

Naturkundliche Station der Stadt Linz

Spontane Teilungsmißbildungen bei *Colpidium kleinii* (Ciliata, Holotricha)

VON W. FOISSNER

Mit 11 Abbildungen auf den Tafeln 6—9

Summary

An atypical morphogenesis of *Colpidium kleinii* is described in a single culture. Presumably it is produced by the inhibition of the division furrowing. Especially in the silverline system strong differences arise against the normal morphogenesis behavior:

1. The stomatogenesis is independent of the furrow process.
2. The physiological regeneration of the anterior cell (proter) occurs during the division. It is independent of the stomatogenesis of the posterior cell (opisthe), and was not found after the beginning of the furrow process.
3. An extensive autonomy is also supposed for the remaining division process of the cortex. Partly a morphogenetic function of the silverline system is here presumed.

Einleitung

In neuerer Zeit beobachteten einige Forscher (FRANKEL 1964, JERKA-DZIADOSZ 1965, 1967, TOTWEN-NOWAKOWSKA 1964, 1965) das Teilungsverhalten von Ciliaten unter verschiedenen experimentellen Einflüssen. So konnte z. B. die Bildung von Tierketten (FRANKEL 1964) bzw. die Bildung von hetero- und homopolaren Doppeltieren induziert werden (JERKA-DZIADOSZ 1967). Diese und viele andere ähnliche Untersuchungen brachten eine Vielzahl von neuen Beobachtungen, die zum Teil noch unverstanden sind.

Auch über natürliche, spontane Teilungsmißbildungen bei Ciliaten wird von verschiedenen Forschern berichtet (KLEIN 1938, LUEKEN und HARTWIG 1967, KRASCHENINNIKOW 1958, 1959, TOTWEN-NOWAKOWSKA 1964). In allen diesen Fällen konnten die Autoren nur wenige solcher Tiere beobachten und die auslösende Ursache nicht näher definieren. Auch über die Morphologie des Silberliniensystem dieser Tiere gaben sie keine genauere Beschreibung.

Die vorliegende Studie berichtet über spontane Teilungsmißbildungen. Die Veränderungen im Silberliniensystem werden ausführlich beschrieben.

Material und Methode

Die vorliegenden Teilungsmißbildungen traten spontan in einer 10 Tage alten Kultur (Strohinfusion) von *Colpidium kleinii* (FOISSNER 1969) auf. Nach zwei weiteren Tagen konnten sie nicht mehr gefunden werden. Andere, unter ähnlichen Bedingungen gehaltene Kulturen

zeigten nur völlig normale Teilungen. Die Mißbildungen waren ziemlich selten (etwa 1% aller teilenden Tiere). Ebenso fanden sich in der gleichen Kultur Tiere mit völlig normalem Teilungsablauf! Die Protrichozystenregeneration war sowohl bei den normalen als auch bei den Teilungs-
mißbildungen ungestört.

Zur Präparation wurden die Tiere mit meiner „trockenen“ Modifikation (FOISSNER 1967) der Originalmethode von KLEIN (1926) versilbert. Diese Methode gestattet, ähnlich wie die KLEINSche, die corticalen Vorgänge (Veränderungen) genauestens zu verfolgen. Leider waren Kernfärbungen nicht möglich, weil die Mißbildungen erst einige Tage nach deren Auftreten, beim Durchmustern der routinemäßig hergestellten Silberpräparate aufgefunden wurden. Jedoch ist anzunehmen, daß die Tiere am Ende der Teilung einen normalen Kernapparat besaßen, da auch das Silberliniensystem und überhaupt diese Tiere ganz normal erschienen.

Ergebnisse

Das Silberliniensystem, sowie die normale corticale Morphogenese von *C. kleinii* wurden bereits in früheren Arbeiten des Autors eingehend untersucht (FOISSNER 1969, 1970). Hier muß auf diese Arbeiten verwiesen werden. Im wesentlichen vollzieht sich die Morphogenese nach dem gut bekannten Typus der Fam. Tetrahymenidae.

