

Regeneration des Cortex bei *Stentor coeruleus*

Regeneration of the Cortex in *Stentor coeruleus*

Viktor Schwartz

Institut Biologie III, LS Entwicklungsphysiologie, Universität Tübingen, Bundesrepublik Deutschland

Z. Naturforsch. **44c**, 876–882 (1989); received April 6, 1989

Stentor, Regeneration, Differentiation, Cortex, Cytotaxis

Treatment of *Stentor* with very acid culture medium (pH 2.8) results in delamination of the cortex from the endoplasm. This procures the possibility to strip off the cortex with all its acid resistant organelles at minimum loss of endoplasm. Acid sensitive organelles react with dissolution or more or less damage. The endoplasm may survive giving rise to a thin plasma membrane, which may be (even several times) shed and renewed. 10.5% of the decorticated cells regenerated a complete cortex. The ball-shaped and apparently apolar endoplasm may pass through an amoeboid stage. The visible part of the regeneration process begins with the appearance of a chaotic line system, which in regaining the polar order turns out to be the pigment free interstripe spaces. The ubiquitous appearing of foot anlagen underline the apolar situation. Nevertheless, the problem of endoplasmic preservation of polarity requires further, presently running, experiments. Obvious polarity begins to restore with the development of first membranelles and – approximately in opposite position with these – the definitive foot develops with the holdfast organelle. The ordering of stripe pattern starts from the foot and proceeds to the cells apex. With respect to Tartar's contradicting result (death of all decorticated cells) the new experiments do not refute Tartar's conclusions, since the technique is different from his only micro-surgical method. This will be discussed in a following paper in context with the results of some other experiments. The here described total regeneration of the cortex in *Stentor* is not consummated as cytotactic differentiation depending on preformed structure.

Einleitung

Im Cortex der Ciliaten ist die Zellmembran stabil mit zahlreichen Organellen assoziiert. Der Cortex wächst insbesondere (doch nicht nur) während der Zellteilung und Regeneration. Dabei werden molekulare Bauteile in Abhängigkeit von bereits vorhandenen („präformierten“) Strukturen geordnet eingebaut. Der Beweis für diese Rolle präformierter Teile wurde an *Paramecium* und *Tetrahymena* geführt [1, 2]: Eine experimentelle Störung der Orientierung solcher Bauteile zeigt, daß sie nach ihren eigenen Achsen weiterwachsen, auch wenn diese nun in diametralem Gegensatz zu ihrer normalen Orientierung und zur Polarität des Organismus ausgerichtet sind. Sonneborn hat für diese Art des Zusammenwirkens von bestehender Struktur und Baumaterial den Terminus Cytotaxis als gleichbedeutend mit P. Weiss' Makrokristallisation eingeführt [3]. Bei allen Unterschieden im Bau der Cortices unter den Ciliaten, gibt es doch so viel Übereinstimmung, daß eine Verallgemeinerung des Cytotaxisprinzips für die

ganze Klasse nahe liegt, zumal der Cortex im Zellzyklus nur wächst und nicht neu angelegt wird. Der Schluß, Cortex von *Stentor* könne nur im cytotaktischen Verfahren aufgebaut werden, beruht nur auf einem Experiment der Entcortizierung [4, S. 107] und bedurfte dringend einer Nachprüfung. Hier wird versucht nachzuweisen, daß die präformierte Struktur auch entbehrlich sein kann. Wahrscheinlich gibt es nur wenige Ciliaten, welche Angriffspunkte für solche Untersuchungen bieten. Bei *Stentor* hat man jedoch die Möglichkeit den Cortex restlos zu beseitigen, ohne daß der Entoplasm in jedem Falle absterben muß.

Material und Methoden

Die Stämme von *Stentor coeruleus* P (aus dem Pressegger See in Kärnten, Österreich) und R (aus dem Rohrsee in Oberschwaben) sind aufgrund ihrer besonderen Zellgröße (kontrahiert bis 450 µm, maximal gestreckt zwischen 2 und 5 mm Länge variierend) und ihres guten Gedeihens in der Kultur ausgewählt worden. Als Kulturmedium bewährte sich besonders – auch bei der Auslösung von Konjugationen – die folgende Lösung: 100 ml Wasser, 4 mg CaCl₂, 3 mg MgSO₄, 2 mg KH₂PO₄, 2 mg Na₂HPO₄. Exkonugantenklone für die Experimente wurden bei

Sonderdruckanforderungen an Prof. Dr. V. Schwartz, Wolfgang-Stock-Str. 2, D-7400 Tübingen.

