

ENCYCLOPAEDIA CINEMATOGRAFICA

Editor: G. WOLF

E 258/1959

Patellina corrugata (Foraminifera) Fortpflanzung

Mit 3 Abbildungen

GÖTTINGEN 1967

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Der Film ist ein Forschungsdokument und wurde zur Auswertung in Forschung und Hochschulunterricht veröffentlicht. Länge der Kopie (16-mm-Stummfilm, schwarzweiß): 120 m
Vorfühdauer: 11 min — Vorführgeschwindigkeit: 24 B/s

Inhalt des Films

Der Film zeigt in starker Zeitraffung den vollständigen Ablauf der Gamogonie bei *Patellina corrugata*, Gametenbildung, Kopulation, Bildung der Agamonten unter Verwendung der alten Schalen des Gamonten, ferner das Schlüpfen der Agamonten nach Bildung neuer Schalen und das Schlüpfen der Gamonten.

Die Aufnahme des Films erfolgte im Jahre 1958 durch
das Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen
(Direktor: Prof. Dr.-Ing. G. WOLF)

Sachbearbeitung: Dr. H. KUCZKA

Aufnahme: H. H. HEUNERT

Wissenschaftliche Leitung: Prof. Dr. K.-G. GRELL
Direktor des Zoologischen Instituts der Universität Tübingen

Patellina corrugata (Foraminifera)

Fortpflanzung

K.-G. GRELL, Tübingen

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, den Agamonten. Dabei finden zwei Kernteilungsperioden statt, die durch eine länger dauernde Wachstumsphase voneinander getrennt sind. Bei vielen Arten besteht die erste Kernteilungsperiode nur aus zwei Teilschritten, so daß die heranwachsenden Agamonten vierkernig sind. Haben diese eine bestimmte Größe 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 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. Dieser Vorgang 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 („makro-

sphärische“ Generation). In anderen Fällen können auch noch auffälligere Strukturunterschiede dazukommen. Vielfach ist aber nur ein — oft nur statistisch erfaßbarer — Größenunterschied festzustellen. Bei manchen Arten sind beide Generationen äußerlich völlig gleich. Eine zytologische Untersuchung zeigt aber mit großer Regelmäßigkeit, daß der Gamont immer nur einen Kern, der Agamont dagegen mehrere Kerne besitzt. Aus der Fülle dieser verschiedenen Möglichkeiten zeigt der Film die Entwicklungsvorgänge bei einer Art, die anhand der Abb. 1 ausführlich erläutert werden sollen.

Bei *Patellina corrugata* sind die Gamonten (1) meist 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 von den Gamonten 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 an diese multiple Teilung teilt sich jedes Teilstück seinerseits in zwei Gameten (4). Diese sind tropfenförmig (5) und verschmelzen 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 phagozytiert. Nur ihre Kerne werden nicht in die Zygoten aufgenommen, sondern bleiben als pyknotische Körper außerhalb der Zellen liegen (7). Bei *Patellina corrugata* führen die Zygoten zwei Kernteilungen durch, 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

