

## Cytologische Studien IV

### Die Entstehung, Vermehrung und Sekretabgabe der Mitochondrien von *Paramecium*\*

Von K. E. WOHLFARTH-BOTTERMANN

Aus dem Zentral-Laboratorium für Angew. Übermikroskopie am Zoologischen Institut der Universität Bonn

(Z. Naturforsch. 12 b, 164—167 [1957]; eingegangen am 13. Oktober 1956)

An Hand von Dünnschnitten läßt sich im Endoplasma von *Paramecium caudatum* unter bestimmten experimentellen Bedingungen eine Entstehung von Mitochondrien aus cytoplasmatischen Strukturen nachweisen. Kleine „cytoplasmatische Bläschen“ vergrößern sich und bilden die für die Mitochondrien von *Paramecium* typischen Innenstrukturen aus. Die Ausbildung dieser Innenstrukturen, der Tubuli mitochondriales, wird eingeleitet durch das Auftreten von Mikrotubuli, deren Durchmesser nur etwa die Hälfte des Durchmessers normaler Tubuli beträgt. Auf dem Wege zur Zellperipherie wachsen diese „Promitochondrien“ mit Mikrotubuli zu normalen Mitochondrien heran.

In der Zellperipherie von *Paramecium* vermehren sich die Mitochondrien durch Querteilung. Eine gleichmäßige Verteilung der Mitochondrien-Substanz auf die beiden Tochterstadien wird hierbei nicht beobachtet.

Bei den *Paramecium*-Mitochondrien läßt sich eine Abscheidung von Tubuli mitochondriales in das Cytoplasma nachweisen. Es handelt sich um eine echte Abscheidung geformter Sekrete durch die Mitochondrien, da diese die abgegebenen tubulären Strukturen regenerieren können. Die Neubildung der Tubuli beginnt wie bei der Entstehung der Mitochondrien mit den zuerst auftretenden Mikrotubuli.

Über den Organellcharakter und die wichtigen Funktionen der Mitochondrien im Zellstoffwechsel besteht heute kein Zweifel mehr: Biochemische Untersuchungen haben die stoffliche Zusammensetzung und die enzymatische Aktivität dieser Zellorganellen aufgezeigt (vgl. LINDBERG und ERNSTER<sup>1</sup>, 1954). Das Elektronenmikroskop konnte in den letzten Jahren erweisen, daß der geordneten enzymatischen Funktion eine ebenso hohe strukturelle Ordnung zugrunde liegt (PALADE<sup>2</sup>, 1953; SJÖSTRAND<sup>3</sup>, 1954; RHODIN<sup>4</sup>, 1954; POWERS, EHRET und ROTH<sup>5</sup>, 1955; SEDAR und PORTER<sup>6</sup>, 1955; WOHLFARTH-BOTTERMANN<sup>10</sup>, 1956).

Dagegen fehlen uns bis heute eindeutige Aufschlüsse über die Entstehung und die Vermehrung der Mitochondrien, was für die Beurteilung einer Kontinuität des Chondrioms von Bedeutung ist. Es geht um die Frage, ob wir die Mitochondrien als Autoduplikanten zu betrachten haben oder ob sie

etwa aus anderen cytoplasmatischen Strukturen entstehen können (vgl. FREY-WYSSLING<sup>7</sup> 1955; ALTMANN<sup>8</sup> u. a., 1955). Bekanntlich wird versucht, gewisse Phänomene der plasmatischen Vererbung durch eine Autonomie des Chondrioms zu deuten.

### Untersuchungstechnik

Als Untersuchungsmaterial diente ein Klon von *Paramecium caudatum*, der in Heudekokt kultiviert wurde. Nach Fixation mit Osmiumtetroxyd, Formalin oder mit dem Gemisch nach Régaud, Champy oder Maxwell wurden die Zellen in einer ansteigenden Alkoholreihe entwässert und in Plexiglas eingebettet. Dünnschnitte von 200—300 Å Dicke gelangten ohne Herauslösen des Einbettungsmediums im Elektronenmikroskop zur Untersuchung. (Ultra-Mikrotom nach Sjöstrand, Siemens-Übermikroskop Typ 100 d, 80 kV.) Als bestes Fixierungsmittel erwies sich eine 1-proz. Lösung von Osmiumtetroxyd, bzw. eine 10-proz. Formalin-Lösung, beide mit dem Acetat-Veronalpuffer nach Michaelis auf einen pH-Wert zwischen 6,5 und 7,2 eingestellt.

\* Vortrag der First European Regional Conference on Electron Microscopy, Stockholm 1956.

<sup>1</sup> O. LINDBERG u. L. ERNSTER, Chemistry and Physiology of mitochondria and microsomes. Protoplasmatologia Bd. III, A 4, Wien 1954.

<sup>2</sup> G. E. PALADE, J. Histochem. Cytochem. 1, 188 [1953].

<sup>3</sup> F. S. SJÖSTRAND, The ultrastructure of mitochondria in: Fine structure of Cells. International Union of Biological Sciences, Series B — Nr. 21, Groningen 1954.

<sup>4</sup> J. RHODIN, Correlation of ultrastructural organization and function in normal and experimentally changed proximal

convoluted tubule cells of the mouse kidney. Dep. of Anatomy, Karolinska Institutet, Stockholm 1954.

<sup>5</sup> E. L. POWERS, C. F. EHRET u. L. E. ROTH, Biol. Bull. 108, No. 2, 182 [1955].

<sup>6</sup> A. W. SEDAR u. K. R. PORTER, J. Biophys. Biochem. Cytol. 1, 583 [1955].

