

Duplicidade morfolojica nos infuzorios ciliados

pelo

Dr. S. von Prowazek

(Estampa 6)

Formdimorphismus bei ciliaten Infusorien

von

Dr. S. von Prowazek

(Tafel 6)

Foi MAUPAS o primeiro que descobriu a duplicidade morfolojica no infuzorio ciliado *Leucophrys patula* Ehrb. e ligou o fato a um fenomeno sexual desse interessante infuzorio. O *Leucophrys patula* possui 2 fórmas: uma grande, de movimentos muito ativos, que cambaleando e girando múltiplas vezes em torno de seu eixo nada no infuzo em que vive; já MAUPAS estabeleceu com justeza suas carateristicas morfolojicas. A fig. 1 mostra sua estrutura: o citostoma é grande e provido de 2 membranulas em fórma de labios. Abaixo do citofarinje nota-se um grande alveolo alongado. Esta grande fórma de infuzorio de rapina engole em quantidades consideraveis pequenos infuzorios e, em pouco tempo, seu endoplasma se enche de vacuolos nutritivos, fortemente refrinjentes. Os infuzorios deglutidos que se movem ainda durante certo tempo no interior dos vacuolos tornam-se, no fim de 10', um tanto refrinjentes e coram-se em avermelhado pelo *Neutralrot*; em mais ou menos 20', paralizam-se e tomam então a conhecida côr vermelha do *Neutralrot* que traduz a reação *acida*. Mais tarde, mercê da reação alcalina dos fermentos dijestivos, essa coloração muda para vermelho amarelado. Os restos alimentares não digeridos são eliminados para o exterior atravez um

MAUPAS hat zuerst bei dem ciliaten Infusorium *Leucophrys patula* Ehrb. einen Formdimorphismus entdeckt und brachte ihn mit den *sexuellen* Erscheinungen dieses interessanten Infusors in Zusammenhang. *Leucophrys patula* besitzt 2 Formen: eine grosse, lebhaft bewegliche Form, die schwankend, vielfach um ihre Achse rotierend, in der Infusion dahinschwimmt; ihre morphologische Eigentümlichkeiten sind bereits von MAUPAS zutreffend geschildert worden. Ihr Aufbau geht aus Figur 1 hervor; das Cytostom ist gross und mit zwei lippenförmigen Membranellen ausgestattet. Unter dem Cytopharynx nimmt man meist eine grosse, längliche Aveole wahr. Diese grosse, räuberische Form verschlingt in beträchtlicher Menge kleine Infusorien und ihr Endoplasma ist bald erfüllt von stark lichtbrechenden Nahrungsvakuolen. Die aufgenommenen Infusorien bewegen sich noch eine zeitlang in der Nahrungsvakuole, werden jedoch nach etwa 10 Minuten etwas lichtbrechend und färben sich mit *Neutralrot* in einer rötlichen Nüance; nach ungefähr 20 Minuten sind sie zumeist gelähmt und nehmen den bekannten, *sauern* roten Farbton des *Neutralrots* an. Später schlägt diese Nüance unter Einfluss der alkalisch reagierenden Verdauungsfermente in ein Gelbrot um. Die unverdauten Nahrungs-

citopijio de formação temporária. Essa excreção se faz sob a forma de bolos, cuja cor primitiva se acha empalidecida, manifestando-se esta agora com uma tonalidade vermelha lilaz. Na temperatura de cerca de 28° C. o vacuolo contrátil pulsa por 10 a 14 segundos.

