

INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM

Wissenschaftlicher Film C 878/1964

Fortpflanzung der Ciliaten

Begleitveröffentlichung von

Prof. Dr. K. G. GRELL

Mit 1 Abbildung

GÖTTINGEN 1965

Fortpflanzung der Ciliaten

K. G. GRELL, Tübingen

Ähnlich wie die Phytomonadinen¹⁾ zeigen auch die Ciliaten neben einer großen Formenmannigfaltigkeit²⁾ eine Fülle verschiedener Fortpflanzungsweisen. Da die folgende Übersicht hiervon nur eine begrenzte Vorstellung vermitteln kann, sei auf die Lehrbücher der Protozoologie verwiesen ([3], [5]).

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung besteht bei den meisten Arten in einer Querteilung, so daß das eine Tochtertier die vordere, das andere die hintere Körperhälfte des Muttertieres erhält. Je nach dem Differenzierungsgrad der Art sind beide Teilungsprodukte in mehr oder weniger starkem Maße voneinander verschieden. In der Regel geht der Durchschnürung der Mutterzelle die Einschmelzung und Neubildung bestimmter Organelle voraus; doch finden auch nach der Trennung der Tochtertiere noch tiefgreifende Reorganisationsprozesse statt. Die bei den Peritrichen vorkommende Längsteilung hängt offenbar mit der festsitzenden Lebensweise zusammen. Beide Tochtertiere bleiben auf dem Stiel des Muttertieres sitzen. Dadurch wird die für viele Peritrichen charakteristische Koloniebildung ermöglicht.

Bei manchen Ciliaten sind die beiden Teilungsprodukte sehr verschieden. Ein Beispiel liefern die in einem Gehäuse lebenden Folliculinen, von denen *Metafolliculina andrewsi* im Film gezeigt wird (vgl. auch Film E 649).³⁾ Das bei der Teilung abgeschnürte Vordertier wird hier zu einem großen wurmförmigen Schwärmer, welcher das Gehäuse des „Muttertieres“ verläßt und an anderer Stelle ein neues Gehäuse aufbaut. In diesem Falle ist also mit der Entwicklung eine Metamorphose verbunden.

In noch stärkerem Maße gilt dies für die Suktorien, wo der Schwärmer auch viel kleiner als das Muttertier ist, so daß man von einer Knospung sprechen kann. Während das „Muttertier“, welches keine Wimpern, dafür aber Tentakeln besitzt, nach der Knospung auf seinem Stiel

¹⁾ Vgl. Morphologie und Fortpflanzung der Phytomonadinen. K. G. GRELL, Tübingen 1963. Film C 883, Inst. f. d. Wiss. Film, Göttingen.

²⁾ Vgl. Morphologie der Ciliaten I — Holotricha. K. G. GRELL, Tübingen 1963. Film C 881, Inst. f. d. Wiss. Film, Göttingen. Morphologie der Ciliaten II — Spirotricha, Peritricha, Chonotricha, Suctoria. K. G. GRELL, Tübingen 1963. Film C 882, Inst. f. d. Wiss. Film, Göttingen.

³⁾ Herrn Dr. G. UHLIG (Helgoland) danken wir für die Überlassung einer Kultur.

sitzen bleibt, sucht der bewimperte Schwärmer eine geeignete Unterlage auf, auf der er seine Metamorphose durchführen kann. Bei vielen Suktorien erfolgt die Schwärmerbildung endogen, d. h. innerhalb einer „Brutkammer“, die wohl dadurch zustande kommt, daß sich die knospende Region in das Zellinnere einsenkt. Bei anderen Arten findet die Schwärmerbildung exogen statt: die Knospen entstehen als Vorwölbungen der Oberfläche.