<sup>7</sup> A. FREY-WYSSLING, Die submikroskopische Struktur des Cytoplasmas. Protoplasmatologia Bd. II, A 2, Wien 1955.

<sup>8</sup> H. W. ALTMANN u. a., Das Cytoplasma, im Handbuch der Allgemeinen Pathologie, Bd. II, Teil 1, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1955.

Als Kontrastmittel haben sich Phosphorwolframsäure ( $\text{PWS} = \text{P}_2\text{O}_5 \cdot 24 \text{WO}_3 + x \text{H}_2\text{O}$ ) und Thalliumnitrat ( $\text{TL} = \text{TLNO}_3$ ) bewährt, beide jeweils zu 1% in 70-proz. Alkohol gelöst (WOHLFARTH-BOTTERMANN<sup>9</sup>, 1956).

Bei starken lichtmikroskopischen Vergrößerungen bzw. bei schwachen elektronenoptischen Abbildungsstufen kann man ohne Schwierigkeiten die Mitochondrien von *Paramecium* identifizieren, die hauptsächlich in der Zellperipherie nahe unterhalb der Pella liegen. Bei stärkerer Vergrößerung offenbart sich ihre Feinstruktur. Dabei zeigte sich, daß die Mitochondrien von *Paramecium* einen anderen Bauplan besitzen als die Mitochondrien aus Säugergewebe (WOHLFARTH-BOTTERMANN<sup>10</sup>, 1956).

Im Inneren der Mitochondrien finden sich als wesentliche Strukturelemente Röhren bzw. Kanäle. Kreisrunde und elliptische Anschnitte beweisen hinreichend, daß es sich um Röhren und nicht um Doppelmembranen wie bei Säuger-Mitochondrien handelt. Vergleichende Untersuchungen mit Hilfe verschiedener Fixierungsmittel und Kontrastierungen stellen den hohen Äquivalenzgrad dieser Tubuli mitochondriales zum lebenden Zustand sicher.

Es dürfte nicht abwegig sein zu behaupten, daß die hohe strukturelle Ordnung der Mitochondrien knapp oberhalb des makromolekularen Bereiches für ihre geordnete enzymatische Aktivität von Bedeutung ist. Über den Inhalt der Tubuli mitochondriales lassen sich vorerst nur Vermutungen anstellen. Es ist möglich, daß sie eine Flüssigkeit enthalten, die im elektronenoptischen Bild bislang nicht darstellbar war. Der aus den Bildern resultierende Eindruck, daß die Tubuli leer sind, braucht also durchaus nicht den wirklichen Gegebenheiten zu entsprechen. Zweifelsohne bewirken aber diese Röhrenstrukturen eine beträchtliche Vergrößerung der reaktionsfähigen Oberfläche innerhalb der Mitochondrien.

Wir kommen für den Aufbau der Mitochondrien von *Paramecium* zu einem Schema wie nach Abb. 1, das gleichzeitig die Unterschiede im Aufbau von *Paramecium*-Mitochondrien einerseits und dem bislang bekanntgewordenen Strukturprinzip von Säuger-

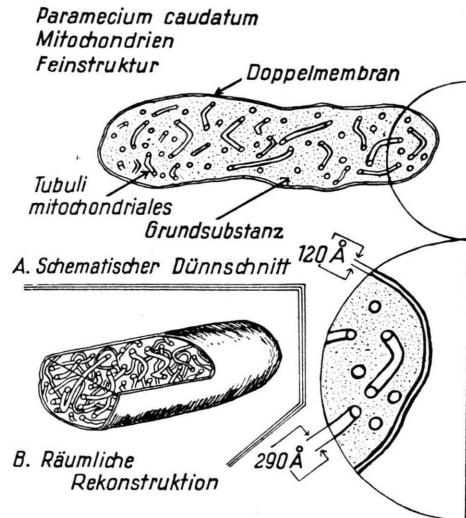


Abb. 1. Schematische Darstellung der Feinstruktur der Mitochondrien von *Paramecium caudatum*.

ger-Mitochondrien (PALADE, SJÖSTRAND, RHODIN) andererseits deutlich macht.

Ein eingehendes Studium der über Säuger-Mitochondrien in der Literatur vorliegenden Bilder ergibt allerdings, daß beide Bauprinzipien wahrscheinlich nebeneinander bestehen. Zwar findet man bei *Paramecium* in den Mitochondrien als wesentliches Strukturelement ausschließlich Tubuli, bei Säuger-Mitochondrien dagegen lassen sich in mehreren der bislang publizierten Bilder neben Cristae (Doppelmembranen) auch tubuläre Strukturen nachweisen, wie sie für *Paramecium*-Mitochondrien typisch sind. Diese tubulären Strukturen sind allerdings von den meisten Autoren bislang nicht erkannt worden. Sie sind teilweise bedeutend kleiner als die Cristae und befinden sich zwischen diesen in der „Grundsubstanz“ der Mitochondrien. WEISSENFELS<sup>11</sup> (1956) hat ihr Vorkommen in Mitochondrien von Tumorzellen sichergestellt. Bei verschiedenen Säuger-Mitochondrien kommen also Doppelmembranen und Tubuli gemeinsam vor\*.

Bei den bisherigen Untersuchungen der Struktur der Mitochondrien waren weder Teilungsstadien noch Hinweise für eine Entstehung dieser Zellorga-

<sup>9</sup> K. E. WOHLFARTH-BOTTERMANN, Cytologische Studien III. Die Eignung und Anwendung von Phosphorwolframsäure und Thalliumnitrat als Kontrastmittel zur Darstellung cytoplasmatischer Strukturen. First European Regional Conf. on Electron Microscopy, Stockholm 1956.

