

Glaucocestophyceae: Einzeller mit blaugrünen Endocytobionten als Modelle für die Evolution der Chloroplasten

von Ludwig Kies, Hamburg

Einleitung

Es gibt zwei grundsätzlich verschiedene Typen von Zellen, die phylogenetisch ältere prokaryotische Zelle oder Procyte (realisiert bei Bakterien und Blaualgen) und die phylogenetisch jüngere eukaryotische Zelle oder Eucyte (realisiert bei Protisten, Pflanzen, Pilzen und Tieren). Das Alter der Procyte (und damit des Lebens auf der Erde) wird mit 3,5 Milliarden Jahren, das der Eucyte mit 1,5 Milliarden Jahren angenommen (SCHOPF 1975, KLEINIG und SITTE 1986). Die Eucyte unterscheidet sich von der Procyte durch einen hohen Grad der Kompartimentierung, das heißt, der Aufteilung in zahlreiche membranumschlossene Reaktionsräume und den Besitz von Zellorganellen wie Zellkern, Mitochondrien, Plastiden. Nach der gegen Ende des letzten Jahrhunderts

entwickelten Endosymbiose-Hypothese (SCHIMPER 1883) soll die Eucyte durch Ineinanderschachtelung mehrerer Procyten, also quasi nach dem Baukastenprinzip entstanden sein (MARGULIS 1981).

Als Vorfahren von Cytoplasma und Zellkern der Eucyte werden Archaebakterien-ähnliche Procyten angenommen, die Mitochondrien sollen auf aerobe Bakterien (aus der Verwandtschaft der Athiorhodaceen) zurückgehen. Die Chloroplasten pflanzlicher Zellen werden auf coccale Cyanophyceen-ähnliche Vorfahren zurückgeführt. Die auf dem Wege der Phagocytose von dem hypothetischen Urkaryonten aufgenommenen Procyten etablierten sich als stabile Endocytobionten und entwickelten sich im Verlaufe einer langen Coevolution von Wirtszelle und Endocytobionten zu echten Zellorganellen (MARGULIS 1981, CAVALIER-SMITH 1981, CAVALIER-SMITH and LEE 1985).

Zahlreiche feinstrukturelle, biochemische und genetische Befunde sprechen für die Gültigkeit der Endosymbiose-Hypothese, so daß man mit Fug und Recht heute von der Endosymbiose-Theorie sprechen kann (KLEINIG und SITTE 1986). Diese Theorie hat in erstaunlichem Maße die cytologische, phykologische und evolutionsbiologische Forschung stimuliert, wie das in vergleichbarer Weise die Theorie der Plattentektonik innerhalb der Geologie vermochte. Die Endosymbiose-Theorie hat zu völlig neuen Ansätzen und Denkweisen geführt und wird heute weitgehend akzeptiert (abweichende Anschauungen

vgl. SECKBACH 1987). Inzwischen ist klar geworden, daß die Endosymbiose (präziser Endocytobiose) ein wichtiger Evolutionsmechanismus ist, der insbesondere bei der Entstehung der verschiedenen Algenklassen gewirkt hat (SITTE, 1988).

Aus der Endosymbiose-Theorie ergibt sich die wichtige Schlußfolgerung, daß sich Pilze und Tiere schon vor der Entstehung von Chloroplasten von den übrigen eukaryotischen Organismen abgespalten haben, also primär apoplastidal sind. Diese Anschauung wird durch Assoziationskoeffizienten (S_{AB} -Werte), durch Sequenzierung und Aufstellung von Sequenz-Stammbäumen der 5S oder 16S ribosomalen RNA gestützt (Zusammenfassung WOESE 1983). Die skizzierte Anschauung steht im Gegensatz zur älteren Anschauung (PRINGSHEIM 1963), daß Pilze und Tiere durch Plastidenverlust aus phototrophen Eukaryonten hervorgegangen seien.