Verlag der Zeitschrift für Naturforschung, D-7400 Tübingen
0341-0382/89/0900-0876 \$ 01.30/0



Dieses Werk wurde im Jahr 2013 vom Verlag Zeitschrift für Naturforschung in Zusammenarbeit mit der Max-Planck-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften e.V. digitalisiert und unter folgender Lizenz veröffentlicht: Creative Commons Namensnennung-Keine Bearbeitung 3.0 Deutschland Lizenz.

Zum 01.01.2015 ist eine Anpassung der Lizenzbedingungen (Entfall der Creative Commons Lizenzbedingung „Keine Bearbeitung“) beabsichtigt, um eine Nachnutzung auch im Rahmen zukünftiger wissenschaftlicher Nutzungsformen zu ermöglichen.

This work has been digitized and published in 2013 by Verlag Zeitschrift für Naturforschung in cooperation with the Max Planck Society for the Advancement of Science under a Creative Commons Attribution-NoDerivs 3.0 Germany License.

On 01.01.2015 it is planned to change the License Conditions (the removal of the Creative Commons License condition "no derivative works"). This is to allow reuse in the area of future scientific usage.

ungefähr 8 °C gehalten, um durch geringe Teilungsrate die Alterung hinauszögern. Ansonst ist stets bei 23 °C kultiviert und experimentiert worden. Als Futter diente *Chlorogonium elongatum* (vom Kollegen K. G. Grell dankenswert zur Verfügung gestellt). Kulturmedium dazu: 100 mg NaNO₃, 20 mg Na₂HPO₄, 100 ml Erdextrakt, 900 ml Wasser. Für die freihändig ausgeführten Operationen sind z. T. Wolframnadeln, zumeist jedoch Stechborsten aus Wespenstacheln verwendet worden [5]. Silberimprägnierungen folgten, unter Anpassung an das Objekt, dem Verfahren von Frankel und Heckmann [6], allerdings mit Schwärzung durch 10–15 min UV-Bestrahlung.

Das neue Verfahren des Entcortizierens vermeidet die relativ hohen Verluste an Cytoplasma, welche bei rein mikrochirurgischem Vorgehen unvermeidbar sind: Einbringen der Zelle in sehr saures Kulturmedium (pH 2,8–3,2, durch Zusetzen von Citronensäurelösung eingestellt), nach 60–90 Sek. (je nach Art und Zustand der Kultur und pH-Wert variiert), Übertragung in normales Kulturmedium, Aufschneiden und Abstreifen des Cortex in viskoser Methylzelluloselösung (200–400 mg in 20 ml Kulturmedium gelöst). Die Methylzellulose wurde von der Fa. Kalle, Wiesbaden, dankenswert zur Verfügung gestellt (Produktbezeichnung „Tylose MH 1000, CM 22297“).

Entcortizierung

Im Cortex von *Stentor* sind Organelle der Fortbewegung, der Nahrungsaufnahme, der Exkretion, der

Farbtracht und der Erhaltung und des Variierens der Gestalt enthalten. Für die jeweilige Gestalt der Zelle verantwortlich sind die im Cortex übereinander angeordneten „km-Bänder“ (Cytoskelett- und Strekungsstrukturen von mikrotubulärem Bau) und die zutiefst gelegenen „M-Fasern“ (Myoneme, welche nur im kontrahierten Zustande z. T. tubulär erscheinen) [7–10]. Sie liegen in den pigmentfreien Zwischenstreifen. Entcortizieren führt zunächst zum Verlust aller entsprechenden Fähigkeiten der Zelle.

Kurzzeitige Säureeinwirkung zerstört die Tubulinanteile: M-Fasern verschwinden und von den km-Bändern und den Kinetosomen verbleiben kollabierte Reste von sehr reduzierter Stärke, wie der Vergleich der Abbildungen 2b und d ergibt. Die Quellungsprodukte drängen Entoplasten und Cortex auseinander (Abb. 1a und b). So wird die Freisetzung des Entoplasten möglich. Er ist jetzt kugelförmig und gänzlich oder fast farblos. Geringe Mengen von Pigment können im Inneren enthalten sein. In den ersten Stunden und Tagen wird ein großer Teil des Inhaltes der Verdauungsvakuolen sowie etwa verfütteten Prontosils ausgeworfen. Der Ablauf der Verdauung wird gestört und unterbrochen. Vor dem Experiment verschlungene Beuteobjekte können noch tagelang im Entoplasten am Leben bleiben. Langsame Plasmaströmungen sind erkennbar, in den ersten Stunden oft auch pseudopodienartige Aussackungen (Abb. 1d); diese bis etwa 24 h. Kleine hyaline Pseudopodien, wahrscheinlich zum Cytoplasma des basalen Haftorganells gehörend, können sich abtrennen. Eine geordnete Fortbewegung dieser Stadien kam