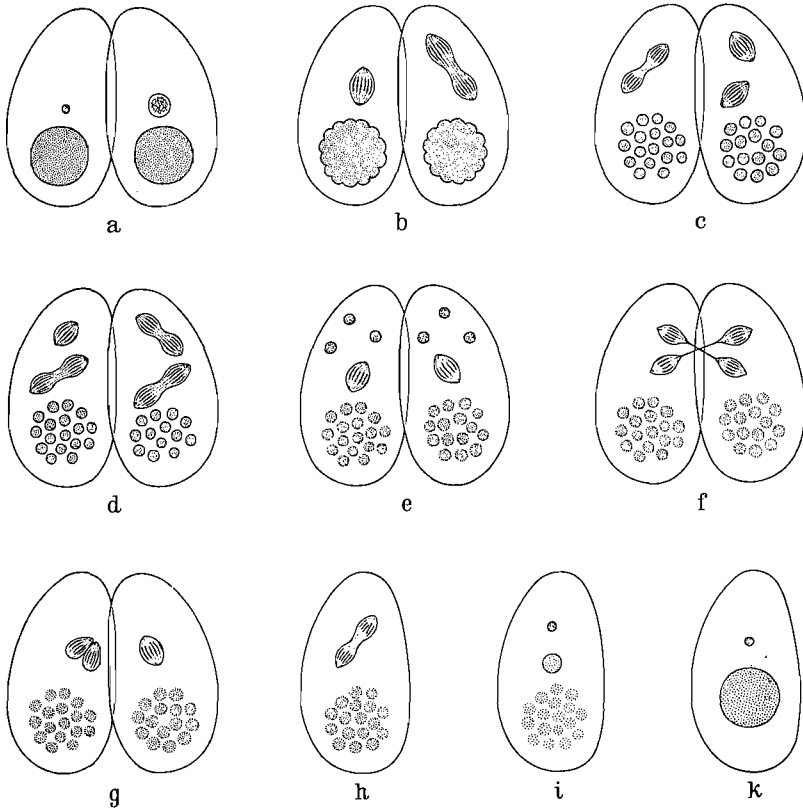
Einige Ciliaten führen regelmäßig eine Vielteilung durch, so z. B. die Arten der Gattung *Colpoda*, bei welchen in einer „Vermehrungscyste“ vier oder acht Tochterzellen entstehen oder das Suktor *Ephelota gemmipara*, welches auf dem Wege einer exogenen Knospung gleichzeitig mehrere Schwärmer ausbildet.

Bei den meisten Ciliaten, welche näher untersucht worden sind, kommt neben der ungeschlechtlichen auch eine geschlechtliche Fortpflanzung vor. Dabei handelt es sich in der Regel um eine Konjugation, d. h. um eine vorübergehende Vereinigung von Zellen, die als Konjuganten oder Gamonten bezeichnet werden können und sich wechselseitig befruchten.

Die bei der Konjugation stattfindenden karyologischen Vorgänge sind in der Abbildung schematisch dargestellt. Beide — für die Ciliaten kennzeichnenden — Kerntypen verhalten sich dabei ganz verschieden. Während der Makronucleus zugrunde geht, indem er in zahlreiche Brocken zerfällt, die im Plasma resorbiert werden, führt der Mikronucleus eine Reihe charakteristischer Teilungen durch. Die erste und zweite Mikronucleus-Teilung (a—d) sind mit der Meiose verbunden, so daß die auf diese Weise gebildeten vier Geschwisterkerne haploid sind. Von diesen werden drei pyknotisch, während sich der übrigbleibende Kern abermals teilt (e). Seine Teilungsprodukte heißen wegen ihres unterschiedlichen Verhaltens Stationär- und Wanderkern. Während der Stationärkern in der Zelle bleibt, in der er gebildet wurde, wechselt der Wanderkern über eine Plasmabrücke in den Partner herüber, wo er mit dessen Stationärkern zum Synkaryon verschmilzt (f, g). Auf diese Weise sind beide Zellen zu Zygoten geworden. Sie trennen sich jetzt voneinander und werden als Exkonjuganten bezeichnet. In jedem Exkonjuganten findet nun die Rekonstruktion des Kernapparates statt. Diese besteht im einfachsten Falle darin, daß sich das Synkaryon einmal teilt. Von den beiden Geschwisterkernen wird der eine zum Mikronucleus, während sich der andere zum Makronucleus differenziert (h—k).