<sup>10</sup> K. E. WOHLFARTH-BOTTERMANN, Z. Naturforsch. 11 b, 578 [1956].

<sup>11</sup> N. WEISSENFELS, Der Feinbau und das Verhalten der Mitochondrien in Tumorzellen. First European Regional Conf. on Electron Microscopy, Stockholm 1956.

\* Anmerk. b. d. Korr.: Auch POWERS u. Mitarb. weisen auf das Vorkommen tubulärer Strukturen neben Cristae in Säuger-Mitochondrien hin (J. Biophys. Biochem. Cytol. 2, 341 [1956]).

nellen zu finden. Da man bei *Paramecium* unter optimalen Kulturbedingungen bis zu 4 Zellteilungen pro Tag erzeugen kann, wurden nun Tiere mit hoher Teilungsrate überprüft in der Hoffnung, hier an Zellen mit intensivem Stoffwechsel Aufschlüsse über die Entstehung oder Vermehrung der Mitochondrien zu gewinnen.

Diese Hoffnung sollte sich dank der Gunst des Objektes erfüllen. Wir erkennen in Abb. 2\*\* eine ziemlich geschlossene Entwicklungsreihe von Mitochondrien. Aus kleinen cytoplasmatischen Bläschen entstehen größere Gebilde, die wir als „Promitochondrien“ bezeichnen können.

Diese Promitochondrien entwickeln Mitrotubuli, die durch weiteres Wachstum in normal große Tubuli mitochondriales übergehen, wobei gleichzeitig das Mitochondrium selbst heranwächst. Diese Entwicklungsstadien finden sich nur im Endoplasma. Über die Natur der cytoplasmatischen Bläschen kann noch keine sichere Aussage gemacht werden. Mit Sicherheit sind die cytoplasmatischen Bläschen nicht mit „Mikrosomen“ oder „Biosomen“ zu identifizieren (nach EICHBERGER<sup>12</sup>, 1953, sollen die Mitochondrien durch Umwandlung von Mikrosomen entstehen).

Unsere heutigen Forschungsmittel erlauben noch nicht, die etwa 700 Å großen „cytoplasmatischen Bläschen“, aus denen die Mitochondrien entstehen, näher zu charakterisieren. Die Frage nach der Kontinuität und Autonomie des Chondrioms kann daher noch nicht endgültig beantwortet werden. Obgleich die Bläschen als eine weitgehend undifferenzierte cytoplasmatische Struktur erscheinen, so besteht doch immerhin die Möglichkeit, daß in ihnen oder in den (vielleicht hinzukommenden) Mikrotubuli ein makromolekulares Muster der Mitochondrien präformiert ist. Nur eine weitgehende Verfeinerung unserer heutigen Untersuchungstechniken wird die Entscheidung ermöglichen, ob eine Kontinuität der Mitochondrien auf Grund solcher „makromolekularer Muster“ vorliegt.

Die Untersuchung von Zellen mit hoher Teilungsrate erbrachte auch weitere Befunde über den Vermehrungsmodus der Mitochondrien. In lichtmikroskopischen Untersuchungen hatten u. a. DANNEEL und GÜTTES<sup>13</sup> (1951) sowie STEINER<sup>14</sup> (1954) bereits eine Teilungsfähigkeit der Mitochondrien ver-

schiedener Zellen wahrscheinlich gemacht. Wir finden bei *Paramecium* Stadien, die sich sowohl als Querteilungen als auch eine Art Knospung interpretieren lassen. Von einer gleichmäßigen Verteilung der Substanz des Mitochondriums kann bei solchen Durchschnürungen keine Rede sein. Vielmehr lassen sich alle Zwischenformen zwischen Teilung und Abschnürung verfolgen. Die Abb. 3 zeigt verschiedene solche Stadien.

In der *Paramecium*-Zelle können die Mitochondrien also bei Bedarf sowohl aus noch nicht näher definierbaren cytoplasmatischen Strukturen gebildet als auch durch eine Art Teilung vermehrt werden. Die lange diskutierte Alternative, ob es sich bei den Mitochondrien um teilungsfähige Gebilde (Autoduplikanten) handele oder ob sie in der Zelle „neu“ gebildet werden könnten, scheint also insofern gegenstandslos zu werden, als sich zumindest in der *Paramecium*-Zelle wohl beide Möglichkeiten verwirklichen. Allerdings gleicht die Teilung der Mitochondrien von *Paramecium* eher einer einfachen Abschnürung von Hälften oder polaren Teilen als einem Teilungsvorgang, wie man ihn gemeinhin für Autoduplikanten postuliert. Da vorerst auch für eine gleichmäßige Verteilung des Inhaltes der Mitochondrien auf die Tochterstücke kein Anhaltspunkt besteht, kann man diese Vermehrung nicht mit Sicherheit als identische Verdopplung deuten. Das Postulat nach einer genetischen Kontinuität des Chondrioms wird hierdurch nicht berührt, da ja die Selbstverdopplung von Zellorganellen keine unerlässliche Vorbedingung für ihre Kontinuität ist, wenn man eine identische Verdopplung makromolekularer Muster im Cytoplasma annimmt. Daß auch bei Säugern die Mitochondrien aus kleineren cytoplasmatischen Partikeln entstehen können, hat WEISSENFELS (1956) an Tumorzellen zeigen können. Auch hier liegen die Strukturen der kleinsten Entwicklungsstadien an der heutigen noch methodisch bedingten Grenze der optischen Auflösbarkeit, können also nicht mit sog. „Biosomen“ oder „Mikrosomen“ identifiziert werden.