„Lebende Fossilien“

Wie für alle phylogenetischen Theorien ist auch für die Endosymbionten-Theorie das Auffinden von „missing links“, „lebenden Fossilien“ oder Zwischenformen von großer Bedeutung. Als sehr primitiver Eukaryont wird die Amöbe *Pelomyxa palustris* angesehen, da sie weder Dictyosomen noch pulsierende Vakuolen, Geißeln und was hier besonders interessiert, auch keine Mitochondrien besitzt. Deren Funktion soll teilweise von endocytobiotisch lebenden Bakterien

wahrgenommen werden (WHATLEY 1976). In letzter Zeit sind weitere mitochondriumlose Amöben (*Archamoeba*) entdeckt worden, die als primitive Eukaryonten gedeutet werden (CAVALIER-SMITH 1988).

Von besonderer Bedeutung für die phylogenetische Ableitung der Chloroplasten ist eine kleine Gruppe blaugrüner eukaryotischer Algen, die in der Klasse der *Glaucocystophyceae* SCHAFFNER 1922 (synonym *Glaucophyceae*, BOHLIN 1901) zusammengefaßt werden (KIES and KREMER 1986a). Die folgenden Ausführungen sind ausschließlich dieser interessanten Algenklasse gewidmet.

Morphologie und Feinstruktur der *Glaucocystophyceae*

Diese Algenklasse umfaßt nur acht gute Gattungen, die zweigeißeligen Flagellaten *Cyanophora* und *Peliaina*, die capsalen Algen *Chalarodora*, *Cyanoptyche*, *Glaucosphaera* und *Gloeochaete* (Abb. 1 b) sowie die coccalen Algen *Glaucocystis* (Abb. 1 a) und *Glaucocystopsis*. Die Klasse umfaßt nur ca. 13 gute Arten, einige Gattungen sind monotypisch (KIES and KREMER 1986a). Die Ergebnisse lichtmikroskopischer Untersuchungen dieser zunächst als Kuriositäten angesehenen Algen haben PASCHER (1929) und GEITLER (1959) zusammengestellt. Die Ergebnisse elektronenmikroskopischer, biochemischer und genetischer Untersuchungen sind von TRENCH (1982), KIES (1984), KIES und KREMER (1986b), und REISSER (1986) zusammengefaßt worden.

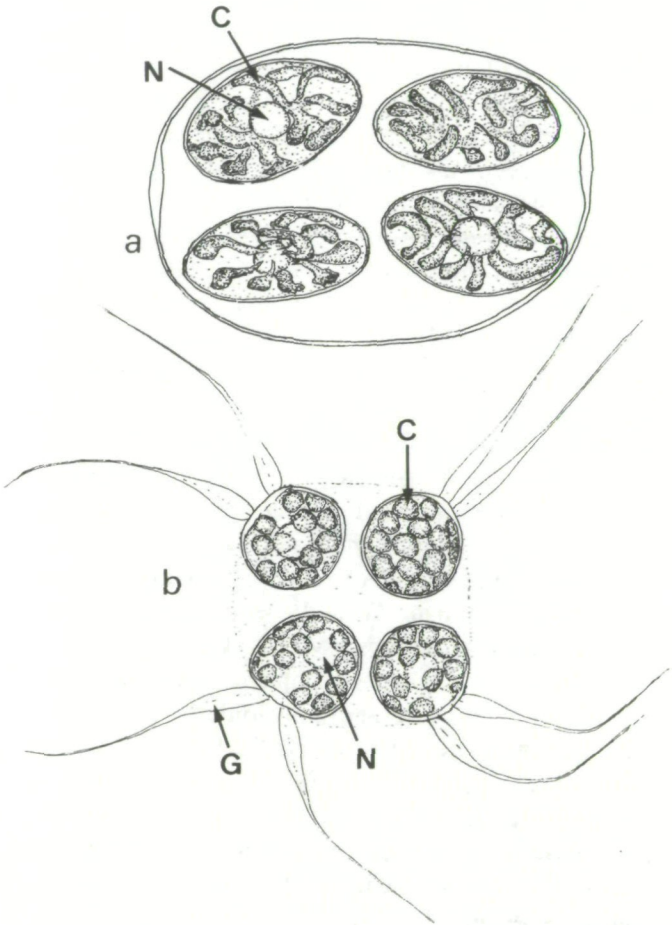


Abb. 1: a: *Glaucozystis nostochinearum*, – b: *Gloeochaete wittrockiana*. – C: Cyanellen, – G: Gallertgeißeln, – N: Zellkern.