Ao lado dum grande macronucleo rico em cromatina e que ás vezes possui um cariozoma, (Est. 6 Fig. 2, 3) vê-se um micronucleo menor, compacto e que, segundo o modo comum, se divide mitoticamente (Est. 6 Fig. 2) como os pequenos nucleos dos infuzorios. O cariozoma do grande nucleo, que falta muitas vezes completamente, sofre processos ciclicos e, óra apresenta-se perfeitamente formado, óra desaparece por completo. (Est. 6 Fig. 2 e 3; 1) Em determinado estadio da divisão celular, apresenta contornos perfeitamente nitidos, tornando-se indistinto logo que o nucleo se estira longitudinalmente. O grande nucleo multiplica-se por divisão direta; por ocasião de seu estrangulamento, uma parte de cromatina, que claramente, em parte, pertence ao cariozoma, reune-se no meio do nucleo em ampulheta, sob a forma de um botão e, por ocasião dos subsequentes estadios da divisão *elimina-se* (Est. 6 Fig. 7 a 10.) Essa massa de cromatina, que permanece apenas em *uma* das porções divididas (Est. 6 Fig. 10, 11, 12) reune-se em bola, degenera e é finalmente *eliminada*. Deste modo se verifica que, *independentemente* do estrangulamento do corpo celular, se dá *em cada vez uma diminuição da cromatina*, por ocasião da divisão celular. Em uma serie de trabalhos anteriores foi estabelecido o fato de que o cariozoma das células dos protozoarios corresponde a um segundo nucleo. De acôrdo com essa concepção, as células dos ciliados, que possuem dous nucleos morfologicamente diferenciados: o macro e o micronucleo, tornam-se, em determinados estadios, quadri-nucleados, desde que nesses dous nucleos apareçam cariozomas. O centrosomio dos metazoarios corresponde filogeneticamente ao cariozoma dos protozoarios e, sendo assim, deve-se fazer corresponder o *Spindelrestkörper* de *Flemming* ou o corpo intermediario do fuço central ao *Diminutionskörper* do cario-

reste werden am Hinterende des Infusors durch eine temporär entstehende Cytopyge in Ballenform nach aussen abgestossen und blasen über ein eigenartiges Lilarot alsbald ab. Die kontraktile Vakuole pulsiert bei einer Temperatur von ca. 28° C. in 10 bis 14 Sekunden.

Neben dem grossen chromatinreichen Macronucleus, der zuweilen ein Caryosom besitzt (Taf. 6, Fig. 2, 3), liegt ein kleiner, kompakter Micronucleus, der sich nach Art der Kleinkerne der Infusorien in der üblichen Weise mitotisch teilt (Taf. 6, Fig. 2). Das Caryosom des Grosskerns, das oft gänzlich fehlt, unterliegt zyklischen Prozessen und ist bald deutlich ausgebildet, bald verschwindet es vollkommen (Taf. 6, Fig. 2 u. 3). Auf einem gewissen Stadium vor der Zellteilung ist es ziemlich scharf abgegrenzt und wird erst undeutlich, sobald sich der Kern der Länge nach streckt. Der Grosskern teilt sich auf direkte Weise; bei der Durchschnürung desselben wird ein Teil des Chromatins, das offenbar teilweise dem Caryosom angehört, in der Mitte des hantelförmigen Kerns, in der Form eines Knotens zusammengeballt und bei der weiteren Teilung aus dem Kern *eliminiert* (Taf. 6, Fig. 7 bis 10). Bald klumpt diese Chromatinmenge, die nur in dem *einen* Teilsprössling liegen bleibt (Taf. 6, Fig. 10 u. 11), zu einem Ballenkörper zusammen, degeneriert und wird schliesslich *ausgestossen*. Es findet derart *unabhängig* von der Zelleibdurchschnürung eine *jedesmalige Diminution des Chromatins* bei der Zellteilung statt. In einer Reihe von früheren Arbeiten wurde der Nachweis erbracht, dass das Caryosom der Protozoenzelle einem zweiten Kern entspricht. Auf Grund dieser Betrachtungen wäre die Ciliatenzelle, die 2 morphologisch differenzierte Kerne als Macro- und Micronucleus besitzt, auf gewissen Stadien vierkernig, sobald in diesen beiden Kernen Caryosome auftreten. Phylogenetisch entspricht dem Centrosom der Metazoenzelle das Caryosom der Protozoenzelle und daher muss man den Spindelrestkörper FLEMMING'S oder den Zwischenkörper der Centralspindel mit dem eben beschriebenen Diminutionskörper des Caryosoms der ciliaten Zelle vergleichen. Bei *Leucophrys* fällt die Diminution des Kern-

zoma das células dos ciliados, acima descritos. No *Leucophrys* a diminuição da cromatina nuclear não coincide, em tempo, com o estrangulamento plasmático, como é o caso nas células dos metazoários e metáfitos. Póde-se comparar morfológicamente os corpos intermediários dos espermátocitos da *Helix* diretamente com as porções de diminuição do cariozoma do *Leucophrys*.