Zu unterscheiden war nur eine Art von Teilungsmißbildungen. Der vermutliche Bildungsweg konnte nicht vollständig erfaßt werden. Jedenfalls sind aber nach vollzogener Teilung zwei normale Individuen vorhanden. Sie unterscheiden sich weder in der Größe noch im Silberliniensystem von den normalen Tieren. Offensichtlich setzt am Ende der Teilung ein Regulationsprozeß ein.

Gemeinsam ist diesen Teilungsmißbildungen die strenge Beschränkung auf die Furchungszone. Ferner, daß noch während der Teilung die physiologische Regeneration (Reorganisation) des anterioren Individuums („Elterntier“) einsetzt. Die im Großteil der Bilder sichtbare Regeneration des anterioren Oralapparates ist für diese Mißbildungen charakteristisch. Bei der normalen Morphogenese wird der anteriore Oralapparat nicht während der Teilung ausgewechselt bzw. regeneriert (FOISSNER 1970). Die Stomatogenese sowie die Regeneration des anterioren Oralapparates scheinen normal zu verlaufen.

Die Abb. 1, 3, 4, 6, 7, 8, 9, zeigen den vermutlichen Bildungsweg einer Teilungsmißbildung. Als Kriterium dient zunächst die Stomatogenese, später die Furchung. Wie die Bilder zeigen, ist die physiologische Regeneration des anterioren Oralapparates unabhängig von der Stomatogenese der zukünftigen posterioren Zelle. In Abb. 1 setzt die Regeneration schon am Beginn der Stomatogenese ein, während z. B. in Abb. 3 u. 6 die Stomatogenese der posterioren Zelle schon vollendet ist, die Regeneration des anterioren Oralapparates aber erst beginnt. Abb. 11 zeigt ein Tier kurz vor dem Ende der Regeneration des anterioren Oralapparates. Deutlich sind bereits die 3 adoralen Membranellen (AZM) und die undulierende Membran (UM) zu erkennen. Im ursprünglichen Oralbereich breitet sich ein weitmaschiges Silberliniensystem aus (s. Pfeil). Die alten Oralstrukturen wurden offensichtlich resorbiert.

Abb. 1 zeigt die Mißbildung in ihrer ersten erfaßbaren Phase. Die Stomatogenese der posterioren Zelle („Tochtertier“) ist noch nicht weit fortgeschritten. Es wurde gerade die Verdoppelung der Basalkörper für den neuen Oralapparat vollendet (Abb. 2). In der zukünftigen Furchungszone finden sich wenig ausgeprägte Verschiebungen der Silberlinienmeridiane. Am auffälligsten und in diesem Stadium häufig anzutreffen ist der in Regeneration befindliche vordere Oralapparat. Interessant ist, daß bereits in diesem Stadium der Stomatogenese die zukünftige Teilungsfurche, durch die abnormale Verschiebung der Silberlinien erkennbar wird. Diese ist bei der normalen Morphogenese erst bedeutend später feststellbar (vgl. FOISSNER 1970). Abb. 2 zeigt die Verhältnisse vom anterioren und zukünftigen posterioren Oralapparat genauer. Die Regeneration des anterioren Zellmundes ist etwa im selben Stadium, wie die Stomatogenese. Bei beiden ist noch keine Orientierung der neugebildeten Basalkörper eingetreten. Die neugebildeten, *de novo* entstandenen Basalkörper, (FOISSNER 1970) liegen ausnahmslos in den Stoßpunkten des Engmaschengitters, welches sich im Gebiet des zukünftigen posterioren Oralapparates bzw. im Regenerationsgebiet des anterioren Oralapparates ausbreitet.