Glaucozystophyceen sind durchwegs Süßwasseralggen, die selten bis sehr selten in krautreichen Gräben, Tümpeln und im Litoral der Seen vorkommen. Allen gemeinsam ist der Besitz blaugrüner Endocytobionten, Cyanellen genannt, die sowohl Eigenschaften von Cyanophyceen als von Chloroplasten aufweisen. Sowohl die nackten als die mit einer Zellwand versehenen Vertreter besitzen eine besonders gestaltete Pellicula, die, ähnlich wie bei den Dinoflagellaten, aus einer Lage flacher Vesikel (Lakunen) besteht, welchen Mikrotubuli unterlagert sind. Flagellaten und Zoosporen der capsalen Vertreter (nur *Glaucosphaera* besitzt keinen Geißelapparat) sind dorsiventral gebaut und besitzen zwei heterodynamische, mit nicht-tubulären Mastigonemata versehene Geißeln. Die Geißelwurzeln, nach heutiger Sicht ein für die systematische Einordnung der Algen wichtiges Merkmal (MELKONIAN 1983), sind kreuzförmig angeordnet. Einige Wurzeln sind mehrschichtig (multilayered structures, MLS). Derartige MLS-Strukturen wurden bei Charophyceae (im weiteren Sinne) und bei den Spermatozoiden von Archegoniaten nachgewiesen (MOESTRUP 1982). Das Hauptreserveprodukt der Glaucozystophyceen ist Stärke, die in Form von Stärkegranula frei im Cytoplasma des Wirtes abgelagert wird. Die Mitochondrien der Glaucozystophyceen haben abgeflachte Cristae, die Mitosespindel ist offen, die Cytokinese läuft ohne Beteiligung eines Phycoplasten oder Phragmoplasten ab, indem sich die Zellen

median durchschnüren. Die hier aufgeführten Merkmale sind in dieser Kombination bei keiner anderen Algenklasse zu finden und rechtfertigen die Errichtung einer eigenen Klasse; Glaucocystophyceae und Abteilung Glaucocystophyta (KIES and KREMER 1986a).

Cytologie der Cyanellen

Die Cyanellen werden jeweils von einem Wirtsvesikel umschlossen. Pro Wirtzelle sind artspezifisch zwei bis viele kugelförmige oder kurz stäbchenförmige, zwischen 3 und 20 μm große Cyanellen vorhanden. Sie sind grundsätzlich wie coccale Cyanophyceen gebaut, die Assimilationspigmente tragenden Thylakoide sind einzeln und konzentrisch im peripheren Teil der Cyanellen angeordnet. Als Assimilationspigmente wurden nachgewiesen: Chlorophyll a, β -Carotin, Zeaxanthin, β -Cryptoxanthin und die Phycobiline C-Phycocyanin und Allophycocyanin (CHAPMAN 1966, SCHMIDT et al. 1979). Die Phycobiline sind in interthylakoidalen Phycobilisomen organisiert. Im zentralen Teil der Cyanelle ist die Cyanellen-DNA lokalisiert sowie ein großer, meist polyedrischer Körper, ein Carboxysom (MANGENEY and GIBBS 1987), das heißt, dieser Körper besteht ebenso wie die polyedrischen Körper der Cyanophyceen und einiger Bakterien aus dem Enzym Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase, das den Einbau des CO_2 in Ribulose-1,5-bisphosphat katalysiert. Während Polyphosphat-Granula (P-Speicher)

in Cyanellen vorhanden sind, fehlen ihnen die für freilebende Cyanophyceen typischen Polyglucan-Körperchen (C-Speicher) und Cyanophycin-Granula (N-Speicher). Dies hängt vielleicht mit der endocytobiotischen Lebensweise der Cyanellen zusammen.

