign bodies from the environment are incorporated.

Readiness to divide can be deduced from the presence of a large, bright nucleus and the dense protoplasm filling the whole shell. At first the amoeba moves at random, but then it becomes sessile and raises its posterior end. Dense protoplasm soon protrudes from the aperture.

Foreign bodies appear on the surface. At the posterior edge of the rudiment, rounded nodules appear, which then lengthen and sharpen into the spines. At each of their points a grain of quartz is deposited.

The rudiment becomes visibly more hyaline. The solidification of the once pliant spines indicates that the shell wall is consolidating. After nuclear division, the cytoplasmic streaming to and fro begins.

Seen from the side, it is noticeable that the plane of division is at an acute angle to the substrate. The protoplasm in the rudiment appears much denser than that remaining in the original shell, but it gradually lightens in tone. Its movement is evident from the rotation of a foreign body.

After the division of the protoplast, the amoeba with the original shell crawls away to the front, while the daughter with the new shell tips over backwards.

The multinucleate *Lieberkühnia wagneri* has a pliable capsule which closely adheres to the protoplast. Multiple fission is the rule with this species.

Several pseudopodial stalks are formed. The rhizopodial reticula which subsequently develop, draw the parent animal into a number of lobes. Finally, the bridges between the various protoplasmic portions give way, and each part henceforth represents a new cell.