Abb. 3 zeigt nun bereits deutliche Abweichungen im Gebiet der zukünftigen Teilungsfurche. Ganze Teile des Silberliniensystems sind dort verworfen. Die Stomatogenese des Tochterindividuums ist bereits weit fortgeschritten. Die AZM und die UM sind vollständig ausgebildet. Jedoch ist noch keine Invagination dieser neuen Oralstrukturen erkennbar. Bei der normalen Morphogenese, ist in diesem Stadium der Stomatogenese bereits eine geringe Furchung des Tieres festzustellen. An den Mißbildungen findet sich diese nur im Silberliniensystem, nicht im Tier selbst! Falls die Furchung des Tieres bereits eingesetzt hätte, wäre dies im Silberpräparat eindeutig zu erkennen. Die Abb. 4, 5, 6 zeigen den weiteren Verlauf der Morphogenese. Charakteristisch ist die Verbindung der ventralen und dorsalen Silberlinien oberhalb des posterioren Oralapparates, ohne daß eine Furchung des Tieres erkennbar wäre (s. Pfeil). Die Verknüpfung der ventralen und dorsalen Silberlinien, die zur Bildung des Apex führt, setzt bei der normalen Morphogenese immer erst am Schluß, kurz vor der Trennung der Tiere ein. Abb. 6 gibt wieder ein Beispiel für die Unabhängigkeit der Regeneration des anterioren Oralapparates vom Fortschritt der Teilung und der Stomatogenese des posterioren Individuums. Auch hier finden sich starke Verwerfungen der Silberlinien in der zukünftigen Furchungszone. Die Silberlinien vom anterioren und posterioren Teilungsprodukt sind noch vollständig miteinander verbunden. An ihnen zeigen sich nicht die sonst typischen Anzeichen einer Teilung des Silberliniensystems; nämlich ein aktiviertes Engmaschengitter im Furchungsgebiet (FOISSNER 1970).

Abb. 7 zeigt den beginnenden Regulationsprozeß. Die Verwerfungen der Silberlinien im Furchungsgebiet sind vergleichsweise zu Abb. 4, 6 geringer. Der posteriore Oralapparat sowie die neue adorale Depression sind fertig ausgebildet. Die Invagi-

nation des neuen, posterioren Oralapparates wurde vollzogen. Noch immer ist keine Furchung des Tieres erkennbar. Im Gegensatz zur normalen Morphogenese, bei der die adorale Depression immer erst während der Furchung gebildet wird, ist bei den Teilungsmißbildungen diese schon vor der Furchung vollständig ausgebildet (Abb. 5, Pfeil). Abb. 8 läßt nun den Regulationsprozess sehr deutlich erkennen. Das Tier beginnt sich zu Furchen. Das Silberliniensystem vom anterioren und posterioren Teilungsprodukt ist vollständig. Dies ist während der normalen Morphogenese erst ganz am Schluß der Furchung der Fall. Das Ende des Regulationsprozesses zeigen Abb. 9 und 10. Die Tiere sind kurz vor der Trennung und besitzen ein normales Silberliniensystem!

Diskussion

Die beschriebenen Teilungsmißbildungen unterscheiden sich von den meisten anderen in der Literatur erwähnten. Oft führen solche Teilungsmißbildungen zu Doppeltieren, (TOTWEN-NOWAKOWSKA 1964, FAURE-FREMIET 1948), welche nach den genannten Autoren durch die Hemmung der Furchung entstehen. Die hier beschriebenen Mißbildungen entstehen zweifellos auch durch die Hemmung der Furchung, aber offensichtlich wird diese Hemmung durch einen ziemlich früh einsetzenden Regulationsprozeß negiert; so daß es nicht zur Bildung von eigentlichen hetero- bzw. homopolaren Doppeltieren kommt.

