

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

*Wissenschaftlicher Film C 802/1959*

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen

(Direktor: Prof. Dr. K. G. GRELL)

**Fortpflanzung der Foraminiferen**

Von

Prof. Dr. K. G. GRELL

Mit 3 Abbildungen

GÖTTINGEN 1960

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen

(Direktor: Prof. Dr. K. G. GRELL)

## Fortpflanzung der Foraminiferen

Von Prof. Dr. K. G. GRELL

Der Film behandelt die Fortpflanzung der Foraminiferen an zwei Beispielen. Bei den Arten der Gattung *Rotaliella* führt die geschlechtliche Fortpflanzung zur Autogamie, während sie bei *Patellina corrugata* mit der Vereinigung verschiedengeschlechtlicher Gamonten beginnt. Es werden die einzelnen Phasen der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzung in Zeitrafferaufnahmen vorgeführt.

### I. Allgemeine Vorbemerkungen

Bei den meisten Foraminiferen besteht die Entwicklung in dem regelmäßigen Wechsel zweier Generationen, welche sich verschieden fortpflanzen (Generationswechsel). Die sich geschlechtlich fortpflanzende Generation wird als Gamont bezeichnet. Sie erzeugt die Geschlechtszellen oder Gameten, welche paarweise kopulieren und auf diese Weise die Verschmelzungszellen oder Zygoten bilden. Die Zygoten entwickeln sich zu den sich ungeschlechtlich fortpflanzenden Individuen oder Agamonten. Dabei finden zwei Kernteilungsperioden statt, die durch eine längerdauernde Wachstumsphase voneinander getrennt sind. Bei vielen Arten besteht die erste Kernteilungsperiode nur aus zwei Teilungsschritten, so daß die heranwachsenden Agamonten vierkernig sind. Haben diese eine bestimmte Größe (Grenzgröße) erreicht, so beginnen ihre Kerne mit der Chromosomenreduktion oder Meiose. Diese wird in zwei Kernteilungsschritten vollzogen und führt daher zu einer Vervierfachung der Kernzahl. Um jeden Kern wird dann ein bestimmter Plasmabereich abgegrenzt. Auf diese Weise entstehen die Gamonten, welche die leere Schale des Agamonten verlassen und nach einer gewissen Zeit mit der geschlechtlichen Fortpflanzung beginnen.

Daß die Meiose „intermedär“ ist, d. h. am Ende der ungeschlechtlichen Fortpflanzung erfolgt, wurde im Jahre 1950 von dem französischen Protozoologen J. Le CALVEZ bei *Patellina corrugata* erstmalig festgestellt. Das gleiche wurde inzwischen auch bei zahlreichen anderen

Arten nachgewiesen. Man kann daher den Generationswechsel der Foraminiferen als heterophasisch bezeichnen: Der Agamont ist diploid, der Gamont haploid. Die Foraminiferen sind die einzigen tierischen Organismen, welche einen derartigen, mit einem Kernphasenwechsel verbundenen Generationswechsel besitzen.

Die morphologischen Unterschiede zwischen beiden Generationen können sehr verschiedener Art sein. Bei Foraminiferen, welche freischwimmende Gameten erzeugen, besitzt der Agamont („mikrosphärische“ Generation) eine kleinere Anfangskammer als der Gamont („makrosphärische“ Generation). In anderen Fällen können auch noch auffälligere Strukturunterschiede hinzukommen. Vielfach ist aber nur ein — oft nur statistisch erfaßbarer — Größenunterschied festzustellen. Bei manchen Arten sind beide Generationen äußerlich völlig gleich. Eine cytologische Untersuchung zeigt aber mit großer Regelmäßigkeit, daß der Gamont immer nur einen Kern, der Agamont dagegen mehrere Kerne besitzt.

Aus der Fülle verschiedener Möglichkeiten führt der Film zwei Entwicklungsgänge vor, die an Hand der Abb. 1 und 2 etwas ausführlicher besprochen seien.