Der Größenunterschied zwischen beiden Kerntypen beruht im wesentlichen darauf, daß der Mikronucleus diploid, der Makronucleus polyploid ist. Die Polyploidisierung findet während der Differenzierung der „Makronucleus-Anlage“ statt. Die Einzelheiten dieses Vorgangs sind aber noch nicht genau bekannt. Bei einigen Ciliaten ließen sich Anzeichen einer endomitotischen Vermehrung der Chromosomen finden.

In der Makronucleus-Anlage von *Stylonychia mytilus* treten vorübergehend Polytänychromosomen auf, die einen typischen Querscheibenbau erkennen lassen und an die Riesenchromosomen der Dipteren erinnern (AMMERMANN, 1964). In vielen Fällen durchläuft die Makronucleus-Anlage im Anschluß an diese „Polyploidisierungsphase“ ein sog. „Interphase-Stadium“, in dem sie nahezu homogen erscheint und nur noch eine schwache FEULGEN-Reaktion gibt.



Schema der Konjugation bei den Ciliaten

(nach K. G. GRELL: Protozoologie, Springer Verlag, Heidelberg 1956)

Es ist in diesem Rahmen nicht möglich, auf die mannigfachen Abwandlungen einzugehen, welche die Kernvorgänge bei der Konjugation der Ciliaten erfahren. Vergleicht man die Konjugation mit den Geschlechtsvorgängen anderer Protozoen, so ist zunächst darauf hinzu-

weisen, daß eine Vereinigung von Gamonten (Gamontogamie) auch bei anderen Gruppen, z. B. bei den Foraminiferen und Gregarinen vorkommt. Das Besondere der Konjugation besteht darin, daß die Gamonten der Ciliaten keine Gameten ausbilden, sondern nur zwei Gametenkerne, die sich verschieden verhalten. Da man diesen Unterschied der Gametenkerne, der in den Bezeichnungen Stationär- und Wanderkern zum Ausdruck kommt, als sexuelle Differenzierung auffassen kann, lassen sich die Ciliaten als zwittrige oder monözische Protozoen interpretieren, bei denen normalerweise keine Selbstbefruchtung stattfindet. Nur bei der Autogamie, welche bei manchen Ciliaten (z. B. *Paramecium aurelia*) neben der Konjugation vorkommt, findet eine Vereinigung des Stationär- und Wanderkerns der gleichen Zelle statt.

Unabhängig von der sexuellen Differenzierung hat sich bei vielen Ciliaten eine Verschiedenheit der Gamonten herausgebildet, die man als Paarungstyp-Differenzierung bezeichnen kann. Dabei handelt es sich um die Erscheinung, daß sich nicht jede Zelle mit jeder beliebigen anderen Zelle paaren kann, sondern nur solche miteinander konjugieren können, die verschiedenen Paarungstypen (mating types) angehören. Bei manchen Ciliaten, z. B. bei *Paramecium aurelia*, wo dieses Phänomen zuerst entdeckt wurde (SONNEBORN, 1937), kommen in jeder Varietät¹⁾ nur zwei Paarungstypen vor. Bei anderen Arten konnten in den meisten Varietäten mehrere Paarungstypen nachgewiesen werden, die in jeder Kombination zur Konjugation führen. Zu diesen Arten gehören auch *Paramecium bursaria*, *Stylonychia mytilus* und *Euplotes vannus*, deren Konjugation im Film gezeigt wird.