a) Regulationsprozess und Silberliniensystem

Die wohl interessanteste Beobachtung war, daß sich der Cortex des posterioren Tieres („Tochtertier“) trotz der Furchungshemmung vollständig entwickelte. Dies zeigt das Silberliniensystem eindeutig an. Das Silberliniensystem des posterioren Tieres ist bereits fertig ausgebildet, obwohl noch keine, oder nur eine ganz geringe Furchung des Tieres feststellbar ist. Während der normalen Morphogenese verlaufen die Fertigstellung des Tochttersilberliniensystems und die Furchung kontinuierlich nebeneinander. Jedoch ist auch hier die zukünftige Furchungszone, durch das Silberliniensystem bereits vor der Furchung festgelegt! Aus dieser Beobachtung ergibt sich zwingend der Schluß einer weitgehenden Cortexautonomie während der Morphogenese, wie eine solche auch von GRELL 1968, KIMBALL 1964, NANNEY 1966, 1968, TARTAR 1961 angenommen wird. Völlig rätselhaft war bisher allerdings, wo der formbildende Faktor im Cortex zu suchen ist. Wie der Autor bereits während der Untersuchung der normalen Morphogenese zeigen konnte, muß das Silberliniensystem zum Teil als formbildend angesehen werden (z. B. Genese der Basalkörper) (FOISSNER 1970). Auch bei den Teilungsmißbildungen läßt sich erkennen, daß das Silberliniensystem verändert ist. Dies wirft die Frage auf, ob das Silberliniensystem beim Regulationsprozeß aktiv-formbildend mitwirkt und dadurch die beschrie-

benen Veränderungen zeigt oder ob es lediglich eine passive Verformung erleidet, also keine formbildende Funktion besitzt. Ich ziehe eher eine aktive, formbildende Leistung des Silberliniensystems in Betracht, da sich das Silberliniensystem des posterioren Teilungsproduktes trotz der Furchungshemmung normal entwickelt. Es wäre vorstellbar, daß das fertige Silberliniensystem, in diesem Fall, den spezifischen Regulationsmechanismus entweder induziert oder selbst die formbildende Kraft ist. Eine formbildende Funktion wurde auch vom Entdecker des Silberliniensystems (KLEIN 1926, 1942) postuliert. Auch die Beobachtung, daß die Furchung erst dann einsetzt, wenn das Silberliniensystem des posterioren Tieres bereits fertig ausgebildet ist, spricht für einen Zusammenhang zwischen der Furchung bzw. dem Regulationsprozeß und dem Silberliniensystem.

b) Physiologische Regeneration des anterioren Teilungsproduktes

Physiologische Regeneration, bei Teilungsmißbildungen und während der Regeneration, die mit einer fundamentalen Rekonstruktion der ganzen Zelle verbunden ist, wird von TOTWEN-NOWAKOWSKA (1964, 1965) bei *Styloichia mytilus* berichtet. Die vorliegenden Ergebnisse zeigen zwar keine fundamentale Rekonstruktion (dies ist aus technischen Gründen schwer feststellbar), aber doch eine teilweise, nämlich die Ersetzung des alten verbrauchten anterioren Oralapparates durch einen Neuen. Abb. 11 zeigt diese Verhältnisse sehr deutlich (vgl. S. 101). Diese Regeneration wird normalerweise nie während der Teilung durchgeführt, sondern vorher oder nachher (FOISSNER unveröffentlicht). Die physiologische Regeneration ist dabei ganz offensichtlich vollständig unabhängig von der Stomatogenese des posterioren Teilungsproduktes. Dies läßt nicht unbedingt auf verschiedene Kontrollmechanismen schließen. Warum die physiologische Regeneration bei diesen Teilungsmißbildungen schon während der Morphogenese einsetzt ist ungeklärt.

c) Stomatogenese und Furchungsprozeß

Die höchst aufschlußreichen Versuche von FRANKEL 1964 zeigten unter anderem erstmals die Unabhängigkeit der Furchung vom Bestehen eines Oralanfanges. Diese Postulation kann nun auf Grund der vorliegenden Untersuchungen insofern erweitert werden, daß der Furchungsprozeß nicht nur vom Oralanfang (FRANKEL 1964), sondern überhaupt von der Stomatogenese unabhängig ist. Die Bilder 1, 3, 4, 6 und 7 zeigen verschiedene Stadien der Stomatogenese, wo keine Furchung des Tieres zu sehen ist. Besonders eindrucksvoll ist Abb. 7, die einen fertigen, invaginierten Oralapparat zeigt, aber keine Furchung des Tieres. Während der normalen Morphogenese ist in diesem Stadium der Stomatogenese schon eine deutliche Furchung feststellbar.