Bei der kleinen Rotaliide *Rotaliella roscoffensis* (Abb. 1) sind die Kammern des Gamonten (1) etwas kleiner als die des Agamonten (7). Der Kern des Gamonten liegt in der Anfangskammer. Zu Beginn der geschlechtlichen Fortpflanzung werden die Zwischenwände, welche die einzelnen Kammern voneinander trennen, aufgelöst, so daß sich die weiteren Vorgänge in einem einheitlichen Gehäuse abspielen. Nach einer Reihe von Kernteilungen entstehen die Gametenkerne (2), von denen sich jeder mit einer kleinen Plasmamenge umgibt. Die auf diese Weise gebildeten Gameten kopulieren dann paarweise innerhalb der Schale des gleichen Gamonten (3). Es findet also eine Selbstbefruchtung oder Autogamie statt. Die Zygoten, welche wie die Gameten amöboid sind, führen nun zwei Kernteilungen durch (4, 5), so daß die jungen Agamonten vierkernig sind. Bevor diese die Schale des Gamonten verlassen, findet eine Differenzierung unter den Kernen statt. Drei Kerne bleiben kondensiert, während einer sich auflockert und einen Nucleolus ausbildet. Der sich auflockernde Kern rückt später aus der Anfangskammer heraus (6). Es bestehen Anhaltspunkte dafür, daß er während der Wachstumsphase den Stoffwechsel der Zelle steuert. Da er schließlich zugrunde geht, kann man ihn als somatischen Kern bezeichnen. Die drei kondensiert bleibenden Kerne wandern erst später aus der Anfangskammer heraus und vollziehen die Meiose (7, 8, 9). Da sie im Gegensatz zum somatischen Kern ihr Fortpflanzungsvermögen beibehalten, werden sie generative Kerne genannt. Wir finden also bei *Rotaliella roscoffensis* — wie übrigens auch bei anderen „heterokaryotischen“ Foraminiferen — einen ganz ähnlichen Kerndualismus, wie er uns auch von den Ciliaten mit ihrem somatischen Makronucleus und generativen Mikronucleus geläufig ist. Während die Zwischenwände der Kammern bei den Gamonten aufgelöst werden, bleiben sie bei den Agamonten erhalten.