Ein Merkmal, das Cyanellen mit Cyanophyceen gemeinsam haben und das sie von Chloroplasten scharf unterscheidet, ist der Besitz einer Lysozymbiosensensitiven Zellwand (SCHENK 1970). Die Cyanellenwand ist identisch mit der innersten Wandschicht gramnegativer Bakterien und Cyanophyceen. Sie besteht aus Peptidoglycan (AITKEN and STANIER 1979, SCOTT et al. 1984).

In ihrer Cytologie stehen die Cyanellen insgesamt den Cyanophyceen (oder Cyanobakterien, wie sie heute oft genannt werden), ihren vermutlichen Vorfahren, noch sehr nahe, während sie in ihrer Stoffwechsellistung, wie noch darzulegen ist, eher mit Chloroplasten übereinstimmen.

Biochemie der Glaucocystophyceae

Schon PASCHER (1929) und GEITLER (1959) berichten, daß sich weder Cyanellen außerhalb des Wirtes kultivieren noch cyanellenfreie Wirtszellen herstellen lassen (nur bei *Peliaina* wurden von PASCHER spontan auftretende, farblose Flagellaten beobachtet). Glaucocystophyceen sind obligate Symbiosen. Die meisten stoffwechselphysiologischen und biochemischen Untersuchungen, die das bestätigen,

wurden mit *Cyanophora paradoxa* durchgeführt, sie ergeben folgendes Bild: *Cyanophora* ist ein strikt photoautotropher Organismus. Das CO_2 wird im Licht über Ribulose-1,5-bisphosphat eingebaut. Cyanellen besitzen also wie die Chloroplasten den reduktiven Pentosephosphat-Zyklus. Die entstandenen Assimilate werden überwiegend in Form von Glucose an den Wirt abgeführt, wo sie zu Maltose oder Stärke weiterverarbeitet werden (KREMER et al. 1979).

Bei der assimilatorischen Nitratreduktion arbeiten Wirt und Cyanelle in derselben Weise zusammen wie Cytoplasma und Chloroplasten grüner Pflanzen. Das vom Wirt aus dem Medium aufgenommene Nitrat wird in der Wirtszelle durch eine NADH-abhängige Nitratreduktase zu Nitrit reduziert. Dieses gelangt in die Cyanellen, wo es durch eine Ferredoxin-abhängige Nitritreduktase zu Ammonium reduziert wird. Die Aktivität der Glutaminsynthetase ist in der Wirtszelle höher als in den Cyanellen. Hieraus kann geschlossen werden, daß Ammonium nur zu einem geringen Teil in den Cyanellen, zum größeren Teil jedoch in der Wirtszelle zu Glutamat weiterverarbeitet wird. Man muß also einen Export von Ammonium aus den Cyanellen in die Wirtszelle annehmen (FLOENER et al. 1982). Dies ist wahrscheinlich der Grund für das Fehlen von Cyanophycin-Granula (N-Speicher) in den Cyanellen.

Im Gegensatz zu vielen freilebenden oder symbion-

tischen Cyanophyceen sind Cyanellen nicht in der Lage, N_2 der Luft zu fixieren (BOTHE und FLOENER 1978).

Wie bei mehreren Cyanophyceen nachgewiesen (LAWRIE et al. 1976), haben auch Cyanellen von Cyanophora einen unterbrochenen Tricarbonsäure-Zyklus (TCC). Es fehlen ihnen die Enzyme alpha-Ketoglutarat-Dehydrogenase und Succinat-Dehydrogenase. Der unterbrochene TCC dient im wesentlichen der Bereitstellung von Kohlenstoffskeletten für die Aminosäure-Synthese. Das Vorhandensein von Isocitrat-Lyase in Cyanellen spricht dafür, daß diese den Glyoxalat-Shunt verwenden (ROSTAMIRABET 1980). Aufgrund einer defekten Atmungskette können Cyanellen nicht atmen. Es fehlt ihnen z.B. die Cytochrom-Oxidase (FLOENER und BOTHE 1982).