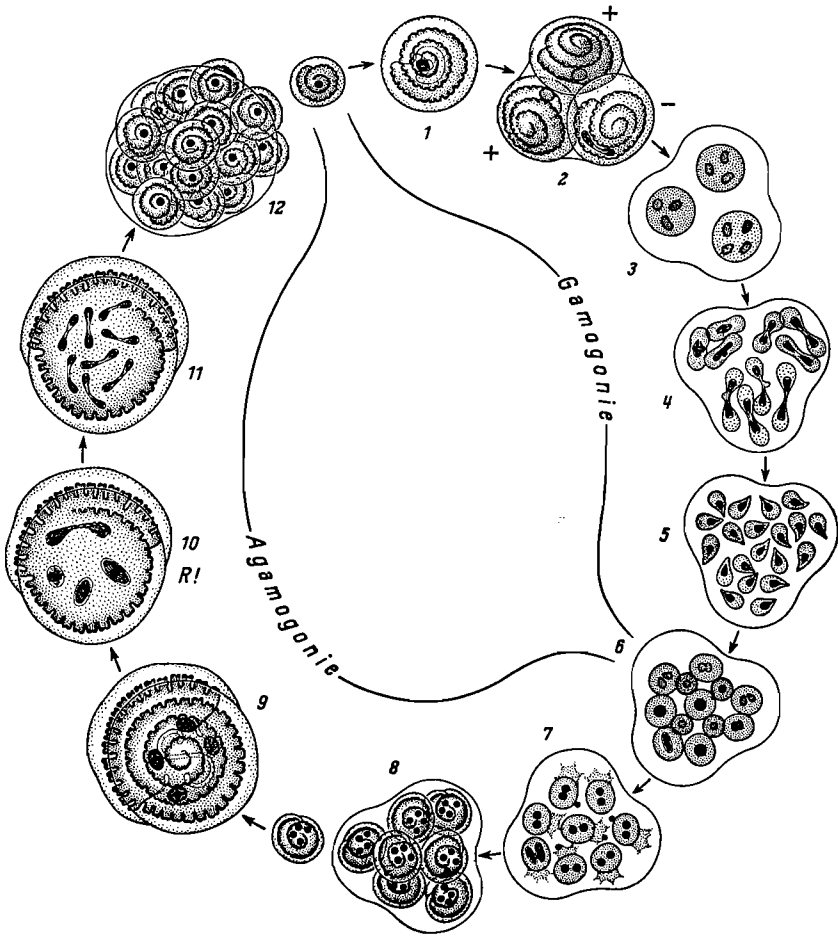


Abb. 1. *Patellina corrugata* WILLIAMSON, Schema des Entwicklungsganges („Normaltypus“); (nach GRELL [1])

1: Gamont; 2: Aggregat aus drei Gamonten (zwei vom +, einer vom - Geschlecht); 3: Plasmakörper der Gamonten auf dem Boden des von den leeren Schalen 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 metagameten Mitose); 8: junge (vierkernige) Agamonten; 9: erwachsene (vierkernige) Agamonten; 10: Meiose I; 11: Meiose II; 12: Ausbildung der Gamonten. Die Gamonten und Gameten des + Geschlechtes sind etwas dichter punktiert dargestellt als die des - Geschlechtes

„Normaltypus“ der Entwicklung bezeichnen kann, weil er mit den Verhältnissen bei anderen Arten am meisten übereinstimmt, umgibt sich jeder der vierkernigen Agamonten mit einer eigenen Schale. Es schlüpfen

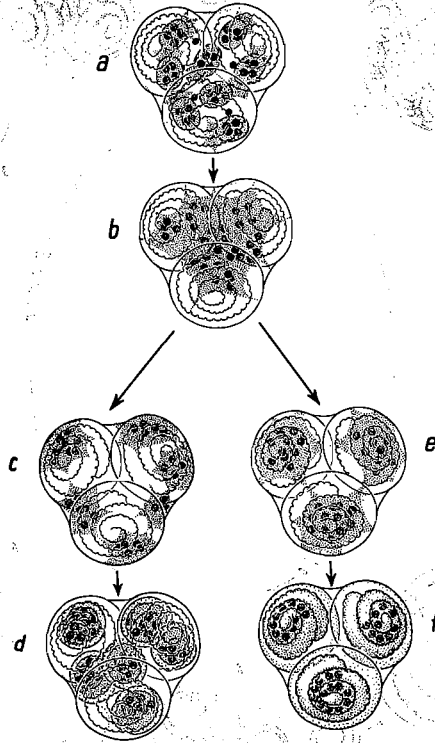


Abb. 2. *Patellina corrugata* WILLIAMSON, Schema der Abwandlung des Entwicklungsganges (nach GRELL [2])

a: Dreieragregat 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 Dreieragregat gebildet haben, eingezeichnet worden, während in Abb. 1 (3–8) nur der Umriss des Dreieragregats angegeben wurde

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

Merkwürdigerweise stellt der „Normaltypus“ aber nur einen Ausnahmefall der Entwicklung dar. In der Regel ist die Entwicklung in sehr eigenartiger Weise abgewandelt (Abb. 2). Dabei verschmelzen zunächst alle vierkernigen Zellen (a) miteinander zu einem „Plasmodium“ (eigentlich Synzytium), 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 genauso normal weiter wie diejenigen, welche eine eigene Schale abgedeckt haben.