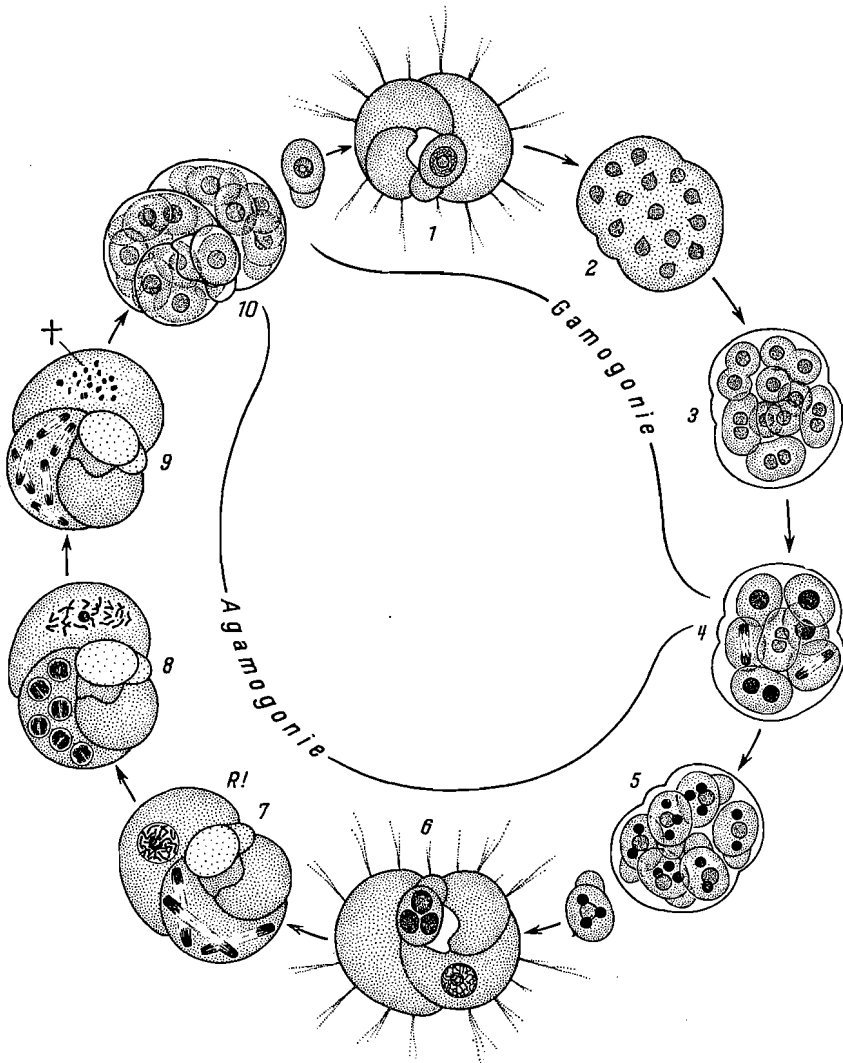


Abb. 1. *Rotaliella roscoffensis*. Schema des Entwicklungsganges  
(nach GRELL [2])

- 1: erwachsener Gamont; 2: Ausbildung der Gametenkerne; 3: autogame Kopulation; 4: Zygoten und erste metagame Teilung; 5: junge (teils drei-, teils vierkernige) Agamonten beim Ausschlüpfen; 6: erwachsener Agamont (generative Kerne meiotisch angeschwollen); 7: Anaphase der ersten meiotischen Teilung; 8: Metaphase; 9: Anaphase der zweiten meiotischen Teilung (Zerstreung und Pyknose der Chromosomen des somatischen Kerns); 10: Agameten (junge Gamonten) beim Ausschlüpfen.

Damit hängt es offenbar zusammen, daß der Plasmakörper (Protoplast) des Agamonten von *Rotaliella roscoffensis* zunächst die Schale verläßt (10), bevor er in die Gamonten aufgeteilt wird. An den leeren Schalen kann man beide Generationen von *Rotaliella roscoffensis* leicht voneinander unterscheiden.

Bei *Patellina corrugata* (Abb. 2) verläuft die Entwicklung in ganz anderer Weise. Die Gamonten (1) sind hier meistens wesentlich kleiner als die Agamonten (9). Die geschlechtliche Fortpflanzung beginnt bei dieser Art damit, daß sich mehrere Gamonten zu einem Aggregat zusammenschließen. An einem solchen Aggregat können sich 2 bis 14 Gamonten beteiligen; in den meisten Fällen werden jedoch Dreieraggregate gebildet, so wie es im Schema (2) dargestellt ist. Obwohl sich die Gamonten äußerlich nicht voneinander zu unterscheiden brauchen, sind sie geschlechtlich differenziert. Man kann daher von + - und - - Gamonten sprechen. An einem Aggregat sind immer beide Geschlechter beteiligt, wenn auch in wechselnden Zahlenverhältnissen. Bei einem Dreieraggregat sind natürlich immer zwei Gamonten vom gleichen Geschlecht. Sobald sich die Gamonten zu einem Aggregat zusammengeschlossen haben, scheiden sie ein feines organisches Häutchen ab, welches sie untereinander und mit der Unterlage verbindet. Der hierdurch überdachte Raum ist daher hermetisch gegen das umgebende Seewasser abgedichtet. Nach einer Reihe von Kernteilungen schlüpfen die Plasmakörper (Protoplasten) der Gamonten aus ihren Schalen heraus und runden sich ab (3). Die weiteren Vorgänge finden dann in dem von den leeren Schalen überdachten Raum statt. Sie beginnen damit, daß jeder Protoplast in eine seiner Kernzahl entsprechende Anzahl von Teilstücken zerfällt. Unmittelbar im Anschluß an diese multiple Teilung teilt sich jedes Teilstück seinerseits in zwei Gameten (4). Diese sind tropfenförmig (5) und verschmelzen dann paarweise miteinander zu den Zygoten (6). Da immer nur ein + - Gamet mit einem - - Gameten kopuliert, kommt es häufig vor, daß Gameten übrigbleiben, die vom gleichen Geschlecht sind. Diese „Restgameten“ werden später von den Zygoten phagocytiert. Nur ihre Kerne werden nicht in die Zygoten aufgenommen, sondern bleiben als pyknotische Körper außerhalb der Zellen liegen (7). Auch bei *Patellina corrugata* vollführen die Zygoten zwei Kernteilungen, so daß zuerst zweikernige, dann vierkernige Zellen gebildet werden (8). Dabei kommt es aber nicht zur Ausbildung eines Kerndualismus. Alle Kerne bleiben vielmehr untereinander gleich („homokaryotische“ Foraminiferen).