Genetik der Cyanellen

Von entscheidender Bedeutung für die Beurteilung der Beziehungen zwischen den Symbiosepartnern sind Aussagen über den Grad der genetischen Autonomie der Cyanellen. Bisher liegen ausschließlich Daten über *Cyanophora paradoxa* vor. Als erste wiesen HERDMAN und STANIER (1977) nach, daß Cyanellen ungefähr 10 % der genetischen Information freilebender Cyanophyceen, das heißt, etwa soviel wie Chloroplasten besitzen und damit nur eine beschränkte genetische Autonomie haben. Das Cyanellengenom liegt bei dem am häufigsten unter-

suchten PRINGSHEIM-Stamm in Form eines DNA-Zirkels von 100 Kilobasenpaaren (kbp) in circa 60 Kopien vor. Inzwischen ist eine detaillierte Genkarte der Cyanellen-DNA zweier *Cyanophora*-Stämme erarbeitet worden (LÖFFELHARDT et al. 1983, BREITENEDER et al. 1988). Die cyDNA des PRINGSHEIM-Stammes besteht aus zwei 17,5 und 88,5 kbp großen, einfach kopierenden Abschnitten, die durch zwei invertiert angeordnete identische Abschnitte (inverted repeats) von 10 kbp getrennt sind. Die cyDNA codiert für die 16S und 23S ribosomale RNA der Cyanellen, mehrere Transfer-RNAs, mehrere ribosomale Proteine, für die beiden Untereinheiten der Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase, einige zum Photosystem I, zum Cytochrom b_6/f -Komplex und zum Photosystem II gehörende Thylakoidproteine, für mehrere Untereinheiten der thylakoidalen ATP-Synthase sowie die alpha- und beta-Untereinheiten des C-Phycocyanins und Allophycocyanins. Insgesamt hat die cyDNA eine etwas höhere Codierungskapazität als die Plastiden-DNA grüner Pflanzen, bei denen z.B. die kleine Untereinheit der Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase vom Kerngenom und nur die größere Untereinheit vom Plastiden-Genom codiert wird.

Ungefähr 90 % aller wasserlöslicher Cyanellen-Proteine werden vom Zellkern codiert (BAYER und SCHENK 1986), im Cytoplasma der Wirtszelle synthetisiert und sekundär in die Cyanellen eingeschleust. Diese Tatsache kann als ein Indiz für ein

hohes phyletisches Alter der Gattung *Cyanophora* und vielleicht aller Glaucocystophyceen gewertet werden. Man kann annehmen, daß im Verlaufe einer langen Coevolution immer mehr Gene des Endocytobionten in den Kern der Wirtzelle transferiert worden sind, so daß die Cyanellen – besäßen sie nicht die für Eubakterien und Cyanophyceen typische Peptidoglycanwand – als Chloroplasten bezeichnet werden könnten (JAYNES and VERNON 1982).

Sind Cyanellen reale Vorläufer der Chloroplasten?

Cyanellen besitzen – wie dargelegt wurde – sowohl Eigenschaften der Cyanophyceen (Peptidoglycanwand, Phycobiliproteide, unterbrochener Tricarbonsäure-Zyklus) als auch der Chloroplasten (beschränkte genetische Autonomie, Import der meisten Cyanellenproteine aus dem Wirtscytoplasma, Kooperation zwischen Endocytobiont und Wirt bei der assimilatorischen Nitratreduktion). Sie können somit typologisch als ein Zwischenstadium der Evolution im Sinne der Endosymbiose-Theorie angesehen werden. Es bleibt jedoch die Frage offen, ob Cyanellen wirkliche Vorläufer von Chloroplasten sind, das heißt, ob sie tatsächlich Glieder einer genetischen Linie von Cyanophyceen-ähnlichen Organismen zu echten Chloroplasten sind. Weiterhin ist zu fragen, ob die Glaucocystophyceen tatsächlich noch lebende Urformen eukaryotischer Algen mit echten Chloroplasten sind, also „lebende Fossilien“ darstellen. Die gestellten Fragen können zur Zeit noch nicht schlüssig