A outra forma do *Leucophrys* dimorfo (Est. 6 Fig. 4, 5, 6, 13 e 14) é essencialmente menor, a boca é semelhante á do *Glaucoma pyriformis* como também esta forma póde ser facilmente confundida com o *Glaucoma*. Contrariamente á outra forma descrita do *Leucophrys*, que devora pequenos protozoários, alimenta-se esta de materiais nutritivos que vêm em remoinhos impelidos pelos cílios e que são constituídos, sobretudo, de bacterias. É digno de nota que nesta pequena forma semelhante ao *Glaucoma falca* muitas vezes o micronúcleo, que parece ter *imigrado* para o interior do macronúcleo. (Est. 6 Fig. 5 e 13).

Que significação tem esse diformismo? MAUPAS considera a forma pequena, em que muitas vezes falta o citostoma, como o *animal sexuado*. Na maioria dos casos consegui pela adição de quinina a 1:80000 obter culturas das formas grandes de *Leucophrys* provenientes das pequenas e que se apresentavam nas culturas, no fim de 3 dias, que se multiplicavam no fim de 4 e que, mais tarde de novo davam origem a formas pequenas. Nunca verifiquei a existência de conjugação e por isso, contrariamente a MAUPAS *não* considero como base do diformismo dos infusórios a sexualidade; aceito, de preferência, a concepção inédita de SCHAUDINN, assim como os resultados experimentais de ENRIQUES sobre o *Chilodon*, de que os protozoários *já* se acham diferencialmente *sexuados*, mas que apenas a sexualidade nem sempre se estampa no sentido morfológico como nos hemosporídios e em vários coccídios (*Cyclospora*). Teoricamente estou inclinado a aceitar que nos protozoários se observa uma *geração alternante* de espécie primária, que também se póde separar em 2 modalidades diversas de processos sexuais. Nos Testácios, segundo SWAR-

chromatins zeitlich nicht mit der Plasmadurchschnürung zusammen, was bei den Metazoen- und Metaphytenzellen stets der Fall ist. Die Zwischenkörper der Spermatozyten von *Helix* kann man morphologisch direkt mit den Diminutionsteilen des Caryosoms von *Leucophrys* vergleichen.

Die andere Form der dimorphen *Leucophrys* (Taf. 6, Fig. 4, 5, 6, 13 u. 14) ist wesentlich kleiner, ihr Mund ist dem von *Glaucoma pyriformis* ähnlich, wie überhaupt diese Form leicht mit *Glaucoma* verwechselt werden kann. Im Gegensatz zu den zuerst geschilderten *Leucophrys*stadium, das kleinere Protozoen verschlingt, ernährt sie sich durch Zustrudeln von Nahrung, die vorwiegend bakterieller Natur ist. Bemerkenswert ist, dass bei dieser kleinen glaucomaähnlichen Form der Micronucleus vielfach *fehlt*; er scheint in das Innere des Macronucleus *inzudringen* (Taf. 6, Fig. 5, 13).

Welche Bedeutung besitzt nun dieser Dimorphismus? MAUPAS fasste die kleineren Formen, deren Cytostoma öfters verschwindet, als *Sexualtiere* auf. Mir gelang es in der Mehrzahl der Fälle, durch Zusatz von Chinin 1:80.000 aus den kleinen Formen die grossen *Leucophrys* zu züchten, die in den Kulturen zumeist am 3. Tage auftauchten, sich am 4. Tage vermehrten und später wieder in die kleineren Formen umbildeten. Nie wurde von mir eine Conjugation beobachtet und ich sehe daher im Gegensatz zu MAUPAS die Sexualität *nicht* als Grund für den Dimorphismus der Infusorien an, nehme vielmehr im Anschluss an nicht veröffentlichte Ideen von SCHAUDINN sowie an die Ergebnisse der Experimentaluntersuchungen von ENRIQUES an *Chilodon* an, dass die Protozoen *stets sexuell* differenziert sind, nur dass die Sexualität nicht immer derart im morphologischen Sinne ausgeprägt ist wie bei den Hämosporidien und manchen Coccidien (*Cyclospora*). Theoretisch bin ich geneigt anzunehmen, dass bei den Protozoen überhaupt ein *Generationswechsel primärer* Art vorkommt, der sogar mit zwei Modi von sexuellen Vorgängen abschliessen kann. Bei den Testaceen tritt nach SWARCZEWSKY und ZÜLZER eine Chromidiogamie