Die weitere Entwicklung kann nun verschiedene Wege einschlagen. Bei dem im Schema dargestellten Fall, den man vielleicht als den „Normaltypus“ der Entwicklung bezeichnen kann, weil er mit den Verhältnissen bei anderen Arten am meisten übereinstimmt, umgibt sich jeder der vierkernigen jungen Agamonten mit einer eigenen Schale. Es schlüpfen also nur vierkernige Agamonten aus. Dabei bleiben die leeren Schalen der Gamonten zurück. Sobald die Agamonten eine bestimmte Größe erreicht haben (9), findet die Meiose statt (10, 11), an der

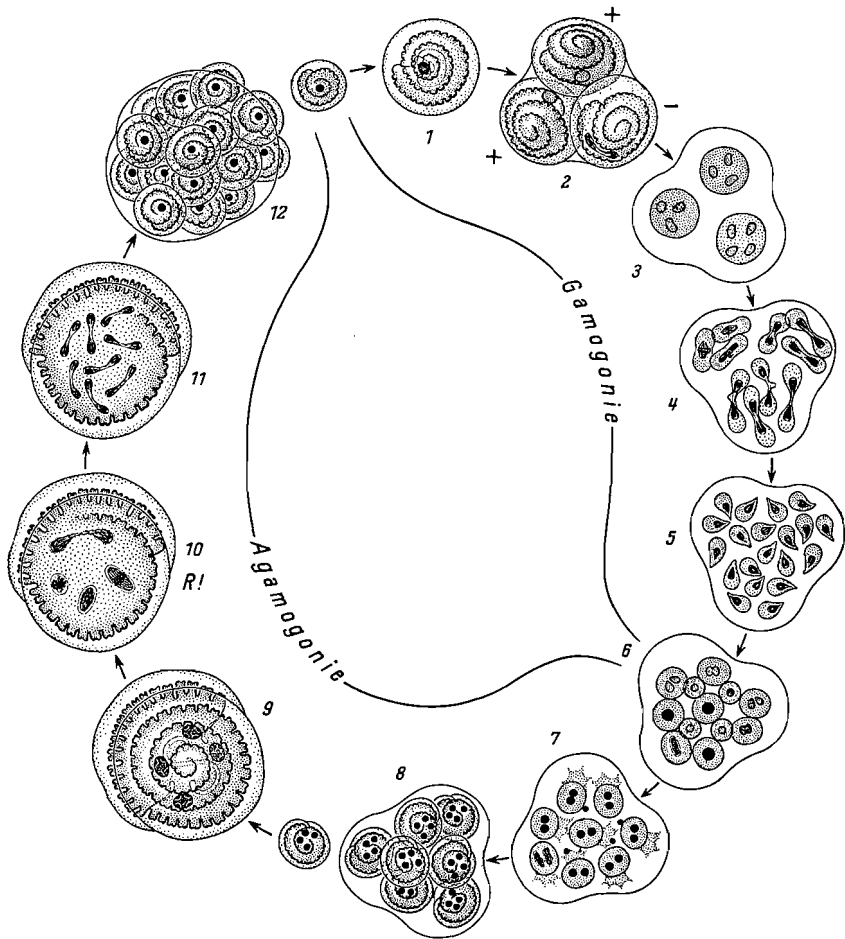


Abb. 2. *Patellina corrugata* WILLIAMSON. Schema des Entwicklungs-  
ganges (Normaltypus) (nach GRELL [3]).