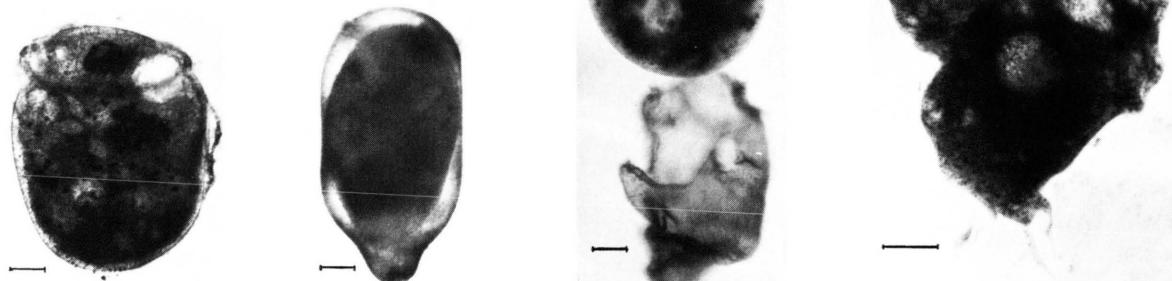


Abb. 1a–d. Cortex-Delamination bei pH 2,8. a) Nach kurzer Säurebehandlung zur Entcortizierung vorbereitet; b) verlängerte Säurebehandlung zur Demonstration der Cortex-Abhebung; c) Austritt des Entoplasten aus dem apikal aufgeschnittenen Cortex, 25 Min. nach dem Schnitt; d) Amoeboidstadium eines Entoplasten. Die hyalinen Pseudopodien (unten im Bild) dürften dem Cytoplasma des Haftapparates am Fuße zugehören. 50 µm.

nicht vor. Die Entoplasten umhüllen sich schon während ihrer Freisetzung mit einer zarten Plasmamembran. Außerhalb dieser Primärmembran entstehen geringe Mengen cytoplasmatischen Abfallen von z. T. membranösem Charakter. Dies legt die Deutung nahe, daß die Primärmembran ebenso unter Fusion von Vesikeln und ebenso rasch abläuft, wie die in wenigen Sekunden vollzogene Membranbildung an Cytoplasmataropfen von *Physarum polycephalum*,

welche elektronenmikroskopisch verfolgt worden ist [11]. Es ist ausgeschlossen, daß die Primärmembran des Entoplasten in irgendeiner Weise direkt vom Cortex herzuleiten sei und dadurch als ein corticales Ausgangsmaterial für die Cortexregeneration zur Verfügung stände. Erstens verbleiben alle dem Cortex zugehörenden Organelle nachweislich am abgestreiften Cortex (Abb. 2a-d), sofern sie nicht infolge ihrer Säureempfindlichkeit zerstört werden. Sie