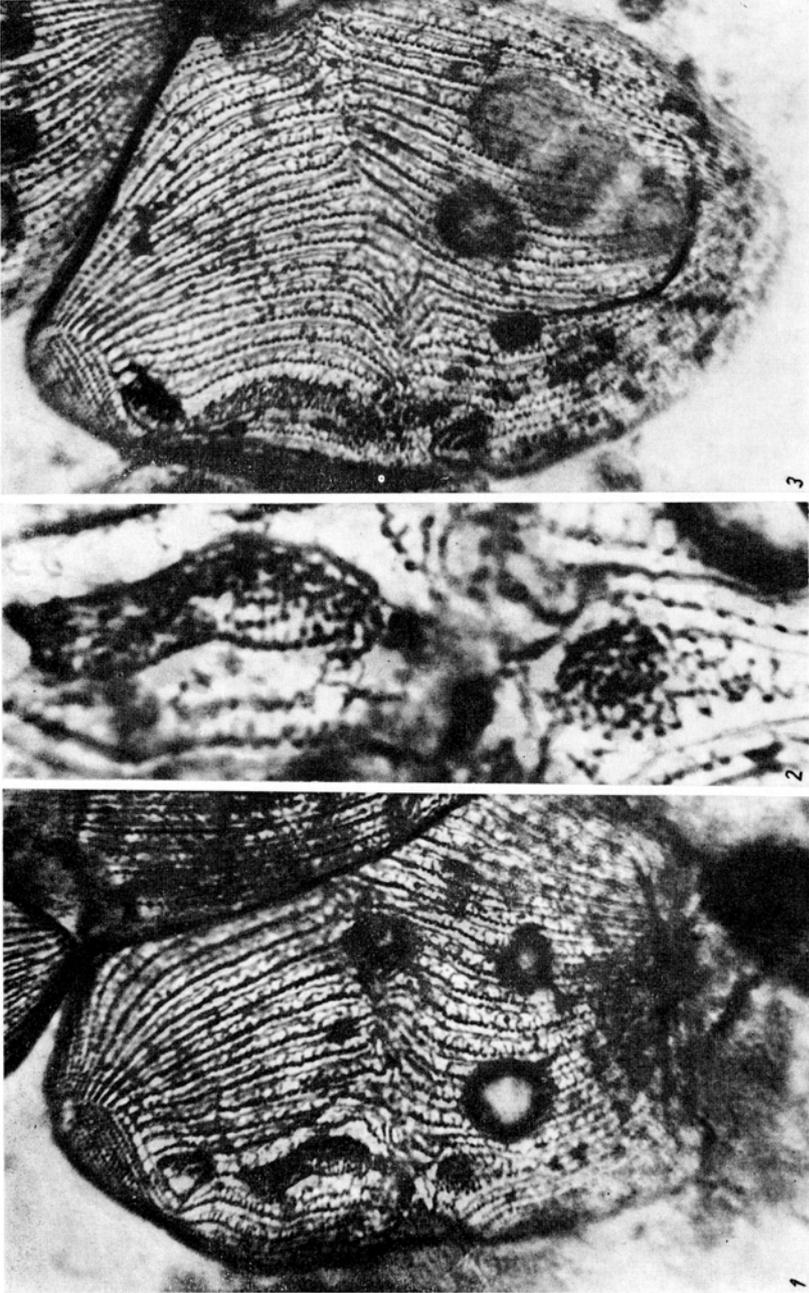
Zusammenfassung

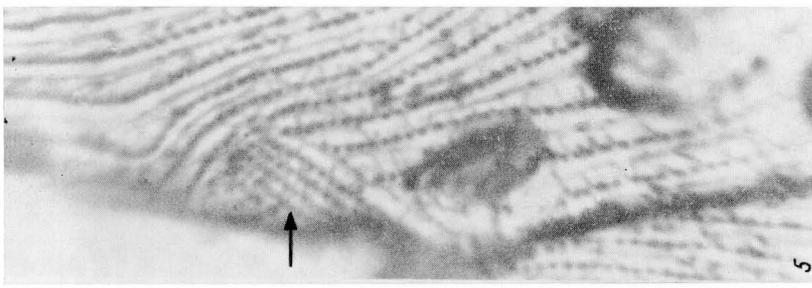
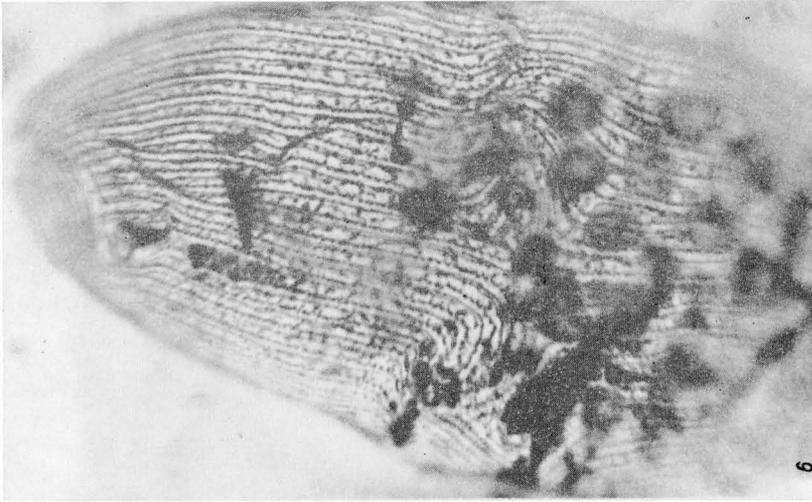
Es werden Teilungsmißbildungen in einer Kultur von *Colpidium kleinii* beschrieben. Diese entstehen wahrscheinlich durch die Hemmung des Furchungsprozesses. Besonders im Silberliniensystem zeigen sich starke Abweichungen von den bei der normalen Morphogenese beobachteten Verhältnissen:

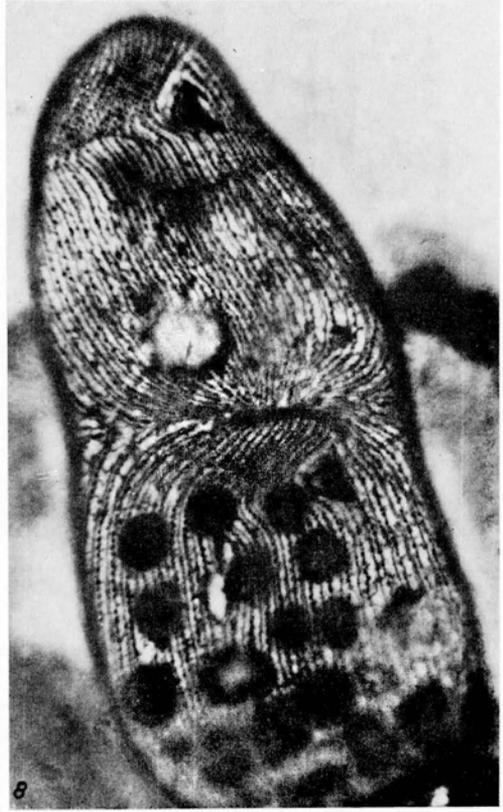
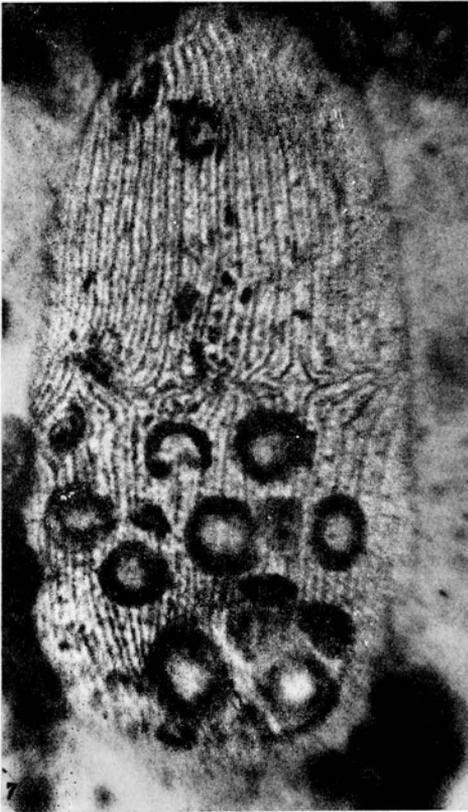
1. Die Stomatogenese ist unabhängig vom Furchungsprozeß.
2. Die physiologische Regeneration des anterioren Teilungsproduktes (proter) erfolgt noch während der Teilung. Sie ist unabhängig von der Stomatogenese des posterioren Teilungsproduktes (opisthe). Mit Beginn der Furchung konnte sie nicht mehr festgestellt werden.
3. Auch für den Cortex wird eine weitgehende Autonomie vom übrigen Teilungsgeschehen vermutet. Hier wird teilweise eine formbildende Funktion des Silberliniensystems angenommen.