CZEWSKI e ZUELZER ocorre a cromidiogamia ao lado da heterogamia. Conhece-se também no ciclo evolutivo de *Trichomonas* e do *Bodo lacertae* a heterogamia, ao lado do processo autogâmico muito mais conhecido. (*) De outro lado, conhecemos em alguns protozoários duplicidade de formas de multiplicação vegetativa: no plasmodio da malária humana e da do macaco foi observada, ao lado de múltipla esquizogonia, também, a simples multiplicação dos *merontes* (*pedogomia*). O mesmo parece se dar nos coccídios. Nos infusórios as entidades morfológicamente iguais de *Glaucoma* e *Colpidium* etc. separam-se fisiologicamente em duas séries, das quais uma é muito mais *resistente* que a outra às substâncias ou alcaloides que ajem por osmoze. Em favor de uma alternância de geração também caracterizável morfológicamente falam ainda as observações de von LEBEDEW sobre a primitiva *Trachelocerca* ou de JOSEPH sobre o *Loxodes*.

(*) Sem dúvida, deve-se notar que nestes dois casos não se verifica a dupla fecundação, porque, segundo HARTMANN, em um caso (Cromidiogamia dos testácios) deve-se tratar, apenas, de plastogamia e, no outro (autogamia do *Bodo*) de modificação da heterogamia habitual, isto é, partenogamia (Hartmann, Autogamie bei Protisten, Jena, 1909).

neben einer Heterogamie auf; aus dem Entwicklungszyklus von *Trichomonas* und *Bodo lacertae* ist sowohl eine Heterogamie, als die viel häufigere Autogamie bekannt. (*) Andererseits kennen wir von einigen Protozoen wiederum *zwei* Arten von vegetativer Vermehrung; bei den Malariaplasmodien des Menschen und der Affen ist neben einer multiplen Schizogonie auch eine einfache Vermehrung der Meronten (Paedogonie) beobachtet worden. Auch bei den Coccidien scheinen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen. Bei den Infusorien spalten sich die morphologisch gleichartigen Formen von *Glaucoma*, *Colpidium* u. a. physiologisch insofern in *zwei* Reihen, als die einen Formen osmotisch wirksamen Substanzen oder Alkaloiden gegenüber viel *resistenter* sind. Für einen sogar morphologisch nachweisbaren Generationswechsel sprechen aber die Beobachtungen von LEBEDEW an der primitiven *Trachelocerca* oder von JOSEPH an *Loxodes*.

(*) Allerdings muss bemerkt werden, dass in diesen beiden Fällen die doppelte Befruchtung nicht bewiesen ist, da es sich nach HARTMANN in dem einen Fall (Chromidiogamie der Testaceen) nur um eine Plastogamie, im andern (Autogamie von *Bodo*) um eine Modifikation der gewöhnlichen Heterogamie, nämlich eine Partenogamie, handeln soll (Hartmann, Autogamie bei Protisten, Jena 1909).