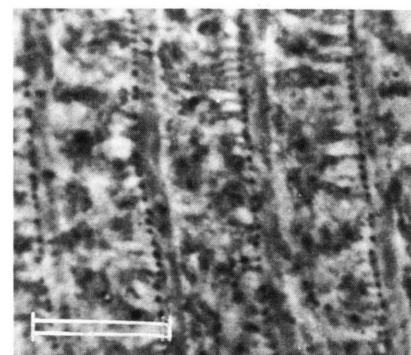
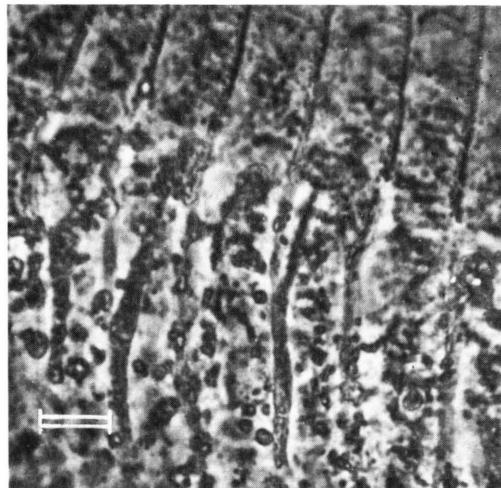
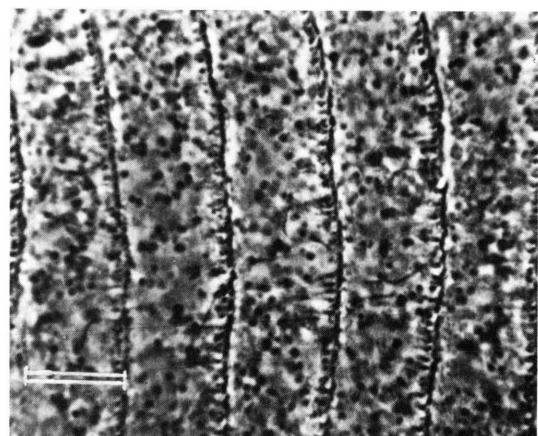
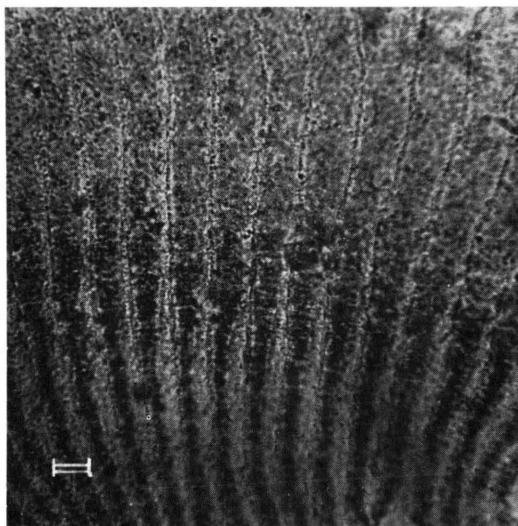


Abb. 2a-d. Cortexstücke im Tylosemedium. a-c (säurebehandelt; Osmiumdampf; ungefärbt; leicht gepreßt). a) Oben apikaler, unten (stärker kontrahierter) basaler Cortex; b) kollabierte Reste von Kinetosomen und km-Bändern (vgl. auch d); c) km-Bänder im apikalen Teil stark angegriffen, im basalen Teil gequollene Reste z. T. dislociert; d) 4 erhaltene km-Bänder mit Kinetosomen (mit Osmiumdampf fixiert; ohne Säurebehandlung; bei pH 7 präpariert). a) Hellfeldoptik, b-d Phasenkontrast. 10 μ m.

gehen, wenn sie hinreichend säurefest sind, in geordnetem Zusammenhange verloren. Zweitens wird die in der Docortizierung entstandene Primärmembran häufig nicht im regenerierenden Cortex verwendet, sondern abgeworfen (auch wiederholt) und durch eine neue ersetzt (Abb. 3a-c). Dabei müßten etwa vorhandene Cortexreste verloren gehen. Die Membran kann also in Abwesenheit des Cortex neu entwickelt werden; so auch, wenn (gar nicht selten) der Inhalt von Verdauungsvakuolen oder auch Endobionten in der Membran liegend ausgestoßen werden (Abb. 3b und c). Der Auswurf solcher Inhaltskörper ist aber auch ohne Verlust und Erneuerung der Membran möglich.

Wenn nach der Säurebehandlung der schwer geschädigte Cortex nicht aufgeschnitten wird, stirbt der Entoplast darin ab. Das Abpräparieren des Cortex muß mit dem Herausschneiden des Vestibulum begonnen werden. Teile von diesem könnten sonst abreißen und als Cortexreste zurückbleiben. zieht man den Cortex nicht in einem Zuge ab, sondern öffnet ihn nur, so gleitet der Entoplast langsam hinaus, offenbar hinausgedrückt durch Nachquellen des aus dem Cortex herausgelösten, ursprünglich mikrotubulären Materials (Abb. 1c, 25 identisch verlaufene Versuche). Am Entoplasten verbleibende Cortexstücke gibt es allenfalls am basalen Teil der Zelle, wenn die Säurebehandlung zu kurz war. Ein solcher Fehler ist schon während der Präparation zu erkennen. Er bestätigt sich hernach durch viel schnellere Regeneration, weil der nicht abgehobene Cortexteil gewöhnlich noch erholungsfähig ist. Die höhere Säureresistenz fußnahmen Cortex erklärt sich aus dessen größerer Schichtdicke, die auf die stärkere Kontraktion dieser zu besonderer Streckbarkeit geeigneten Zellregion zurückgeht (vergl. auch Abb. 2a).