Ob alle Ciliaten eine Paarungstyp-Differenzierung haben, ist nicht bewiesen. Bei manchen Arten oder Varietäten kommt — trotz der Paarungstyp-Differenzierung — auch „intraklonal“, d. h. innerhalb der Klone gelegentlich eine Konjugation vor. Diese Erscheinung wird als Selbstung (selfing) bezeichnet und bedarf noch eingehender Untersuchung. Man kann nicht ausschließen, daß es Ciliaten gibt, welche gar keine Paarungstyp-Differenzierung haben, sondern unter geeigneteren Bedingungen jederzeit eine Selbstung durchführen können. Möglicherweise ist *Litonotus duplostriatus* eine solche Art, da hier regelmäßig Selbstung in den Klonen vorkommt (GRELL, unveröffentlicht).

Der Beweis, daß nur Zellen von verschiedenem Paarungstyp miteinander konjugieren, kann durch Markierungsversuche erbracht werden. Bei *Paramecium bursaria*, welches durch Zoochlorellen grün gefärbt ist, läßt sich eine solche Markierung leicht durchführen, indem man den einen Paarungstyp-Klon durch Dunkelkultur oder Röntgenbestrahlung chlorellenfrei macht. Jedes Konjugationspaar besteht dann aus einem grünen und einem farblosen Tier.

¹⁾ Der Begriff „Varietät“ wird hier in anderem Sinne verwendet als es sonst in der Biologie üblich ist (vgl. hierzu SONNEBORN, 1957 [13]).

Vermischt man geeignete Paarungstyp-Klone von *Paramecium* miteinander, so findet eine Agglutinationsreaktion statt, wie sie in ähnlicher Weise auch nach Vereinigung der + und —Gameten von *Chlamydomonas* erfolgt (s. Film C 883). Dabei verkleben die Zellen mit ihren Wimpern, so daß Gruppen von mehreren hundert Individuen entstehen. Diese Gruppen lösen sich dann in die einzelnen Konjugationspaare auf.

Die Agglutinationsreaktion beruht auf der Wechselwirkung von Paarungstyp-Substanzen, die in den Wimpern lokalisiert sind. Enzymversuche sprechen dafür, daß es sich um Eiweißstoffe handelt.

Bei anderen Ciliaten geht der Konjugation ein eigenartiges Paarungsspiel voraus, welches zuerst bei *Stylonychia mytilus* beschrieben wurde (GRELL, 1951).

Die Determination der Paarungstypen kann entweder auf modifikatorischem oder auf genetischem Wege erfolgen.

Bei der modifikatorischen Determination wird aus einem Spektrum möglicher Paarungstypen, welches genetisch festgelegt ist, durch nichtgenetische Faktoren ein bestimmter Paarungstyp zur Manifestation gebracht. Bei den Varietäten von *Paramecium aurelia* umfaßt dieses Spektrum nur zwei (SONNEBORN, 1947, 1957), bei der Varietät 1 von *Tetrahymena pyriformis* dagegen sieben Paarungstypen (NANNEY, CAUGHEY und TEFANKJIAN, 1955).

Wenn die genetische Konstitution den Paarungstyp bestimmt, können die zugrundeliegenden Mechanismen sehr verschieden sein. Bei einer Varietät von *Paramecium bursaria* ließ sich zeigen, daß die vier Paarungstypen durch die Kombination der dominanten und rezessiven Allele zweier nichtgekoppelter Loci (A, a und B, b) zustandekommen (SIEGEL und LARISON 1960; SIEGEL, 1963; SIEGEL und COHEN, 1963). Bei *Euplotes vannus*, wo bisher 5 Paarungstypen nachgewiesen wurden, beruht ihre Determination auf einem System von fünf Allelen, die alle am gleichen Locus liegen (HECKMANN, 1963).

Diese Hinweise mögen genügen, um auf das durch die Entdeckung der Paarungstypen eingeleitete Forschungsgebiet der Ciliatengenetik aufmerksam zu machen (vgl. BEALE, 1954).

Erläuterungen zum Film¹⁾

Ungeschlechtliche Fortpflanzung

Zweiteilung

Frontonia leucas

Bei den meisten Ciliaten besteht die ungeschlechtliche Fortpflanzung in einer einfachen Querteilung.