1: Gamont; 2: Aggregat aus drei Gamonten (zwei vom +, einer vom — Geschlecht); 3: Plasma-  
körper der Gamonten auf dem Boden des von der leeren Schale überdachten Raumes;  
4: letzte Gamogoniemitose und Gametenbildung; 5: Gameten (zwölf vom +, acht vom —  
Geschlecht); 6: acht Zygoten und vier Restgameten (vom + Geschlecht); 7: zweikernige  
Agamonten (nach der ersten metagamen Mitose); 8: junge (vierkernige) Agamonten; 9: er-  
wachsener (vierkerniger) Agamont; 10: Meiose I; 11: Meiose II; 12: Ausbildung der Gamonten.  
Die Gamonten und Gameten des + Geschlechts sind etwas dichter punktiert dergestalt  
als die des — Geschlechts.

sich bei *Patellina corrugata* alle Kerne beteiligen. Aus einem vier-  
kernigen Agamonten gehen daher 16 Gamonten hervor (12).

Merkwürdigerweise stellt der „Normaltypus“ aber nur einen Ausnahme-  
fall der Entwicklung dar. In der Regel ist die Entwicklung in sehr eigen-

artiger Weise abgewandelt (Abb. 3). Dabei verschmelzen zunächst alle vierkernigen Zellen (a) miteinander zu einem „Plasmodium“ (eigentlich Syncytium), in dem die Kerne regellos verteilt liegen (b). Dieses Plasmodium teilt sich daraufhin in eine Reihe von Teilplasmodien auf, die eine ganz unterschiedliche Kernzahl aufweisen (c, e). Die Physiologie dieser Vorgänge ist völlig rätselhaft. Ist die Anzahl dieser Teilplasmodien größer als die der leeren Gamontenschalen, welche sie überdachen, so bildet jedes Teilplasmodium eine eigene Schale aus (d). Ist ihre Zahl kleiner oder ebenso groß wie die der Gamonten, aus denen sie hervorgingen, so schlüpfen sie in die leeren Gamontenschalen zurück, ohne eine eigene Schale auszubilden (f). In diesem Falle liegen also die Plasmakörper der Agamonten in den Schalen der Gamonten. Derartige Agamonten wachsen dann genau so normal weiter wie diejenigen, welche eine eigene Schale abgeschieden haben.

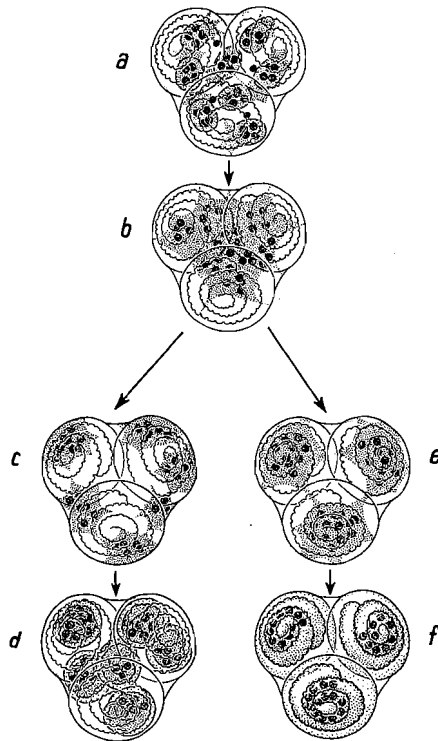


Abb. 3. *Patellina corrugata* WILLIAMSON. Schema der Abwandlungen des Entwicklungsganges (nach GRELL [4]).