beantwortet werden. Nach Sequenzanalysen der cytosolischen 5S rRNA (HORI et al. 1985 a, b) soll der Wirtsorganismus von *Cyanophora paradoxa* dem Flagellaten *Euglena* nahestehen. Auch im Bau des Geißelapparates zeigen Euglenophyceen und Glaucocystophyceen einige Ähnlichkeiten (MOESTRUP 1982). Euglenophyceen und Glaucocystophyceen sind nach den Sequenzanalysen der 5S rRNA jünger als die Rhodophyceen. Glaucocystophyceen und Rhodophyceen dürften demnach nicht auf dasselbe Endocytobiose-Ereignis zurückzuführen sein, wie das CAVALIER-SMITH (1988) annimmt. Wahrscheinlich entstammen die Glaucocystophyceae einem späteren Endocytobiose-Ereignis als die ältesten eukaryotischen phototrophen Algen, die Rhodophyceen.

Die Peptidoglycanwand der Cyanellen wird allgemein als ein auf die freilebenden Ähnen zurückgehendes Relikt angesehen. Dabei wird stillschweigend angenommen, daß im Verlaufe der weiteren Evolution diese Wand verschwinden wird, so daß schließlich aus Cyanellen echte Chloroplasten entstanden sein werden. Wie jedoch unsere Untersuchungen an verschiedenen Glaucocystophyceen zeigten (KIES 1989) können sich Cyanellen nicht mehr teilen, wenn die Vernetzung des Peptidoglucans durch β -Lactam-Antibiotica wie Penicillin gehemmt wird (vgl. den Nachweis Penicillin-bindender Proteine in Cyanellen durch BERENGUER et al. 1987). Die Peptidoglycanwand ist also keinesfalls ein nutzloses

Relikt, sondern unentbehrlich für die Cyanellen-
teilung, die in der gleichen Weise, nämlich durch
zentripetales Einwachsen einer Querwand in Zell-
mitte abläuft, wie bei coccalen Cyanophyceen. Im
Gegensatz zu den Vorfahren der Algen mit echten
Plastiden, deren Endocytobionten sich unter Verlust
der Peptidoglycanwand zu Chloroplasten entwickel-
ten, konnten die Cyanellen der Glaucocystophyceen
ihre Peptidoglycanwand nicht entbehren. Nach
Meinung des Autors stehen die Glaucocystophyceen
nicht in einer genetischen Linie mit den plastiden-
führenden Algen, sondern stellen einen weiteren
Versuch der Evolution von Chloroplasten dar, einen
Versuch, der weitgehend erfolglos blieb. Glaucocystophyceen, bei denen übrigens sexuelle Fortpflanzung generell unbekannt ist, haben weder eine große Artenvielfalt auf dem Niveau monadaler, capsaler und coccaler Algen entwickelt, noch wie Chlorophyta, Phaeophyta und Rhodophyta höhere Organisationsformen ausgebildet.

Für die freundliche Überlassung der Abb. 1 danke ich Frau Prof. Dr. Elsa Kusel.

Literatur

- AITKEN, A. & STANIER, R.Y. (1979): Characterization of peptidoglycan from the cyanelles of *Cyanophora paradoxa*. – J. Gen. Microbiol. 112: 219-223.
- BAYER, M.G. & SCHENK, H.E.A. (1986): Biosynthesis of proteins in *Cyanophora paradoxa*. I. Protein import into the endocyanelle analyzed by micro two dimensional gel electrophoresis. – Endocyt. C. Res. 3: 197-202.