Überleben und Regeneration

Entcortizierte Entoplasten können nicht in üblichen Stentor-Kulturmedien gehalten werden. Osmotisch eindringendes Wasser richtet sie darin in einigen Stunden zugrunde. Wirksamen Schutz bot das Zusetzen von 5–7,5 mg/ml Glukose zu normaler Kulturflüssigkeit.

Die Mehrzahl der cortexlosen Tiere stirbt binnen 0–2, seltener 3 Tagen ab. Insgesamt 10,5% der Entoplasten traten in die Regeneration ein. Die hohen Verluste haben mehrere Ursachen. Das Fehlen des Cortex belastet den gesamten Zellstoffwechsel (Diffusionsverluste, Unterbrechung der Verdauung). Hinzu kommt, daß endobiontische Mikroorganismen vorhanden sind. Aus den meisten absterbenden Zellen werden diese in Wolken freigesetzt. Manchmal gelingt es dem Wirt, sie mindestens zum großen Teil (nicht immer membranumhüllt) abzuwerfen. Gelegentlich sind sie in solcher Menge in den Zellen enthalten, daß diese schon während der ersten halben Stunde nach dem Entcortizieren zerfallen. Während 638 Entcortizierungsexperimenten sind fortlaufend Versuche unternommen worden, in den wachsenden Kulturen die Endobionten mit antibiotischen Stoffen zurück zu drängen. Penicillin, Streptomycin und Cibazol waren wirkungslos oder nur schwach wirksam (3% überlebende Tiere, $n=299$). Möglicherweise gelangen diese Substanzen nicht in die Stentorzelle. Dagegen verbesserte das Sulfonamid Prontosil die Überlebensrate deutlich (17,1% überlebend, $n=339$). Das in kaltem Kulturmedium schlecht lösliche Prontosil ist fein zerrieben geboten worden. Die Stentoren nahmen es reichlich peroral auf. Das Cytoplasma färbte sich gelblich.

Regenerierende Entoplasten beginnen oft schon im Kugelstadium Pigment zu bilden. Anstelle des ge-



Abb. 3a–c. Membran-Abwurf. a) Zwei Entoplasten, etwa 23 Stunden nach Entcortizierung mit abgeworfenen Primärmembranen; zwischen den Objekten z. T. membranöse Abfälle aus der Membranerneuerung. b) und c) Membran-Abwurf mit Ausstoßung von Zellinhalt, 22 Stunden nach Entcortizierung; b) Entoplast entschlüpft nach oben der Primärmembran, c) wenige Minuten später. 50 μ m.

ordnen Streifenmusters erscheinen auf der ganzen Oberfläche des Objektes chaotisch gelagerte Anfänge pigmentfreier Zwischenstreifen (Abb. 4a und b). Die Cortexentwicklung beginnt also ubiquitär und kann auch deshalb nicht als Auswachsen eines unbemerkt verbliebenen Cortexfragments gedeutet werden. Unterzieht man regenerierende Entoplasten nach 30–50 Stunden einer erneuten Entcortizierung, so findet man im regenerierenden Cortex ungeordnete „Kinetodesmen mit Kinetosomen“ im Sinne der Abb. 2b, also durch Säure angegriffene Regenerationsstadien von km-Bändern. Fragmente von ihnen

sind in einem z. T. gespreiteten Objekt silberfärbbar (Abb. 5). Der Hergang ihrer Entstehung und Fortentwicklung ist noch nicht hinreichend geklärt. Die Kugelgestalt geht im Fortschreiten der Regeneration in eine irreguläre Konfiguration über (Kartoffelform), welche schon regional zu Kontraktionen fähig wird – Anzeichen der Entwicklung von Cytoskelett und kontraktilem Strukturen. In solchen Stadien erscheinen – noch völlig apolar – spitze kleine Haftfüßchen in unregelmäßiger Verteilung auf der ganzen Oberfläche des Objektes und bis an die frühen, ungefähr gleichzeitig entstehenden Membranellen