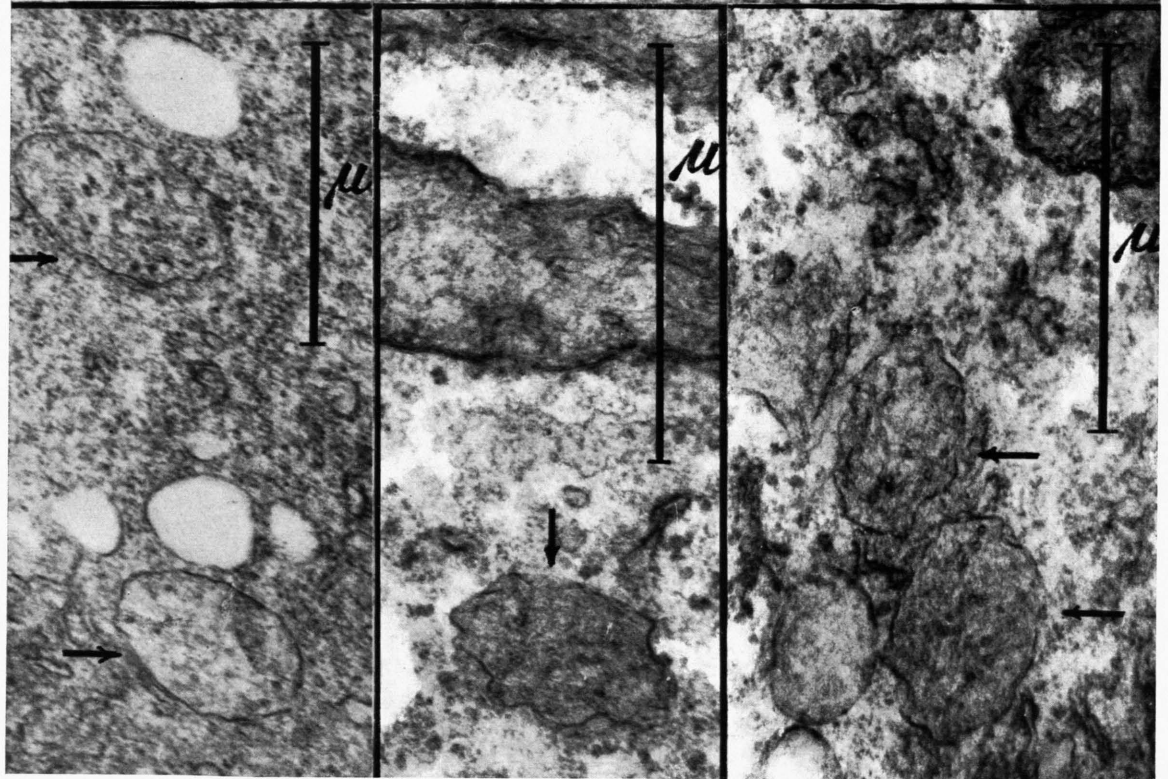
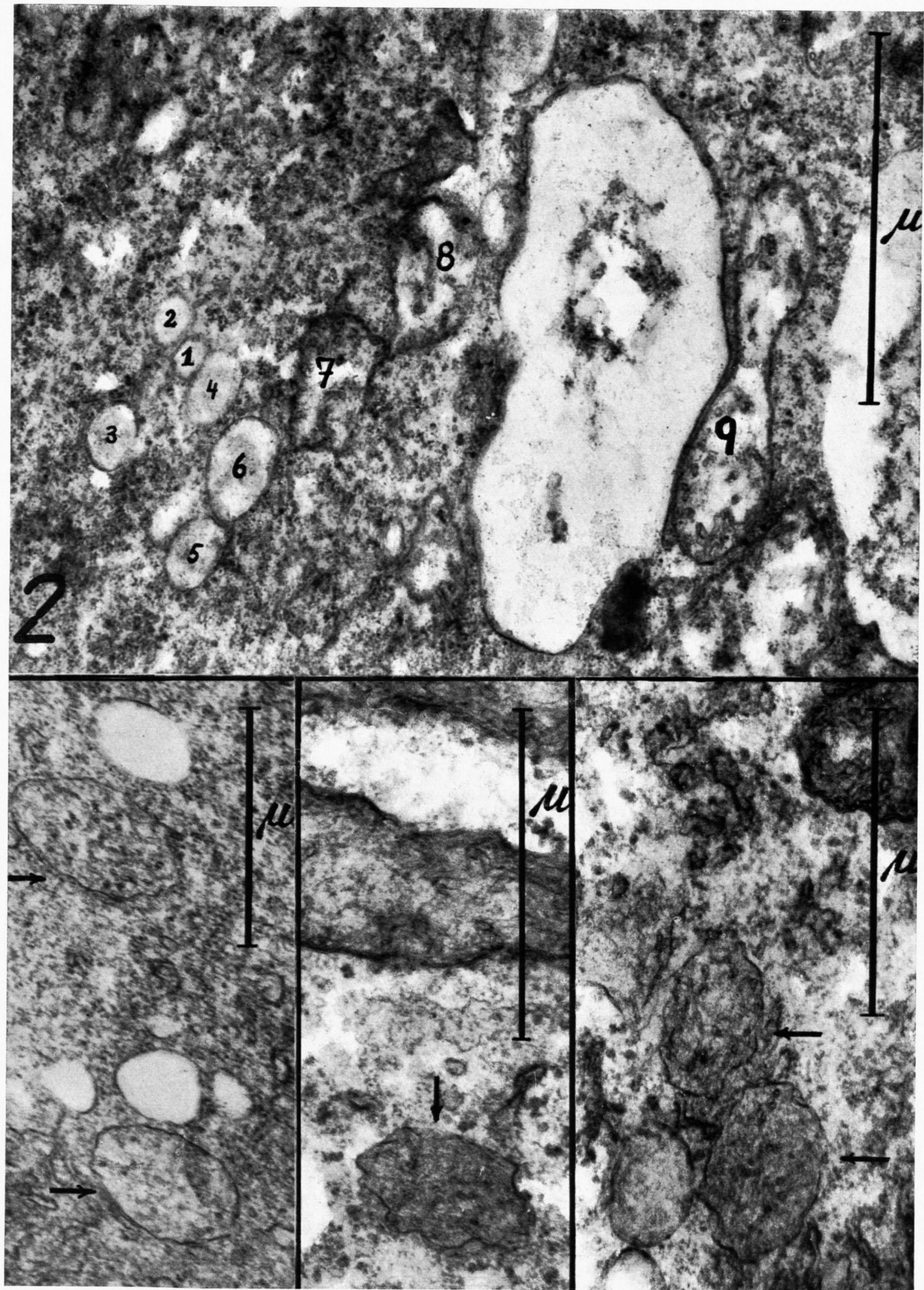
Von besonderem Interesse ist eine Erscheinung, die sich wiederum an Zellen mit hoher Teilungsrate besonders deutlich zeigt. Die physiologische Tätigkeit der Mitochondrien läßt sich auch morphologisch erfassen.