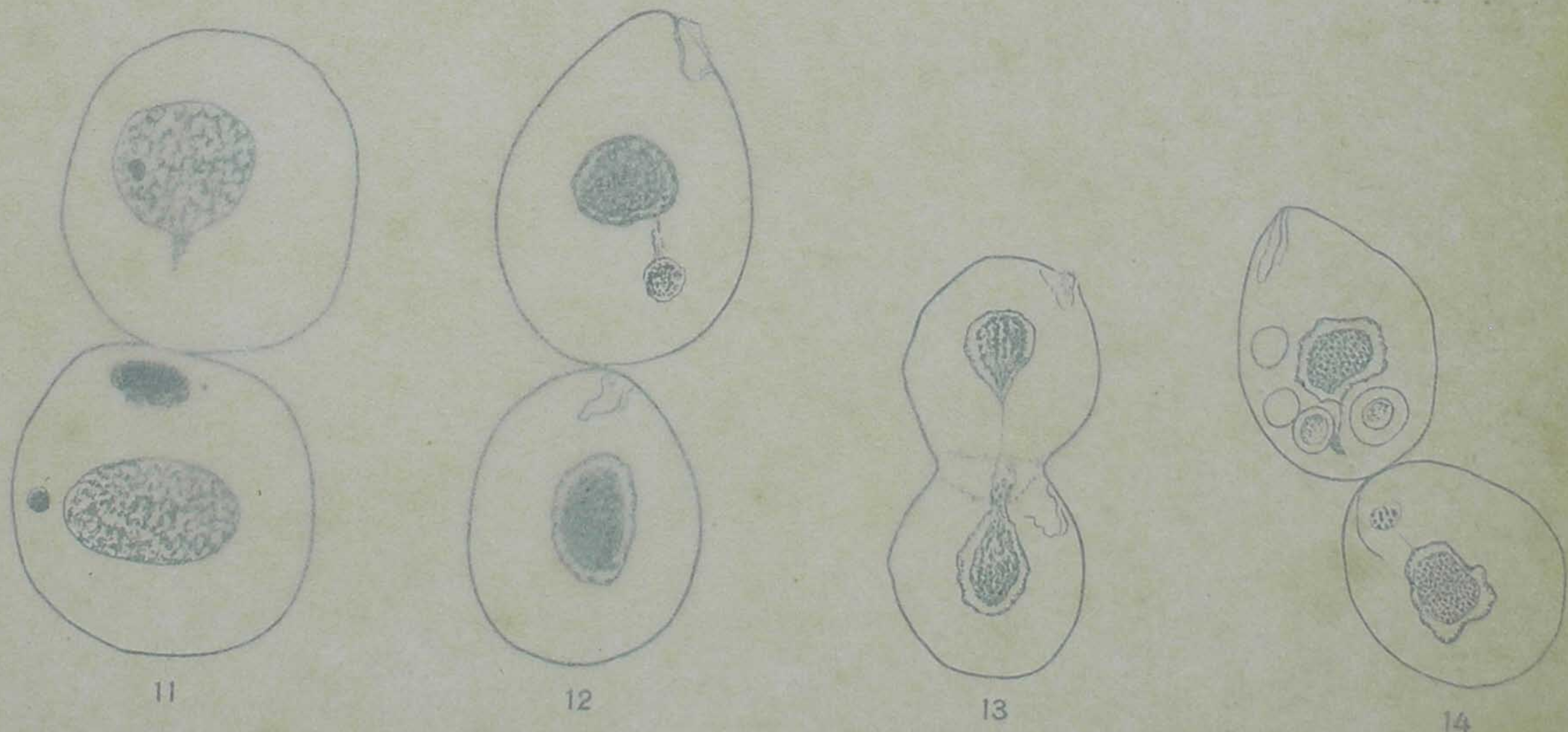