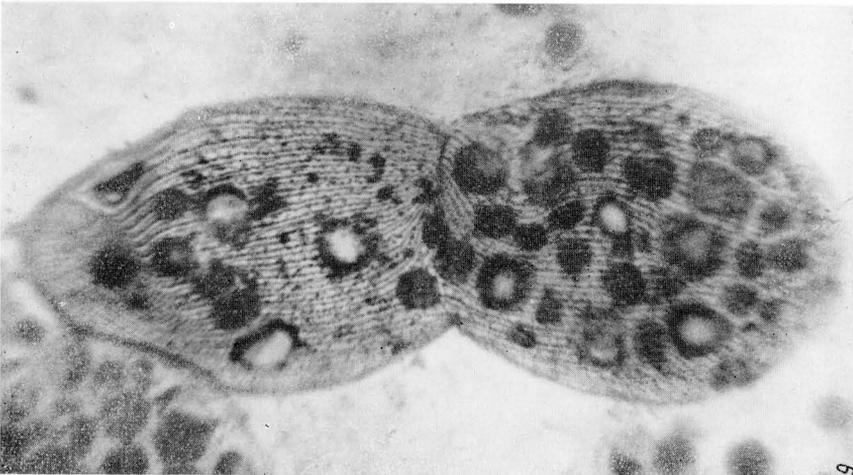
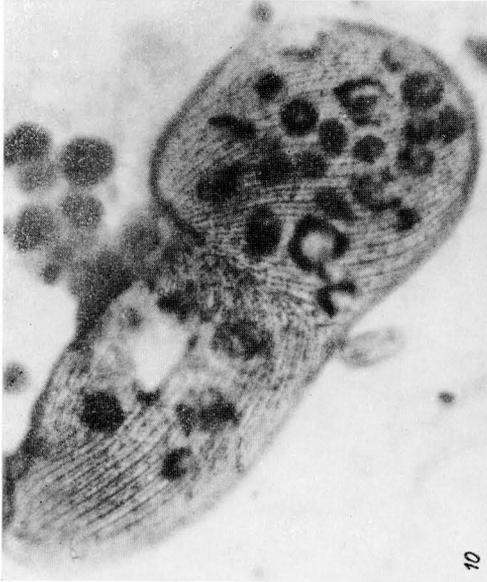
Literatur