Material und Kulturmethode

Die Kulturen stammten alle von einem Agamonten ab, welcher im Frühjahr 1956 aus Algenmaterial isoliert wurde, das in der Nähe des meeresbiologischen Instituts von Rovigno (Jugoslawien) gesammelt worden war. Die Kulturen wurden in großen Petrischalen gehalten. Als Kulturflüssigkeit diente Erdschreiberlösung. Gefüttert wurde eine pennate Diatomee, welche in Reinkultur gezüchtet wurde.

Zur Entstehung des Films

Die Aufnahmen wurden mit Hilfe von Eintauchkappen, die auf die Mikroskop-Objektive geschraubt wurden, direkt in den Kulturschalen durchgeführt. Sie erfolgten am Leitz-Ortholux mit einer Askania-Z-Kamera auf 35-mm-Film (Eastman Plus-X). Die im folgenden Text angegebenen Vergrößerungen beziehen sich auf das Schmalfilmbild.

Erläuterungen zum Film

Gamogonie

vollständiger Ablauf

1 B/Min.¹

Die erste Aufnahme zeigt den Gesamtablauf der Gamogonie bei *Patellina corrugata* in starker Zeitraffung. Entsprechend dem Schema

¹ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

(Abb. 1) wird die Entwicklung an einem Dreieraggregat gezeigt. Die Gamonten sind äußerlich nicht voneinander zu unterscheiden. Trotzdem sind sie geschlechtlich differenziert. In einem derartigen Aggregat von drei Gamonten sind also stets zwei Individuen vom gleichen Geschlecht. Nach dem Ausschlüpfen der Plasmakörper werden die Gameten gebildet. Anschließend erfolgt die Kopulation der Gameten, die zur Bildung der Zygoten führt. Die Vorgänge laufen aufgrund der starken Zeitraffung im Filmbild sehr schnell ab. Es sind 6 Zygoten entstanden und zwei Restgameten (also Gameten von gleichem Geschlecht) übriggeblieben. Nach der Resorption der Restgameten verschmelzen die Zygoten zu einem Plasmodium. Dieses gliedert sich wiederum in drei Teilplasmodien auf, die miteinander in lebhaftem Plasmaaustausch stehen. Die endgültig gebildeten Teilplasmodien kriechen dann in die leeren Schalen der Gamonten zurück. Anschließend lösen sich die so neugebildeten Agamonten voneinander und kriechen davon. — Abbildungsmaßstab 54: 1.¹

Gametenbildung

Kopulation

2 B/Min.

Die Aufnahme zeigt wiederum ein Dreieraggregat, dessen Plasmakörper bereits aus den Schalen geschlüpft sind. Vor dem Ausschlüpfen der Plasmakörper haben in dem Gamonten mehrere Kernteilungen stattgefunden. Die Plasmakörper runden sich ab und zerfallen in eine ihrer Kernzahl entsprechende Anzahl von Teilstücken, aus denen je zwei Gameten hervorgehen. Die Gameten sind tropfenförmig und bewegen sich lebhaft in dem von den leeren Schalen überdachten Raum hin und her. Nach einiger Zeit kopulieren die Gameten miteinander. Eine solche Kopulation ist in der Bildmitte gut zu erkennen. Der Bildausschnitt zeigt nun 4 Zygoten und 2 Restgameten. Deutlich ist die Phagozytose der zwischen den 4 Zygoten liegenden Restgameten zu beobachten. Nur das Plasma der Restgameten wird von den Zygoten aufgenommen, ihr Kern bleibt als pyknotischer Körper zurück. — Abbildungsmaßstab 210 : 1.

Kopulation

8 B/Min.

Die nächste Aufnahme zeigt noch einmal den Vorgang der Kopulation der Gameten bei höherer Aufnahme Frequenz. Man sieht die sich lebhaft bewegenden Gameten, die nun in der Reihenfolge der Zahlen im untenstehenden Schema (Abb. 3) nacheinander kopulieren.