\*\* Abb. 2, 3 u. 4 s. Tafel S. 166 a, b u. c.

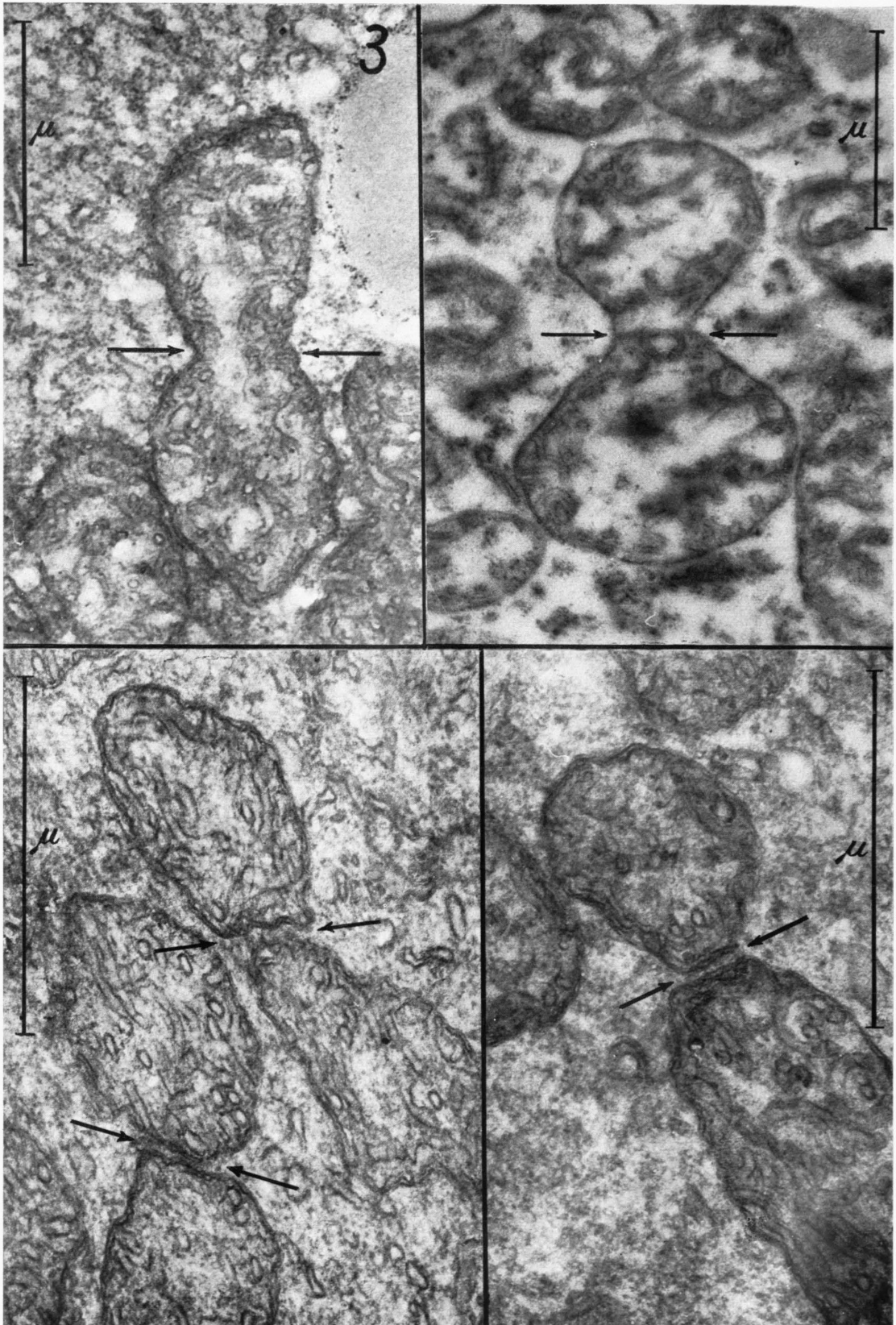
<sup>12</sup> M. EICHENBERGER, Exp. Cell. Res. 4, 275 [1953].