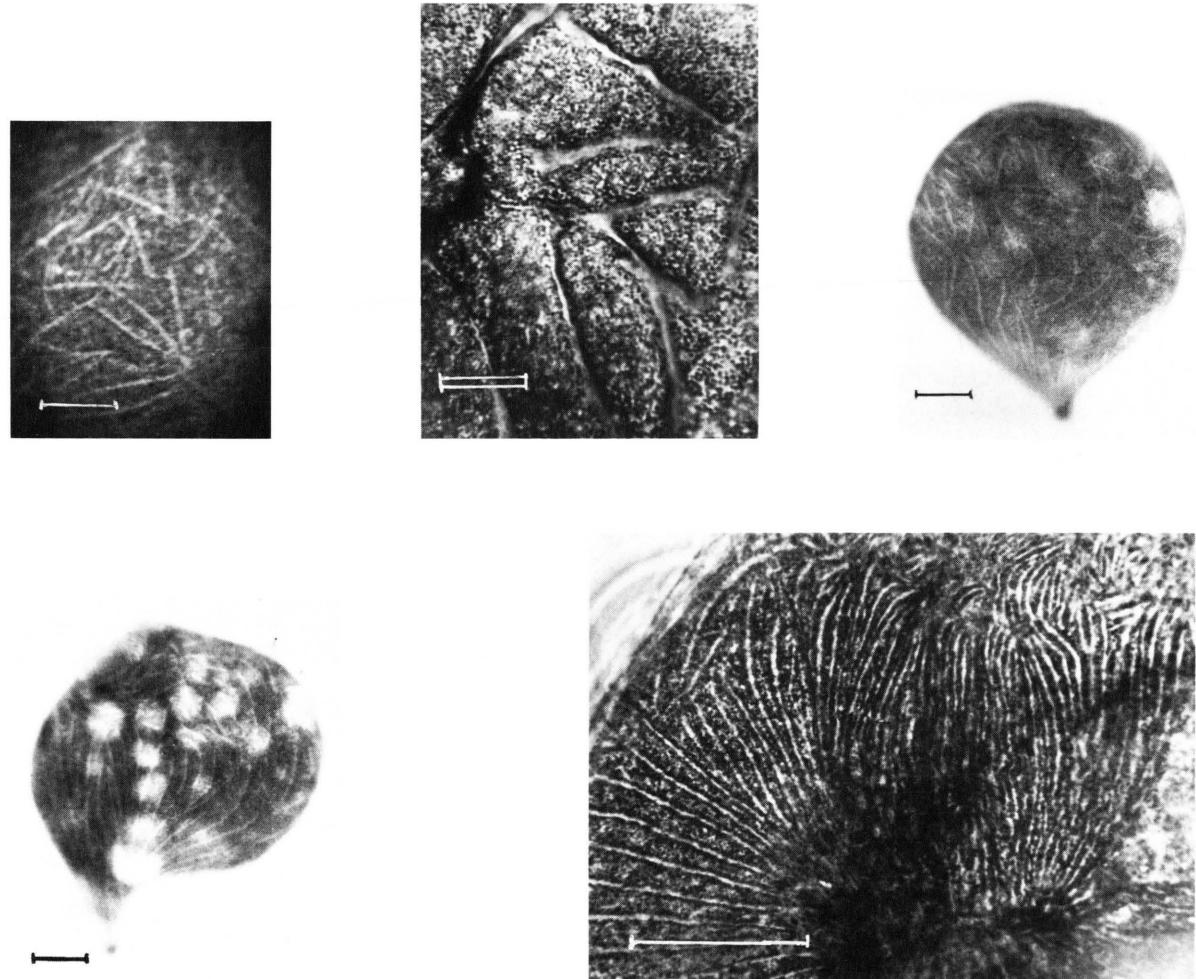


Abb. 4a–e. Streifenchaos und Regulierung des Musters. a) und b) Frühes apolares Chaos, 39 Stunden nach Entcortizierung (lebend; Phasenkontrast); c) und d) Aufkommen der polaren Ordnung, vom Basalpol ausgehend am 5. und 6. Tage; e) ein noch späteres Stadium mit sehr breitem Haftfuß (rechts unten), ähnlich Abb. 8b. Der Kontrastmeridian zwischen schmaler und breiter Streifung (links der Mitte) schon erkennbar. 50 µm, 10 µm.

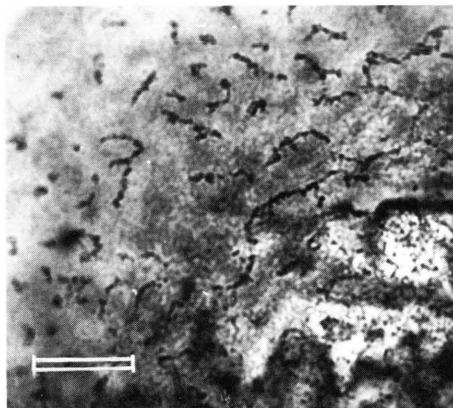


Abb. 5. Teil eines in begonnener Spreitung fixierten Objekts, 48 Stunden nach Entcortizierung. Silbergeschwärzte „Kineten“-Fragmente. (Fixierung: Osmiumdampf – Dafano). 10 μ m.