a: Dreieraggregat mit Vierkernstadien; b: Verschmelzung der Vierkernstadien zu einem Plasmodium; c: Die Teilplasmodien bilden unterhalb der leeren Gamontenschalen eigene Schalen aus (d); e: Die Teilplasmodien schlüpfen in die Schalen der Gamonten; f: In diesem Schema sind die Schalen der Gamonten, welche das Dreieraggregat gebildet haben, eingezeichnet worden, während in Abb. 2 (3—8) nur der Umriss des Dreieraggregats angegeben wurde.

## II. Erläuterungen zum Film<sup>1)</sup>

In einer Übersichtsaufnahme werden zunächst verschiedene Entwicklungsstadien von *Rotaliella heterocaryotica* gezeigt, der ersten Foraminifere, welche in Reinkultur gezüchtet werden konnte. Dann folgt eine Trickzeichnung, an Hand derer der allgemeine Verlauf des Generationswechsels durch den Tonkommentar erklärt wird. Alle folgenden Aufnahmen sind mehr oder weniger stark gerafft. Die Bewegungen der zur Fütterung benutzten Diatomeen erscheinen daher sehr lebhaft.

Bei den meisten Foraminiferen ist die Entwicklung mit einem Generationswechsel verbunden, bei welchem eine geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung miteinander abwechseln. Die sich geschlechtlich fortpflanzenden Individuen heißen Gamonten; sie erzeugen die Gameten, welche paarweise zu den Zygoten verschmelzen. Damit ist die geschlechtliche Fortpflanzung abgeschlossen. Die Zygoten wachsen zu den Agamonten heran, deren Kerne die Meiose durchführen. Die Ausbildung der Gamonten beschließt die ungeschlechtliche Fortpflanzung.

### *Geschlechtliche Fortpflanzung bei den Rotaliella-Arten*

*Zeitraffung ca. 1 : 1400*

Die für die Arten der Gattung *Rotaliella* charakteristische Entwicklungsweise wird am Beispiel von *Rotaliella roscoffensis* gezeigt. Zu Beginn der geschlechtlichen Fortpflanzung werden die Zwischenwände der Kammern aufgelöst und das Zytoplasma des Gamonten zieht sich innerhalb der Schale zusammen. Nach Abschluß der Kernteilungen teilt sich das Zytoplasma in die Gameten auf, die paarweise zu den Zygoten verschmelzen. In diesen finden dann zwei Kernteilungen statt.

Infolge der starken Raffung sind Einzelheiten dieser Vorgänge nicht erkennbar.

Bei den Gamonten von *Rotaliella roscoffensis* zieht sich das Zytoplasma innerhalb der Schale zusammen und teilt sich in die Gameten auf. Diese sind von verschiedenem Geschlecht und verschmelzen paarweise miteinander zu den Zygoten. Da hierbei die Gameten des gleichen Gamonten kopulieren, bezeichnet man diese Art der geschlechtlichen Fortpflanzung als Autogamie.

### *Ausschlüpfen der Agamonten*

*Zeitraffung ca. 1 : 100*

Nachdem sich die Kerne des Agamonten in einen somatischen und drei generative Kerne differenziert haben (von denen gelegentlich einzelne degenerieren), schlüpfen die jungen Agamonten aus. Dabei schleppen sie die leere Schale des Gamonten mit sich herum. Wie man sieht, stellt diese ein einheitliches, nicht durch Zwischenwände unterteiltes Gehäuse dar.

<sup>1)</sup> Die klein gedruckten Teile entsprechen dem gesprochenen Kommentar, die *Kursiv*-Überschriften den Zwischentiteln im Film.



In den Zygoten finden zwei Kernteilungen statt, so daß die jungen Agamonten vierkernig sind. Sie schlüpfen auf der Unterseite der Gamontenschale aus.

Schon zu Beginn der geschlechtlichen Fortpflanzung werden die Zwischenwände der Kammern aufgelöst.