¹ Auf das 16-mm-Filmbild bezogen.

Zunächst verschmelzen die Gameten bei 1 und 2 gleichzeitig, dann in kurz aufeinanderfolgenden Abständen bei 3, 4 und 5. Die letzte und besonders deutliche Kopulation erfolgt bei 6. — Abbildungsmaßstab 24:1.

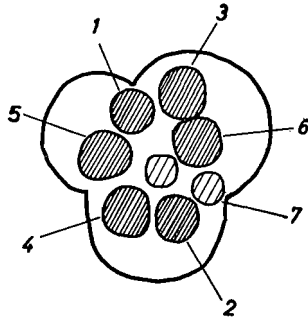


Abb. 3. *Patellina corrugata*, Kopulation der Gameten

Die Zahlen 1 bis 6 geben die Reihenfolge der Gametenverschmelzungen an, die Zahl 7 weist auf die Restgameten

Bildung der Agamonten unter Verwendung der alten Schalen

1 B/Min.

Diese Aufnahme ist eine Fortsetzung der vorhergehenden mit niedrigerer Aufnahme­frequenz. Sie beginnt mit der Resorption der Restgameten und dem sofort darauf folgenden Verschmelzen der Zygoten zu einem Plasmodium. Vor der Resorption der Restgameten haben sich die Kerne der Zygoten zweimal geteilt, so daß jede Zygote vor der Auflösung zu dem Plasmodium vier Kerne aufwies. Das Plasmodium teilt sich anschließend unter lebhaftem Plasmaaustausch in drei Teilplasmodien. In den einzelnen Plasmodien, besonders im unteren, sind zeitweise die Kerne gut zu erkennen. Nach einiger Zeit schlüpfen die Teilplasmodien in die leeren Schalen der Gamonten. — Die Plasmakörper der neugebildeten 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 auch die Schalen beider Generationen durch ihre Größe und Form oder durch den Umfang der Anfangskammer unterscheiden.) — Abbildungsmaßstab 72:1.

Schlüpfen der Agamonten nach Bildung neuer Schalen

1 B/Min.

Häufig bilden die Agamonten auch eigene Schalen aus, wobei die leeren Schalen der Gamonten zurückbleiben. In dem hier dargestellten Falle handelt es sich um ein Zweieraggregat, aus dem fünf junge Agamonten hervorgehen. — Abbildungsmaßstab 72:1.

Schlüpfen der Gamonten

1 B/Min.

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 aus zwei Teilungsschritten besteht. Nach Abschluß der Meiose teilt sich der Plasmakörper des Agamonten in zahlreiche Gamonten auf, welche die Schale des Agamonten verlassen. Die beiden folgenden Aufnahmen zeigen diesen Schlüpfvorgang der Gamonten. Jeder Gamont besitzt nur einen Kern. Mit der Ausbildung der Gamonten ist der Entwicklungszyklus abgeschlossen. — Abbildungsmaßstab 72:1.

Literatur und Filmveröffentlichungen

- [1] GRELL, K.-G.: Studium zum Differenzierungsproblem an Foraminiferen. *Naturwiss.* **45** (1958), 25-32.
 - [2] GRELL, K.-G.: Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen. IV. *Patellina corrugata*. *Arch. Protistenk.* **104** (1959), 211-235. (Hier weitere Literatur.)
 - [3] GRELL, K.-G.: Nachweis der sexuellen Differenzierung bei *Patellina corrugata* durch Teilbildanalyse eines Films. *Z. Naturforsch.* **15b** (1960), 270.
 - [4] ZECH, L.: Zytochemische Messungen an den Zellkernen der Foraminiferen *Patellina corrugata* und *Rotaliella heterocaryotica*. *Arch. Protistenk.* **107** (1964), 295—330.
-
- [5] GRELL, K.-G.: Morphologie der Foraminiferen. Film C 801 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1959.
 - [6] GRELL, K.-G.: Fortpflanzung der Foraminiferen. Film C 802 des Inst. Wiss. Film, Göttingen 1959.