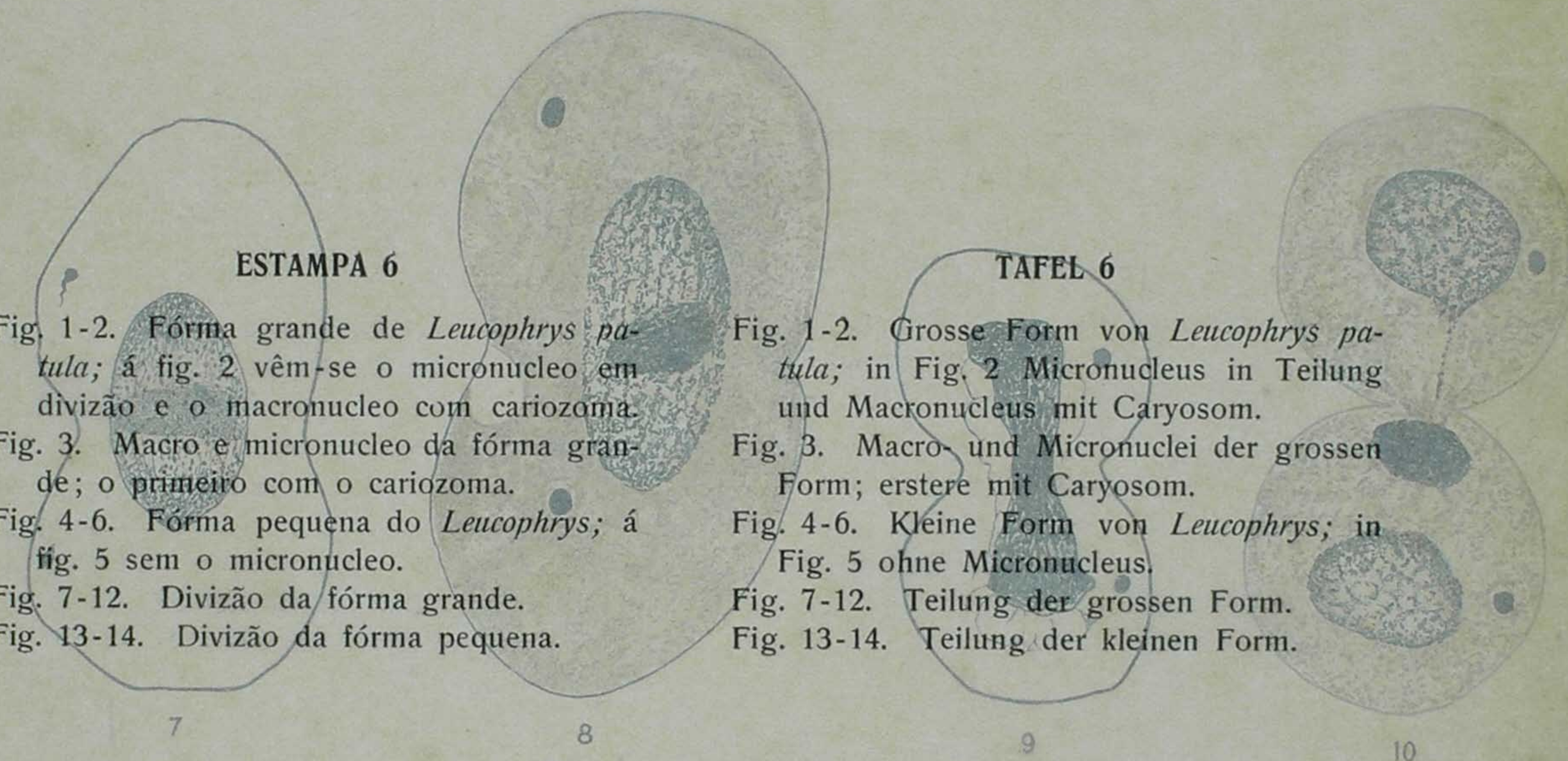