### *Ungeschlechtliche Fortpflanzung* *Ausschlüpfen der Gamonten*

An der Meiose beteiligen sich nur die generativen Kerne. Dabei bleiben die Zwischenwände der Kammern erhalten. Nach der Kernteilungsperiode der Meiose schlüpft das Zytoplasma an der Unterseite der Schale heraus und teilt sich außerhalb der Schale (extrathalam) in die Gamonten auf. Aus einem Agamonten mit drei generativen Kernen gehen 12 Gamonten hervor.

Wenn die Agamonten eine bestimmte Größe erreicht haben, setzt die Meiose ein, die zu einer abermaligen Kernvermehrung führt. Das Zytoplasma des Agamonten schlüpft aus und teilt sich in die Gamonten auf, die eigene Schalen ausbilden.

Bei *Rotaliella roscoffensis* unterscheiden sich die leeren Schalen der Agamonten von denen der Gamonten dadurch, daß die Zwischenwände der Kammern erhalten bleiben.

### *Geschlechtliche Fortpflanzung bei Patellina corrugata* *Zeitraffung ca. 1:1400*

Bei *Patellina corrugata* beginnt die geschlechtliche Fortpflanzung mit der Aggregatbildung. Entsprechend den in der allgemeinen Übersicht gegebenen Schemata (Abb. 2 und 3) wird die Entwicklung an einem Dreieraggregat gezeigt. Es handelt sich nicht um den „Normaltypus“ (Abb. 2), sondern um die Abwandlung der Entwicklung, welche in Abb. 3a, b, e, f dargestellt ist.

Die erste Einstellung zeigt diese Vorgänge bei starker Zeitraffung. Man erkennt das Ausschlüpfen der Plasmakörper, die Bildung der Gameten, Kopulation, Zygoten und Restgameten, Plasmodiumbildung, Aufteilung des Plasmodiums in drei Teilplasmodien und deren Zurückschlüpfen in die leeren Gamontenschalen.

Die geschlechtliche Fortpflanzung von *Patellina corrugata* beginnt mit der Vereinigung mehrerer Gamonten. In den meisten Fällen legen sich drei Individuen zusammen. Obwohl sie sich äußerlich nicht voneinander unterscheiden, sind sie geschlechtlich differenziert. In einem Aggregat von drei Gamonten sind also immer zwei Individuen vom gleichen Geschlecht. Nach dem Ausschlüpfen der Plasmakörper werden die Gameten gebildet, die miteinander kopulieren.

Wenn sich die Kerne der Zygoten zweimal geteilt haben, verschmelzen häufig alle Zellen miteinander zu einem Plasmodium.

Dieses gliedert sich seinerseits in eine Anzahl von Teilplasmodien auf, die miteinander in lebhaftem Plasmaaustausch stehen.

Die endgültig gebildeten Teilplasmodien kriechen dann in die leeren Schalen der Gamonten zurück. Die Plasmakörper der neu entstandenen

Agamonten befinden sich daher in den Schalen der Gamonten, aus denen sie hervorgegangen sind. Bei *Patellina corrugata* lassen sich die jungen Agamonten nur dadurch von den Gamonten unterscheiden, daß sie mehrere Kerne besitzen.

Bei anderen Foraminiferen können sich die Schalen beider Generationen auch durch ihre Größe und Form oder durch den Umfang der Anfangskammer unterscheiden.

### *Einzelne Phasen der geschlechtlichen Fortpflanzung*

*Zeitraffung zwischen 1 : 100 u. 1 : 1400*

Die folgende Einstellung, welche ein anderes Dreieraggregat als das zuerst gezeigte wiedergibt, läßt 14 Gameten erkennen. Von diesen sind 8 vom einen, 6 vom anderen Geschlecht. Es finden daher sechs Kopulationen statt. Während die drei ersten ziemlich schnell und synchron verlaufen, erfolgen die drei letzten nacheinander. Auf diese wird besonders hingewiesen (Pfeil!).