¹⁾ Wortlaut des im Film gesprochenen Kommentars. Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

Die Zelle schnürt sich in der Mitte durch, so daß das eine Tochterindividuum die vordere, das andere die hintere Körperhälfte erhält.

Stylonychia mytilus

Mit der Teilung sind tiefgreifende Regenerationsvorgänge verbunden. Sie bestehen teils in der Umgestaltung bereits vorhandener Zellteile, welche nach Lage und Größe nicht mehr den Tochterindividuen entsprechen, teils in völliger Neubildung.

Diese Regenerationsvorgänge sind auch nach der Trennung der Tochterindividuen noch nicht abgeschlossen.

Metafolliculina andrewsi

Ausschlüpfen des Schwärmers und Gehäusebau

Bei manchen Ciliaten sind die beiden Teilungsprodukte sehr verschieden. Ein Beispiel hierfür ist *Metafolliculina andrewsi*, die in einem Gehäuse sitzt, aus dem sie ihren Vorderkörper mit den beiden Peristomflügeln herausstreckt.

Das eine Teilungsprodukt ist hier ein großer wurmförmiger Schwärmer, der noch keine Peristomflügel besitzt.

Er verläßt das Gehäuse des Mutterindividuums, um an anderer Stelle ein eigenes Gehäuse aufzubauen. In diesem Falle kann man daher von einer echten Metamorphose sprechen.

Nach der Festheftung zeigt der Schwärmer zunächst eine gedrungene Gestalt und scheidet das eigentliche Wohngehäuse ab. Dann streckt er sich in die Länge und ergänzt das Wohngehäuse durch den sogenannten Hals, wobei er sich spiralförmig um seine Achse dreht. Schließlich wird der Hals noch durch einen Kragen erweitert.

Endogene Schwärmerbildung bei einer Suktorien-Art

Auch bei den Suktorien kommt eine Metamorphose vor. Oft entsteht der Schwärmer endogen in einer Brutkammer, in der er sich lebhaft mit seinen Wimpern umherbewegt.

Hier ein einzelner Schwärmer mit Wimpernkranz und hufeisenförmigem Makronucleus.

Geschlechtliche Fortpflanzung

Konjugation

Litonotus duplostriatus

Die Konjugation beginnt bei vielen Ciliaten damit, daß sich zwei Zellen der Länge nach aneinanderlegen. Bei *Litonotus duplostriatus* sind beide Partner ein wenig gegeneinander verschoben. Während der Paarung finden die Kernprozesse statt, die zu einer wechselseitigen Befruchtung führen.

Paramecium bursaria *Agglutinationsreaktion*

Besonders eingehend wurde die Konjugation bei den *Paramecium*-Arten untersucht.

Bei *Paramecium bursaria* ist die Zelle ganz mit Zoochlorellen angefüllt.

Durch Dunkelkultur oder Röntgenbestrahlung kann man chlorellenfreie Klone erhalten.

Vermischt man chlorellenhaltige und chlorellenfreie Klone miteinander, die verschiedenen Paarungstypen angehören, so kommt es zu einer Agglutinationsreaktion, bei welcher die Zellen mit ihren Wimpern verkleben.

Dabei werden mehr oder weniger große Gruppen gebildet, die längere Zeit bestehen bleiben.

Aus diesen Gruppen lösen sich später die einzelnen Konjugationspärchen heraus.

Im vorliegenden Falle konjugiert stets ein chlorellenhaltiges mit einem chlorellenfreien Individuum.

Die Konjugation findet also nur zwischen Zellen von verschiedenem Paarungstyp statt. Bei *Paramecium bursaria* gibt es Varietäten mit zwei, vier oder acht Paarungstypen.

Im Verlaufe der Paarung kommt es zur Ausbildung einer Plasmabrücke, durch welche die Wanderkerne ausgetauscht werden.

Bei stärkerer Vergrößerung ist in dem unteren Partner der Makronucleus zu erkennen.

Zwei Mikronuclei während der Konjugation.