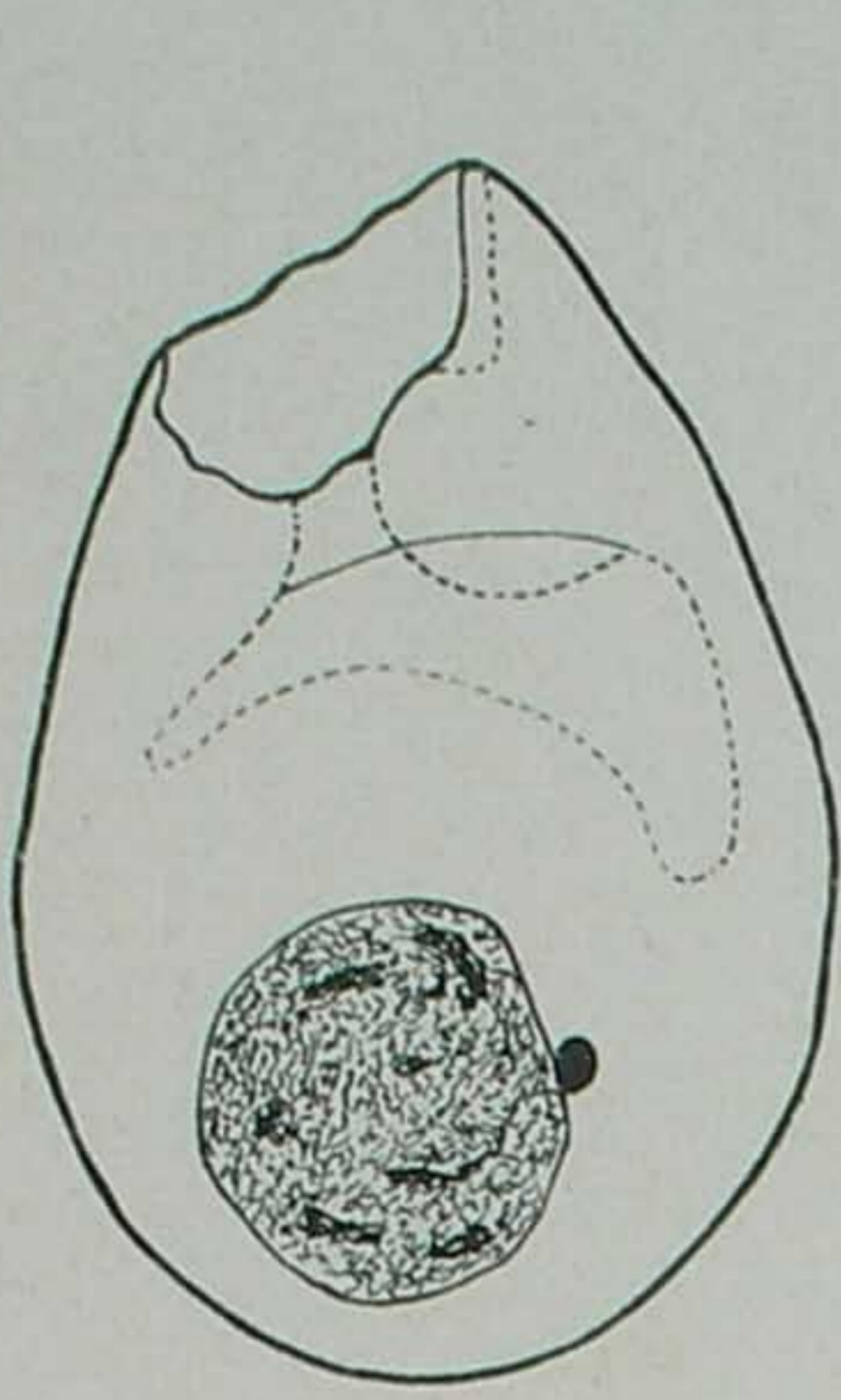
ESTAMPA 6

- Fig. 1-2. Fôrma grande de *Leucophrys patula*; á fig. 2 vêem-se o micronucleo em divizão e o macronucleo com cariozoma.
 Fig. 3. Macro e micronucleo da fôrma grande; o primeiro com o cariozoma.
 Fig. 4-6. Fôrma pequena do *Leucophrys*; á fig. 5 sem o micronucleo.
 Fig. 7-12. Divizão da fôrma grande.
 Fig. 13-14. Divizão da fôrma pequena.