Während die geschlechtliche Fortpflanzung in der vorigen Aufnahme in ununterbrochenem Ablauf zu sehen war, sollen jetzt die einzelnen Phasen dieses Vorgangs näher erläutert werden. In jedem Gamonten finden einige Kernteilungen statt. Dann schlüpfen die Plasmakörper aus, runden sich ab und zerfallen in eine ihrer Kernzahl entsprechende Anzahl von Teilstücken, aus denen je zwei Gameten hervorgehen.

Die mit der Gametenbildung verbundenen Kernteilungen zeigt das fixierte und gefärbte Präparat.

Die Gameten sind tropfenförmig und kriechen in dem von den leeren Schalen überdachten Raum umher.

Nach einiger Zeit kopulieren die verschieden-geschlechtlichen Gameten miteinander.

In dem hier dargestellten Falle werden sechs Zygoten gebildet, während zwei gleichgeschlechtliche Gameten als sogenannte Restgameten übrigbleiben. Das Präparat zeigt die Kernverschmelzung in den Zygoten.

Nach zweimaliger Kernteilung nehmen die Zellen die Restgameten in sich auf. Nur die Kerne der Restgameten bleiben außerhalb der vierkernigen Zellen liegen.

Unmittelbar nach der Resorption der Restgameten verschmelzen alle Vierkernstadien zu einem Plasmodium, welches sich in dem hier dargestellten Fall in drei Teilplasmodien aufgliedert.

Nach länger dauerndem Plasmaaustausch schlüpfen die Teilplasmodien in die leeren Schalen der Gamonten zurück. Jeder der neu entstandenen Agamonten enthält eine große Anzahl von Kernen, die bei der lebhaften Plasmaströmung hin- und hertransportiert werden.

Nach einiger Zeit lockert sich der Zusammenhalt des Aggregates, und die einzelnen Individuen kriechen auseinander.

### *Ausschlüpfen der Agamonten*

*Zeitraffung ca 1 : 1400*

Häufig bilden die Teilplasmodien auch eigene Schalen aus, wobei die leeren Schalen der Gamonten zurückbleiben. Bei dem hier dargestellten Falle handelt es sich um ein Zweieraggregat, aus dem fünf junge Agamonten hervorgehen.

## *Einzelne Phasen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung*

In der Regel wächst der Agamont stärker heran als der Gamont. Wenn er eine bestimmte Größe erreicht hat, führen seine Kerne die Meiose durch, die in zwei Teilungsschritten besteht.

## *Ausschlüpfen der Gamonten*

*Zeitraffung ca. 1 : 1400*

Das Präparat zeigt die Kerne in meiotischer Metaphase.

Nach Abschluß der Meiose teilt sich der Plasmakörper des Agamonten in zahlreiche Gamonten auf, welche die Schale des Agamonten verlassen.

Jeder Gamont besitzt nur einen Kern. Mit der Ausbildung der Gamonten ist der Entwicklungszyklus abgeschlossen.

## **Literatur**

- [1] GRELL, K. G., Der Generationswechsel der polythalamen Foraminifere *Rotaliella heterocaryotica*. Arch. Protistenk. **100** (1954), S. 268.
- [2] GRELL, K. G., Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen. I. *Rotaliella roscoffensis*. Arch. Protistenk. **102** (1957), S. 147.
- [3] GRELL, K. G., Studien zum Differenzierungsproblem an Foraminiferen. Naturwiss. **45** (1958), S. 25.
- [4] GRELL, K. G., Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen. IV. *Patellina corrugata*. Arch. Protistenk. **104** (1959), S. 211. (hier weitere Literatur).
- [5] GRELL, K. G., Morphologie der Foraminiferen. Wiss. Film C 801. Inst. Wiss. Film, Göttingen 1959.
- [6] GRELL, K. G., Nachweis der sexuellen Differenzierung bei *Patellina corrugata* durch Teilbildanalyse eines Films. Z. f. Naturforschung (im Druck).