- BERENGUER, J., ROJO, F., de PEDRO, M.A., PFANZAGL, B. & LÖFFELHARDT, W. (1987): Penillin-binding proteins in the cyanelles of *Cyanophora paradoxa*, an eukaryotic photoautotroph sensitive to β -lactam antibiotics. – FEBS Letters 224: 401-405.
- BOTHE, H. und FLOENER, L. (1978): Physiological characterization of *Cyanophora paradoxa*, a flagellate containing cyanelles in endosymbiosis. – Z. Naturforsch. 33c: 981-987.
- BREITENEDER, H., SEISER, C., LÖFFELHARDT, W., MICHALOWSKI, C. & BOHNERT, H. (1988): Physical map and protein gene map of cyanelle DNA from the second known isolate of *Cyanophora paradoxa* (Kies-strain). – Curr. Genet. 13: 199-206.
- CAVALIER-SMITH, T. (1981): The origin and early evolution of the eukaryotic cell. In: CARLILE M.J., J.F. COLLINS & MOSLEY; B.E.B. (eds.) Molecular and cellular aspects of microbial evolution. – 32nd Sympos. Soc. Gen. Microbiol., Cambridge Univ. Press.
- CAVALIER-SMITH, T. (1988): Eucaryote cell evolution. – XIV. Intern. Bot. Congress Berlin, 1987. Book of Abstracts p. 6.
- CAVALIER-SMITH, T. & LEE, J.J. (1985): Protozoa as hosts for endosymbiosis and the conversion of symbionts into organelles. – J. Protozool. 32: 376-379.
- CHAPMAN, D.J. (1966): Pigments of the symbiotic algae (cyanomes) of *Cyanophora paradoxa* and *Glaucocystis nostochinearum* and two Rhodophyceae, *Porphyridium aeruginosum* and *Asterocystis ramosa*. – Arch. Mikrobiol. 55: 17-25.
- FLOENER, L. & BOTHE, H. (1982): Metabolic activities in *Cyanophora paradoxa* and its cyanelles. II. Photosynthesis and respiration. – Planta 156: 78-83.
- FLOENER, L., DANNENBERG, G. & BOTHE, H. (1982): Metabolic activities in *Cyanophora paradoxa* and its cyanelles. I. The enzymes of assimilatory nitrate reduction. – Planta 156: 70-77.
- GEITLER, L. (1959): Syncyanosen. In: RUHLAND, W. Hand-

- buch der Pflanzenphysiologie 11: 530-545. Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- HERDMAN, M. & STANIER, R.Y. (1977): The cyanelle: chloroplast or endosymbiotic procaryote? – FEMS Microbiol. Lett. 1: 7-12.
- HORI, H., LIM, B.-L. & KAWAI, H. (1985a): Phylogenetic structure of red, brown and green plants and origin of chloroplasts as deduced from 5S rRNA sequences. – Second Intern. Phycol. Congr. 1985, Book of Abstracts p. 70.
- HORI, H., LIM, B.-L. & OSAWA, S. (1985b): Evolution of green plants as deduced from 5S rRNA sequences. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA 82: 820-823.
- JAYNES, J.M. & VERNON, L.P. (1982): The cyanelle of *Cyanophora paradoxa*: almost a cyanobacterial chloroplast. – Trends in Biochemical Sciences (TIBS) 7: 22-24.
- KIES, L. (1984): Einzeller mit blaugrünen Endosymbionten (Cyanellen) als Objekte der Symbioseforschung und Modellorganismen für die Evolution der Chloroplasten. – Biol. Rdsch. 22: 145-157.
- KIES, L. (1989): The effect of penicillin on the morphology and ultrastructure of *Cyanophora*, *Gloeochaete* and *Glaucocystis* (Glaucocystophyceae) and their cyanelles. – Endocytobiosis & Cell Research 5: 361-372.
- KIES, L. & KREMER, B.P. (1986a): Typification of the Glaucocystophyta. – Taxon 35: 128-133.
- KIES, L. & KREMER, B.P. (1986b): Cyanellen-Endocytobionten oder Zellorganellen? – Biologie in unserer Zeit 16: 106-112.
- KREMER, B.P., KIES, L. & ROSTAMI-RABET, M. (1979): Photosynthetic performance of cyanelles in the endocyanomes *Cyanophora*, *Glaucosphaera*, *Gloeochaete* and *Glaucocystis*. – Z. Pflanzenphysiol. 92: 303-317.
- KLEINIG, H. & SITTE, P. (1986): Zellbiologie. Ein Lehrbuch. – G. Fischer-Verlag Stuttgart. 2. Auflage.
- LAWRIE, A.C., CODD, G.A. & STEWART, W.D.P. (1976): The incorporation of nitrogen into products of recent photo-