<sup>13</sup> R. DANNEEL u. E. GÜTTES, Naturwissenschaften 38, 117 [1951].

<sup>14</sup> M. STEINER, Naturwissenschaften 41, 191 [1954].







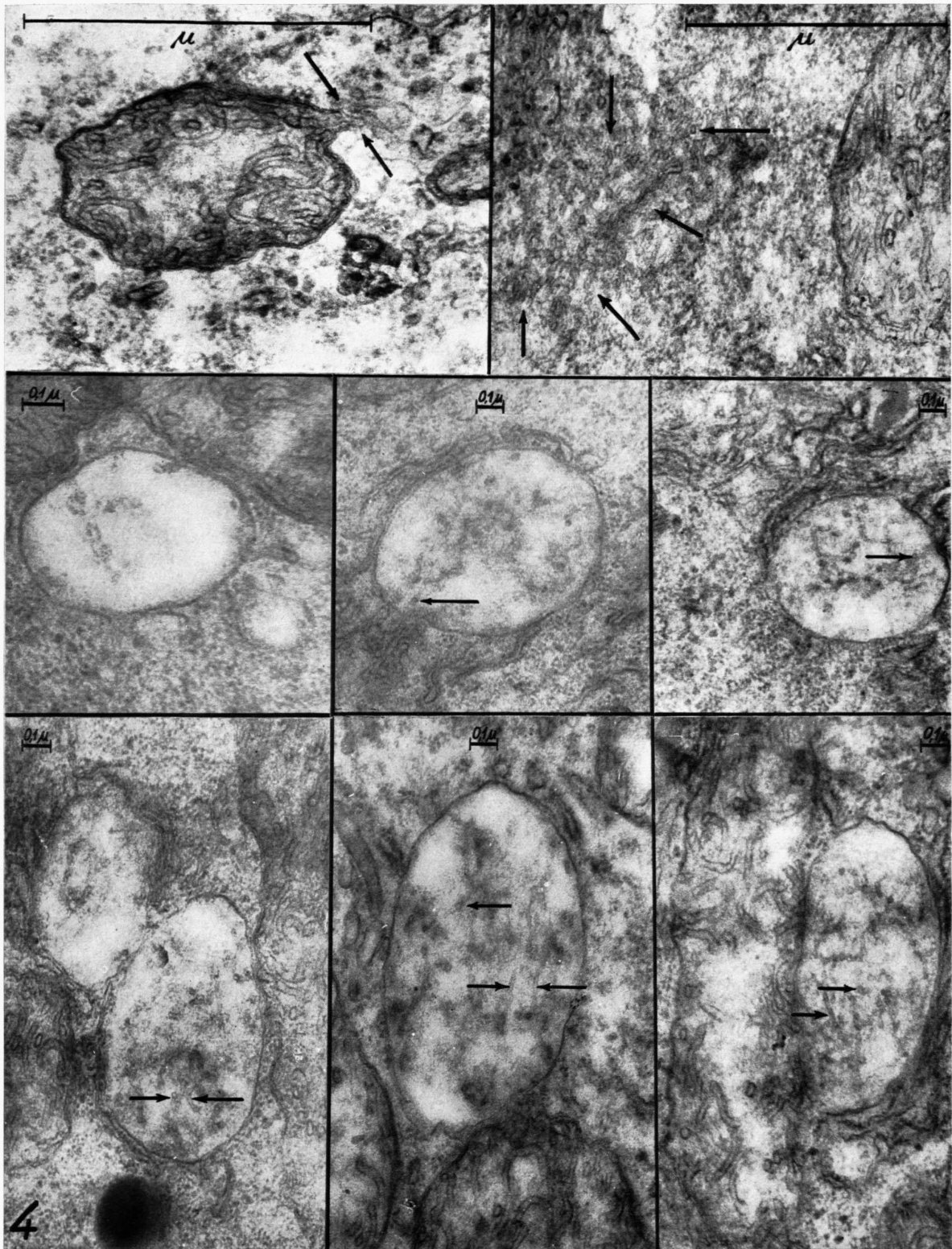


Abb. 2. Entstehung. Dünnschnitte durch das Endoplasma von *Paramecium caudatum*. Oben: Entwicklungsstadien von Mitochondrien. 1—6: cytoplasmatische Bläschen verschiedener Größe; 7—9: Promitochondrien mit Mikrotubuli. 1-proz. OsO<sub>4</sub>-Fixation bei p<sub>H</sub> 7,2, Kontrastierung mit PWS. E. O. 11 300: 1; E. V. 62 000: 1. Unten links: Promitochondrien mit Mikrotubuli. 1-proz. OsO<sub>4</sub>-Fixation bei p<sub>H</sub> 7,2, Kontrastierung mit PWS. E. O. 11 300: 1; E. V. 40 000: 1. Unten Mitte und rechts: Promitochondrien mit Mikrotubuli. 1-proz. OsO<sub>4</sub>-Fixation bei p<sub>H</sub> 7,15. Kontrastierung mit TL. E. O. 11 300: 1; E. V. 55 000: 1.