Das gefärbte Präparat zeigt drei Konjugationspärchen. Rechts oben sieht man den Austausch der Wanderkerne.

Stylonychia mytilus *Paarungsspiel*

Bei *Stylonychia mytilus* geht der Konjugation ein eigenartiges Paarungsspiel voraus, bei dem die Individuen Kreisbewegungen ausführen, die aus ruckartigen Teildrehungen bestehen.

Dabei berühren sich die Partner zunächst nur mit ihren Peristomen.

Schließlich kommt es zu einem dauernden Kontakt. Nach der Verschmelzung führt der eine Partner eine Drehung aus.

Beide Konjuganten bilden nun einen spitzen Winkel und sind vorne fest miteinander verbunden.

Bei der Trennung der Exkonjuganten bleibt gelegentlich eine Plasmabrücke bestehen.

Exkonjuganten mit Makronucleus-Anlagen

Die Makronucleus-Anlage ist als heller Fleck im Exkonjuganten zu sehen.

In ihr kann man schon im Leben die Chromosomen erkennen; anfangs als stark kondensierte Brocken, später als langgestreckte Bänder, die eine an die Speicheldrüsenchromosomen der Dipteren erinnernde Querstreifung aufweisen.

Euplotes vannus
Konjugationspaar-Exkonjuganten

Auch bei dem marinen Ciliaten *Euplotes vannus* gehören die beiden Konjuganten verschiedenen Paarungstypen an.

Hier ist die Makronucleus-Anlage besonders groß, so daß man die Exkonjuganten leicht von den Zellen unterscheiden kann, die nicht konjugiert haben.

Tokophrya
Konjugationspaar

Bei den meisten Suktorien bleiben beide Partner während der Konjugation auf ihren Stielen sitzen.

Literatur

- [1] AMMERMANN, D., Riesenchromosomen in der Makronucleusanlage des Ciliaten *Stylonychia* spec. Naturwiss. 51 (1964).
- [2] BEALE, G. H., The genetics of *Paramecium aurelia*. Monographs in Exper. Biology No. 2, Cambridge Univ. Press 1954.
- [3] DOFLEIN-REICHENOW, Lehrbuch der Protozoenkunde. Gustav Fischer Verlag, Jena 1949—1953.
- [4] GRELL, K. G., Die Paarungsreaktion von *Stylonychia mytilus* MÜLLER. Z. Naturforsch. 6b (1951).
- [5] GRELL, K. G., Protozoologie. Springer Verlag, Heidelberg. 1956.
- [6] HECKMANN, K., Paarungssystem und genabhängige Paarungstypdifferenzierung bei dem hypotrichen Ciliaten *Euplotes vannus* O. F. MÜLLER. Arch. Protistenk. 106 (1963).
- [7] NANNEY, D. L., P. A. CAUGHEY and A. TEFANKJIAN, The genetic control of mating type potentialities in *Tetrahymena pyriformis*. Genetics 40 (1955).
- [8] SIEGEL, R. W., New results on the genetics of mating types in *Paramecium bursaria*. Genet. Res., Camb. 4 (1963).
- [9] SIEGEL, R. W. and L. W. COHEN, A temporal sequence for genic expression: cell differentiation in *Paramecium*. Amer. Zoologist 3 (1963).
- [10] SIEGEL, R. W. and L. L. LARISON, The genic control of mating types in *Paramecium bursaria*. Proc. Nat. Ac. Sci. 46 (1960).
- [11] SONNEBORN, T. M., Sex, sex inheritance and sex determination in *Paramecium aurelia*. Proc. Nat. Ac. Sci. 23 (1937).
- [12] SONNEBORN, T. M., Recent advances in the genetics of *Paramecium* and *Euplotes*. Advanc. Genetics 1 (1947).
- [13] SONNEBORN, T. M., Breeding systems, reproductive methods, and species problems in Protozoa. The Species Problem; Amer. Assoc. Adv. Sci., 1957.