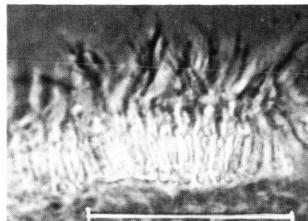


Abb. 7. Säuregeschädigte Membranellen mit ihren „Cilienwurzeln“ am isolierten Cortex. 50 μ m.

heran. Ihre gelegentliche Anheftung an Detrituspertikel (Abb. 6b) und der Entwicklungsverlauf des definitiven Haftfußes beweisen, daß es sich um kleine Haftfußanlagen handelt. Die ersten Membranellen des Regenerates sind klein und schwächlich. Sie stehen in einer kleinen Gruppe, einem gebogenen Bande oder einem Ring. Es ist ganz unwahrscheinlich, daß sie sich aus verbliebenen Basalstrukturen der ursprünglichen Membranellenspirale entwickeln. Wie die Abb. 7 zeigt, gehen deren „Cilienwurzeln“ bei der Entcortizierung im Verband mit den Membranellen verloren. Das Vestibulum fehlt den frühen Stadien der regenerierenden Membranellenspirale in jedem Falle. Wie aus früheren Arbeiten bekannt [4, 12, 13] bedarf seine Differenzierung des induzierenden Einflußes des Basalpoles (= Haftfußes) der Zel-

le. Dieser fehlt hier aber noch. Die Membranellen markieren den Apikalpol und liefern somit das erste Anzeichen der sichtbar erscheinenden Polarität. Mehr oder weniger diametral ihnen gegenüber – manchmal auch recht einseitig gelegen – beginnt später der definitive Haftfuß auszuwachsen: Eines der genannten Füßchen, häufiger eine zusammengefaßte Gruppe von solchen, beginnt das Wachstum, während alle anderen schwinden. Je nach Anzahl und gegenseitiger Lage solcher Startpunkte kann es zu anfänglichen Mehrfachbildungen und Mißgestalten kommen (Abb. 8a und b). Im Zuge der Streckung in der Hauptachse wird eine geordnete Einheitsbildung daraus. Die apikal-basale Polarität ist nun manifest geworden. Als unmittelbare Konsequenz davon kommt Ordnung in das chaotisch angelegte Streifenmuster. Der sich streckende Fußteil der Zelle ist sofort mit Längsstreifen ausgestattet (Abb. 4c und d). Die bereits geordneten Streifen wachsen apikal durch, werden erheblich vermehrt und finden zum Peristom hin mindestens zum Teil Anschluß an Streifen noch weniger geordneter Regionen (Abb. 4e).

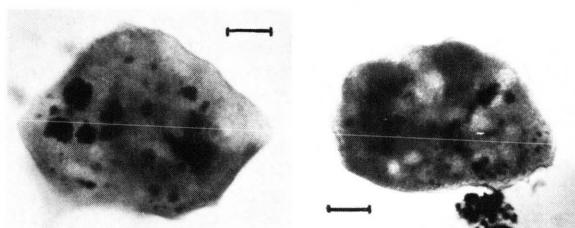


Abb. 6a und b. Zwei Objekte mit zahlreichen Fußchenanlagen (sichtbar nur im optischen Schnitt), etwa 25 Stunden nach Entcortizierung; b) zwei Fußchen haften an Partikeln. Schwarz: Prontosil-Kristallchen. 50 μ m.



Abb. 8a und b. Frühstadien des definitiven Fußes an Fremdkörpern haftend. a) Beginnt mit 4 Fußchen (3 hier erkennbar); b) überbreite Fußanlage. 50 μ m.

Mit der Wiederherstellung des Pigmentmusters ist auch die zirkuläre Polarität (Streifengradient mit Kontrastmeridian) sichtbar geworden. Die Möglichkeit der Vestibulumregeneration ist gegeben. Sie wird wie in jeder Oralregeneration [4, 12–14] vollzogen.