Abb. 3. Vermehrung. Dünnschnitte durch Mitochondrien in verschiedenen Teilungsstadien. Oben links: 1-proz. OsO<sub>4</sub>-Fixation bei p<sub>H</sub> 7,15. Kontrastierung mit PWS. E. O. 22 500: 1; E. V. 40 000: 1. Oben rechts: 1-proz. OsO<sub>4</sub>-Fixation bei p<sub>H</sub> 7,21 ohne gesonderte Kontrastierung. E. O. 5700: 1; E. V. 32 000: 1. Unten links: 1-proz. OsO<sub>4</sub>-Fixation bei p<sub>H</sub>

7,15. Kontrastierung mit PWS. E. O. 22 500: 1; E. V. 58 500: 1. Unten rechts: 1-proz. OsO<sub>4</sub>-Fixation bei p<sub>H</sub> 7,15, Kontrastierung mit PWS. E. O. 22 500: 1; E. V. 58 000: 1.

Abb. 4. Sekretion und Regeneration. Dünnschnitte durch Mitochondrien von *Paramecium caudatum*. Oben links: Abscheidung von Tubuli mitochondriales in das Cytoplasma. Oben links: 1-proz. OsO<sub>4</sub>-Fixation bei p<sub>H</sub> 7,15. Kontrastierung mit TL. E. O. 11 300: 1; E. V. 57 000: 1. Oben rechts: Tubuläre Strukturen im Cytoplasma. 1-proz. OsO<sub>4</sub>-Fixation bei p<sub>H</sub> 7,15. Kontrastierung mit PWS. E. O. 11 300: 1; E. V. 42 500: 1. Mittlere und untere Reihe: Leere bzw. fast leere Mitochondrien, die in verschiedenem Maße mit der Regeneration der Tubuli durch die Bildung von Mikrotubuli (Hinweisfeile) begonnen haben. Vorwiegend 1-proz. OsO<sub>4</sub>-Fixation bei p<sub>H</sub> 7,18, Kontrastierung mit PWS. E. O. 11 300: 1; E. V. 65 000: 1.

Abb. 1. Ausschnitt aus einer GN-Sarkomzelle. In der Nähe eines ausgelappten Zellkernes (K), von dem man (oben in der Abb.) noch zwei kleine Ausschnitte sieht, liegen Mitochondrien (M) und Promitochondrien (PM). Zwei Mitochondrien (rechts in der Abb.) fehlt ein Teil ihrer Grundsubstanz. Alle Aufnahmen wurden bei einer e.-o. Vergrößerungsstufe von 11 300 : 1 hergestellt. Die Endvergrößerung ist aus dem 1  $\mu$  Strich jeder Abb. zu ersehen.

Abb. 2. Ausschnitte aus GN-Sarkomzellen. Die zwei Mitochondrien (links in der Abb.) besitzen nur noch einen Rest ihrer Grundsubstanz. Ferner erkennt man ein längliches Promitochondrium (rechts unten) und mehrere Zellausläufer von Sarkomzellen, die wechselseitig ineinandergreifen.

Abb. 3. Ausschnitte aus dba-Carcinomzellen. In den Zellen mit dichtem Plasma liegen leere, in den mit weniger dichtem Plasma dagegen volle Mitochondrien. Links in der Abb. erkennt man den Golgiapparat, der aus ringförmig angeordneten Membranpaaren und vielen Cytoplasma-Bläschen besteht.

Abb. 4. Ausschnitte von zwei dba-Carcinomzellen. Unten in der Abb. liegt ein Mitochondrium, das eine reguläre Crista und nur noch einen Rest der Grundsubstanz enthält. In dem kleinen Promitochondrium am rechten Rande der Abb. erkennt man runde Anschnitte der tubulären Innenstrukturen. Außerdem sieht man einen Kernausschnitt (links), ein Stück einer Zellmembran (von links unten nach rechts oben) und viele cytoplasmatische Bläschen (rechts unten).

Abb. 5. Offenes Mitochondrium in der Randzone einer GN-Sarkomzelle. Durch diese Öffnung ist wahrscheinlich die Grundsubstanz aus dem Mitochondrium in das Plasma ausgetreten.

Abb. 6 und 8. Ausschnitte aus dba-Carcinomzellen.

Abb. 7. Ausschnitt aus einer GN-Sarkomzelle. An den bezeichneten Stellen der Abb. 6, 7 und 8 erkennt man deutlich, daß die Cristae mitochondriales aus dem inneren Blatt der Mitochondrien-Hüllen entstanden sind. Die Mitochondrien in

Abb. 8 besitzen nur noch einen Teil ihrer Grundsubstanz.

Abb. 9. Teil eines Mitochondriums aus einer dba-Carcinomzelle. An den beiden bezeichneten Stellen erkennt man verzweigte Cristae. Dieses und auch die in Abb. 6, 7 und 8 dargestellten Mitochondrien besitzen nur noch wenige Cristae, die sich quer durch den ganzen Innenraum erstrecken.

Abb. 10 und 11. Ausschnitte aus dba-Carcinomzellen, in denen Promitochondrien liegen. Die Promitochondrien besitzen schon eine doppelt konturierte Hülle. Die größeren von ihnen enthalten Tubuli, die man bei guten Präparaten (Abb. 11) an den runden Anschnitten erkennen kann. Rechts in der

Abb. 10 liegen kleine Partikel mit doppelter Hüllmembran, die entweder extrem kleine Promitochondrien oder Viren darstellen (vgl. Abb. 3 links oben).

Abb. 12. Ausschnitt aus einer GN-Sarkomzelle. Ein Promitochondrium ist mit Tubuli angefüllt, die bedeutend kleiner sind als die Crista des darüber liegenden Mitochondriums.