- synthesis in *Anabaena cylindrica* Lemm. – Arch. Microbiol. 107: 15-24.
- LÖFFELHARDT, W., MUCKE, H., CROUSE, E.J. & BOHNERT, H. (1983): Comparison of the cyanelle DNA from two different strains of *Cyanophora paradoxa*. – Curr. Genet. 7: 139-144.
- MANGENEY, E. & GIBBS, S. (1987): Immunocytochemical localization of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in the cyanelles of *Cyanophora paradoxa* and *Glaucozystis nostochinearum*. – Europ. J. Cell Biol. 43: 65-70.
- MARGULIS, L. (1981): Symbiosis in Cell Evolution. – Freeman, San Francisco.
- MELKONIAN, M. (1983): Functional and phylogenetic aspects of the basal apparatus in algal cells. – J. Submicrosc. Cytol. 15: 121-125.
- MOESTRUP, O. (1982): Flagellar structure in algae: a review, with new observations particularly on the Chrysophyceae, Phaeophyceae (Fucophyceae), Euglenophyceae, and in Reckertia. – Phycologia 21: 427-528.
- PASCHER, A. (1929): Studien über Symbiosen. I. Über einige Endosymbiosen von Blaualgen in Einzellern. – Jahrb. Wiss. Bot. 71: 386-462.
- PRINGSHEIM, E.G. (1963): Farblose Algen. Ein Beitrag zur Evolutionsforschung. – G. Fischer Verlag Jena.
- REISSER, W. (1986): Endosymbiotic associations of freshwater protozoa and algae. – Progr. Protistol. 1: 195-214.
- ROSTAMI-RABET, A. (1980): Untersuchungen zur Enzymausstattung der blaugrünen Endosymbionten (Cyanellen) von *Cyanophora paradoxa* Korsch. – Dissert. Univ. Hamburg.
- SCHENK, H.E.A. (1970): Nachweis einer lysozymempfindlichen Stützmembran der Endocyanellen von *Cyanophora paradoxa* Korschikoff. – Z. Naturforsch. 25b: 640+656.
- SCHIMPER, A.F.W. (1883): Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörner. – Bot. Ztg. 41: 105-112, 121-131, 137-146, 153-162.

- SCHOPF, J.W. (1975): Das Zeitalter des mikrokopischen Lebens. – *Endeavour* 34: 51-58.
- SCHMIDT, B., KIES, L. & WEBER, A. (1979): Die Pigmente von *Cyanophora paradoxa*, *Gloeochaete wittrockiana* und *Glaucocystis nostochinearum*. – *Arch. Protistenk.* 122: 164-170.
- SCOTT, O.T., CASTENHOLZ, R.W. & BONNETT, H.T. (1984): Evidence for a peptidoglycan envelope in the cyanelles of *Glaucocystis nostochinearum* ITZIGSOHN. – *Arch. Microbiol.* 139: 130-138.
- SECKBACH, J. (1987): Evolution of eukaryotic cells via bridge algae. The Cyanidia connection. – *Ann. New York Acad. Sci.* 503: 424-437.
- SITTE, P. (1988): Zellevolution und Algensystematik. – Tagungsband Botanikertagung in Gießen, p. 1-2 (Abstract).
- TRENCH, R.T. (1982): Physiology, biochemistry, and ultrastructure of cyanellae. – *Progr. Phycol. Res.* 1: 257-288.
- WHATLEY, J.M. (1976): Bacteria and nuclei in *Pelomyxa palustris*: Comments on the theory of serial endosymbiosis. – *New Phytol.* 76: 111-120.
- WOESE, C.R. (1983): Archaeobakterien, Zeugen aus der Urzeit des Lebens. – *Spektrum der Wissenschaft, Evolution*, 123-136. 2. Auflage.

Anschrift des Verfassers:

Univers.-Prof. Dr. Ludwig Kies
Institut für Allgemeine Botanik
Ohnhorststraße 18
D-2000 Hamburg 52
Bundesrepublik Deutschland

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 1989

Band/Volume: [127-128](#)

Autor(en)/Author(s): Kies Ludwig

Artikel/Article: [Glaucocystophyceae: Einzeller mit blaugrünen Endocytobionten als Modelle für die Evolution der Chloroplasten. 199-216](#)