- FAURÉ-FREMIET, 1948. Doublets homopolaïres et régulation morphogénétique chez le cilié *Leocophrys patula*. Arch. Anat. microsc. **37**, 183—203.
- FOISSNER, W., 1967. Wimpertiere im Silberpräparat. Ein verbessertes „trockenes“ Verfahren zur Darstellung des Silberliniensystems. Mikrokosmos **4**, 122—126.
- 1969. Eine neue Art aus der Gattung *Colpidium* (STEIN 1860): *Colpidium kleinii*. Acta Protozool. (im Druck).
- 1970. Corticale Morphogenese bei *Colpidium kleinii* (Ciliata, Holotricha). Acta Protozool. (im Druck).
- FRANKEL, J., 1964. Morphogenesis and Division in Chains of *Tetrahymena pyriformis* GL. J. Protozool. **11**, 514—526.
- GRELL, K. G., 1968. Protozoologie 2. Auflage. Springer, Heidelberg.
- JERKA-DZIADOSZ, M., 1965. Morphogenesis of ciliature in the physiological and traumatic regeneration of *Urostyla cristata* JERKA-DZIADOSZ 1964. Acta Protozool. **3**, 133—141.
- 1967. Traumatic disturbance of cell division and regeneration of fragments derived from dividing individuals of *Urostyla*. Acta Protozool. **5**, 59—78.
- KIMBALL, R. F., 1964. Physiological Genetics of the ciliates. In „Biochemistry and Physiology of Protozoa“ S. H. HUTNER Vol. **3**, 243—270.
- KLEIN, B. M., 1926. Über eine neue Eigentümlichkeit der Pellicula von *Chilodon uncinatus* EHRBG. Zool. Anz. **67**, 1—2.
- 1938. Miß- bzw. Doppelbildungen am Silberliniensystem von Ciliaten. Arch. Protistenk. **90**, 292—298.
- 1942. Das Silberlinien- oder neuroformative System der Ciliaten. Annal. Naturhist. Mus. Wien, **53**, 156—336.
- KRASCHENINNIKOW, S., 1959. Abnormal Infraciliatures of *Balantidium coli* and *Balantidium caviae* (?) and some morphological observations on these species. J. Protozool. **6** (1), 61—68.
- 1958. Occurrence of monsters in populations of *Balantidium coli* and *Balantidium caviae* (?) and some new morphological data concerning these species. XVth Int. Zool. Congr. Papers read in title: 31 London.
- LUEKEN, W. und I. HARTWIG, 1967. Tierketten beim marinen Wimpertier *Euplotes*. Mikrokosmos **11**, 327—334.
- NANNEY, D. L., 1966. Corticotypic Technics in *Tetrahymena* Taxonomy. J. Protozool. **13**, 483—490.
- 1968. Patterns of cortical stability in *Tetrahymena*. J. Protozool. **15**, 109—112.
- TARTAR, V., 1961. The biology of *Stentor*. Pergamon Press, London.









- TOTWEN-NOWAKOWSKA, I., 1964. Doublets in a clone of *Stylonychia mytilus* (O. F. M.). Acta Protozool. **2**, 137–146.
- 1965. Doublets of *Stylonychia mytilus* (O. F. M.) evoked by action of thermic shocks. Acta Protozool. **3**, 354–361.

Anschrift des Verfassers: WILHELM FOISSNER, A-4231 Frensdorf 23, Untergaißbach

Abb. 1–11. Teilungsmißbildungen an *Colpidium kleinii*. Die Abb. 1, 3, 4, 6, 7, 8, 9 zeigen die vermutlichen Entwicklungsphasen der Teilungsmißbildung. Die deutlich sichtbaren Verwerfungen der Silberlinien in der Furchungszone, (Abb. 1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10) sowie die physiologische Regeneration des anterioren Teilungsproduktes noch während der Teilung, (Abb. 1, 3, 6, 11) sind charakteristisch. Nähere Erklärungen finden sich im Text.

Vergrößerungen: Abb. 1, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 11 ca. 1200×, Abb. 2, 5. ca. 3600×, Abb. 10 ca. 700×.