Diskussion

Entcortizierungsversuche sind schon vor längerer Zeit von Tartar unternommen worden ([4, S. 107] und persönliche Mitteilung). Danach hat er den gesamten Cortex mit Feininstrumenten abgeschnitten. Die Objekte starben ausnahmslos. Das geschah auch, wenn sie in ihrem verletzlichen Zustande nicht von Bakterien befallen wurden. Der Widerspruch dagegen in den hier gegebenen Experimenten bedeutet keine Widerlegung Tartars, weil dessen Operationsverfahren höhere Verluste an Entoplasma verursacht haben muß. Solche Verluste dürften aber Bedeutung im Sinne des abweichenden Ergebnisses haben (noch laufende Versuche). Tartars Deutung: keine Regenerierbarkeit des vollständig beseitigten Cortex, ist notwendigerweise in einer die Cytotaxis betreffenden Diskussion im Sinne einer Bestätigung der Cytotaxislehre – jedoch mit Vorsicht – herangezogen worden [15]. Das neue Ergebnis: Stentor-Cortex regeneriert *de novo*, spricht gegen cytaktisches Cortexwachstum als einzige Differenzierungsweise in der Cortexentwicklung. Cytotaxis beim entcortizierten Stentor anzunehmen ist dagegen zulässig, wenn es sich nicht um die spezifischen Organellstrukturen und -positionen handelt, welche den

Cortex von Stentor charakterisieren, sondern nur um das Wachstum der Primärmembran des Entoplasten, bzw. deren Folgemembranen nach Membranabwürfen. Wenn diese, wie hier für wahrscheinlich gehalten, durch Fusion entoplasmatischer Vesikel entstehen, ist das kein *de novo*-Beginn. Wachsen könnten sie zwar durch Membranfluß. Doch ist der Einbau neu hinzutretender Moleküle im Sinne der Cytotaxis hier, wie überhaupt für Biomembranen höchst wahrscheinlich, denn das Wachstum der Elementarmembran fügt sich der Cytotaxisdefinition, die Sonneborn [3] gegeben hat.

Die Primärmembran oder eine Folgemembran wird in der Cortexregeneration nicht abgeworfen und durch Cortex ersetzt. Jedoch ist der Weiterbau einer Membran zum Cortex noch unanalysiert. Die Organelle des Regeneratcortex und ihre typische Anordnung entstehen aber ohne Einwirkungen aus Resten des beseitigten Cortex. Eine Beschreibung als Cytotaxis ist dafür also unberechtigt.

Die Cortexregeneration bei *Stentor* findet eine Parallelie in den elektronenmikroskopischen Arbeiten von Grimes [16, 17]. Diese haben gezeigt, daß bei der Enzytierung von *Oxytricha fallax* (heute besser bei der Gattung *Stylonychia* einzuordnen [18, 19]) der Cortex samt allen seinen Organellen, einschließlich der Kinetosomen, abgebaut wird. Die Wiederherstellung der kompletten cortikalen Organisation vor dem Schlüpfen aus der Cyste kann sich demzufolge, wie beim entcortizierten *Stentor*, nicht auf nur weiterzubauende oder zu vermehrende präformierte Strukturen stützen. Das schließt den cytaktischen Mechanismus auch für diesen Fall aus.

- [1] J. Beisson und T. M. Sonneborn, P.N.A.S. USA **53**, 275 (1965).
- [2] S. F. Ng und J. Frankel, P.N.A.S. USA **74**, 1115 (1977).
- [3] T. M. Sonneborn, P.N.A.S. USA **51**, 915 (1964).
- [4] V. Tartar, The Biology of Stentor, Pergamon Press, N.Y. 1961.
- [5] V. Schwartz, Z. Naturforsch. **39c**, 818 (1984).
- [6] J. Frankel und K. Heckmann, Trans. Amer. Microsc. Soc. **87**, 317 (1968).
- [7] J. T. Randall und S. F. Jackson, J. Cell Biol. **4**, 807 (1958).
- [8] D. Huang und D. R. Pitelka, J. Cell Biol. **57**, 704 (1973).
- [9] E. Newmann, J. Protozool. **21**, 729 (1974).
- [10] L. H. Bannister und E. C. Tatchell, J. Cell Sci. **3**, 295 (1968).
- [11] K. E. Wohlfarth-Bottermann und W. Stockem, Roux' Arch. **164**, 321 (1970).
- [12] G. Uhlig, Arch. Protistenkd. **105**, 1 (1960).
- [13] R. Eberhardt, Arch. Protistenkd. **106**, 241 (1962).
- [14] V. Schwartz, Arch. Protistenkd. **85**, 100 (1935).
- [15] T. M. Sonneborn, in: The nature of biological diversity, Hrsg. J. M. Allen, McGraw-Hill, p. 165 (1963).
- [16] G. W. Grimes, J. Protozool. **20**, 92 (1973).
- [17] G. W. Grimes, J. Cell Biol. **57**, 229 (1973).
- [18] D. Ammermann, Atti Soc. Tosc. Sc. nat. Mem. Ser. B **92**, 15 (1985).
- [19] M. Schlegel, Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch. **23**, 171 (1985).