Abb. 13. Ausschnitt aus einer dba-Carcinomzelle. Außer drei weitgehend leeren Mitochondrien (bei dem oberen wurde die Öffnung in der Hülle getroffen) erkennt man ein relativ großes, mit tubulärer Grundsubstanz angefülltes Promitochondrium. Die Promitochondrien sind wegen ihrer dichten Füllung sehr kontrastreich.



Man kann an zahlreichen Mitochondrien verfolgen, daß sich die begrenzende Doppelmembran öffnet und Tubuli ins Cytoplasma entläßt (Abb. 4, oben links). Dieser interessante Befund dürfte von Bedeutung für den Funktionsmechanismus der Mitochondrien sein, wenn sich zeigen ließe, daß es sich hier wirklich um eine Art sekretorischer Tätigkeit der Mitochondrien handelt.

Bei der Deutung ist in diesem Fall besondere Vorsicht geboten, da uns ja das Elektronenmikroskop immer nur einzelne Zustandsbilder, nicht aber den kontinuierlichen Ablauf eines Vorganges in der Zelle zu beobachten gestattet. Zudem finden sich des öfteren Mitochondrien, die scheinbar an einer Seite ohne begrenzende Doppelmembran in das Cytoplasma übergehen. Eine Öffnung des Mitochondriums kann an solchen Stellen durch tangentialen Anschnitt des Mitochondriums vorgetäuscht werden. Die begrenzende Doppelmembran ist also zwar vorhanden, kommt aber im Bild nicht zur Darstellung. Es liegt bei der Deutung geöffneter Mitochondrien am nächsten, an eine Schädigung, an ein Ausfließen einzelner Mitochondrien im Sinne eines Präparations-Artefaktes zu denken.

An Hand eines großen Untersuchungsmaterials ließ sich jedoch erhärten, daß man wirklich von einer Abscheidung geformter Sekrete bei den Mitochondrien sprechen kann. Die Richtigkeit dieser Auffassung wird durch folgende Befunde bestätigt:

1. Der Äquivalenzgrad der elektronenoptischen Bilder zum lebenden Zustand kann aus der Erfahrung zahlreicher Reihenversuche mit verschiedenen Fixierern,  $p_H$ -Werten und Kontrastierungen als gut bezeichnet werden.

2. Im Cytoplasma lassen sich auch in der näheren Umgebung von Mitochondrien Strukturen nachweisen, die den Tubuli mitochondriales außerordentlich ähnlich sind (Abb. 4, oben rechts).

3. Eine Sekretion von Tubuli konnte nur selten an Zellen mit geringer Teilungsrate beobachtet werden, sie tritt gehäuft bei Zellen mit hoher Teilungsrate auf, bei denen der Stoffwechsel erhöht ist.

4. Letztlich läßt sich an entleerten Mitochondrien eine Regeneration der Tubuli verfolgen, und zwar bilden sich in diesen entleerten Mitochondrien zunächst wie in den Promitochondrien Mikrotubuli (Abb. 4), die wieder zu normalen Tubuli mitochondriales heranwachsen.

Wir haben hier also eine echte Regeneration einzelner Mitochondrien vor uns.

Ein sekretorischer Funktionsmechanismus der Mitochondrien in Zellen mit hoher Stoffwechselintensität schließt natürlich eine Aufnahme und Abgabe von Stoffen durch die intakte Hüllmembran der Mitochondrien nicht aus, stellt aber den ersten *morphologisch faßbaren* Befund über einen Funktionsmechanismus dieser Zellorganellen dar.

Die Ergebnisse über die Entstehung, die Vermehrung und den Funktionsmechanismus der Mitochondrien lassen sich schematisch wie in Abb. 5 gezeigt zusammenfassen.

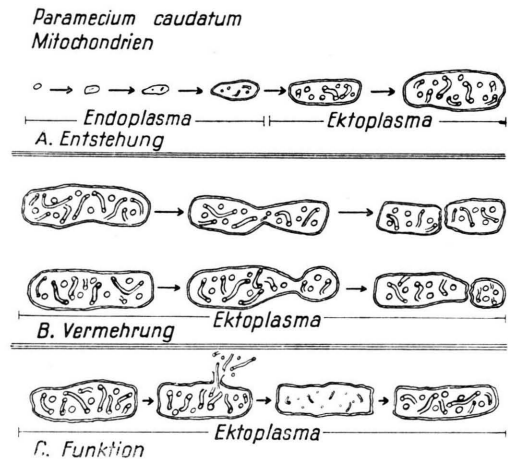


Abb. 5. Schematische Darstellung der Entstehung, der Vermehrung und der Abscheidung geformter Sekrete der Mitochondrien von *Paramecium caudatum*.

Bei der Beschreibung der Struktur der Mitochondrien ist dargelegt worden, daß bei verschiedenen Säuger-Mitochondrien Doppelmembranen und Tubuli gemeinsam vorkommen. Die Existenz von Mitochondrien, die sich ausschließlich aus Doppelmembranen oder Tubuli zusammensetzen und der Nachweis von Mitochondrien, die *beide* Strukturelemente in sich vereinen, macht eine Zuordnung des jeweiligen Bauprinzipis zu verschiedenen Leistungen der Zelle wahrscheinlich. Das Vorkommen tubulärer Strukturen auch in Mitochondrien höherer Tiere läßt erwarten, daß die vorgetragenen Erscheinungen an Mitochondrien nicht auf Protisten beschränkt sind.

Die Untersuchungen wurden durch eine Sachbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht. Frl. CHR. BRODT danke ich wiederum für wertvolle technische Assistenz.