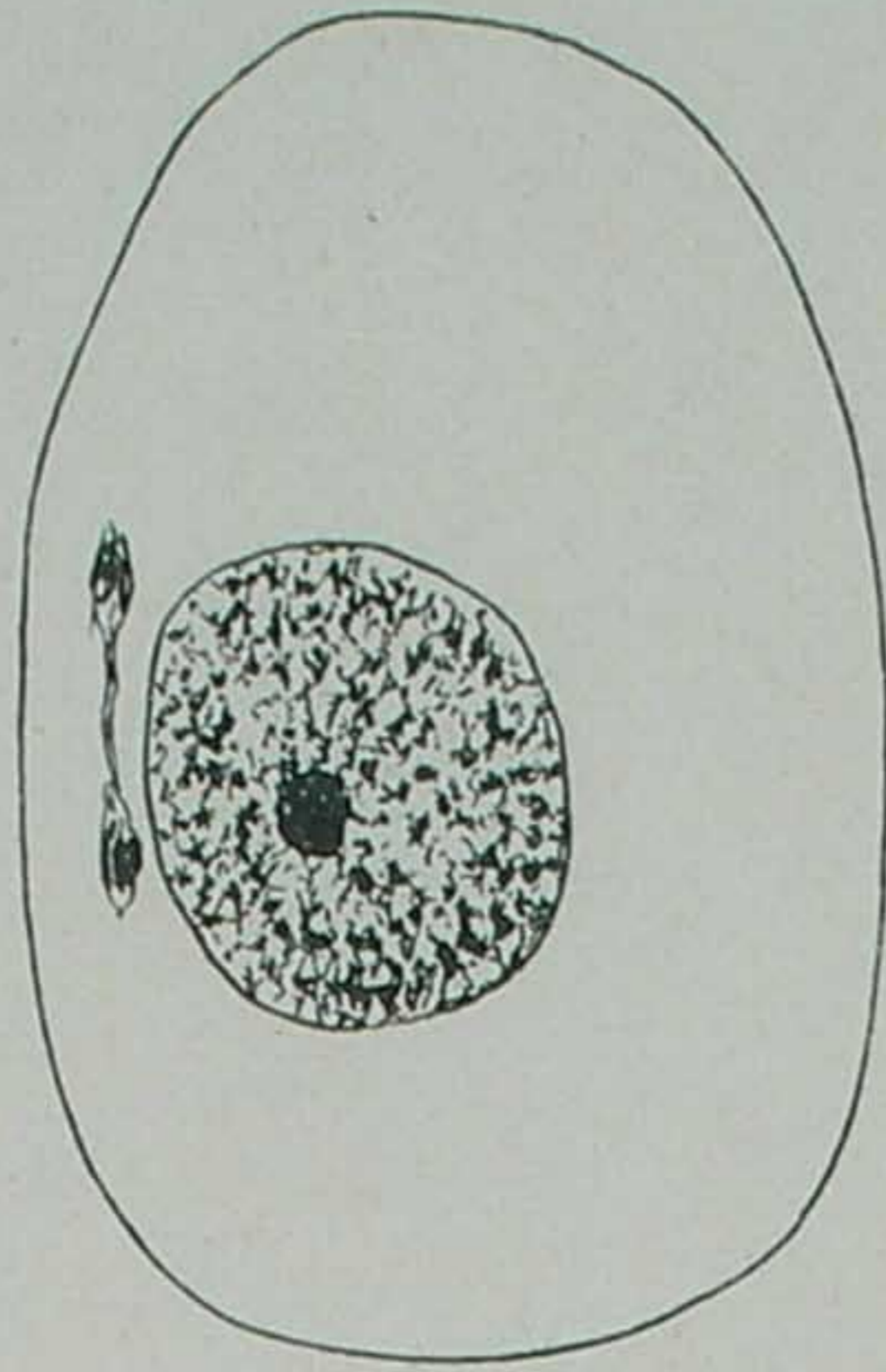
TAFEL 6

- Fig. 1-2. Grosse Form von *Leucophrys patula*; in Fig. 2 Micronucleus in Teilung und Macronucleus mit Caryosom.
 Fig. 3. Macro- und Micronuclei der grossen Form; erstere mit Caryosom.
 Fig. 4-6. Kleine Form von *Leucophrys*; in Fig. 5 ohne Micronucleus.
 Fig. 7-12. Teilung der grossen Form.
 Fig. 13-14. Teilung der kleinen Form.

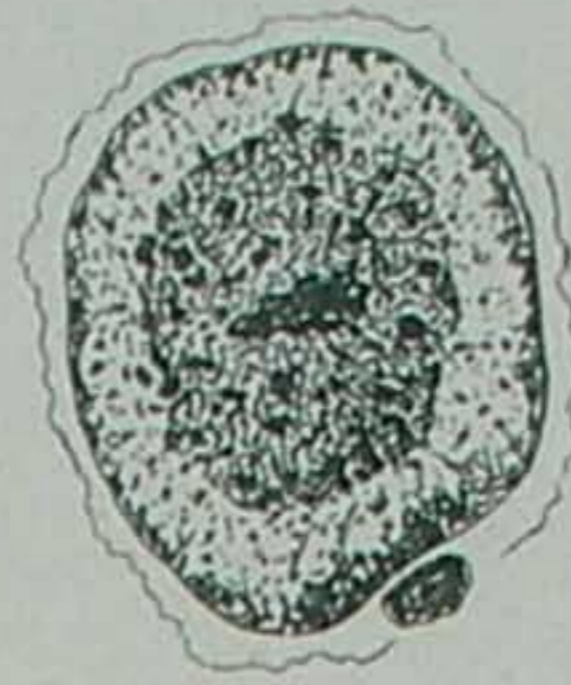




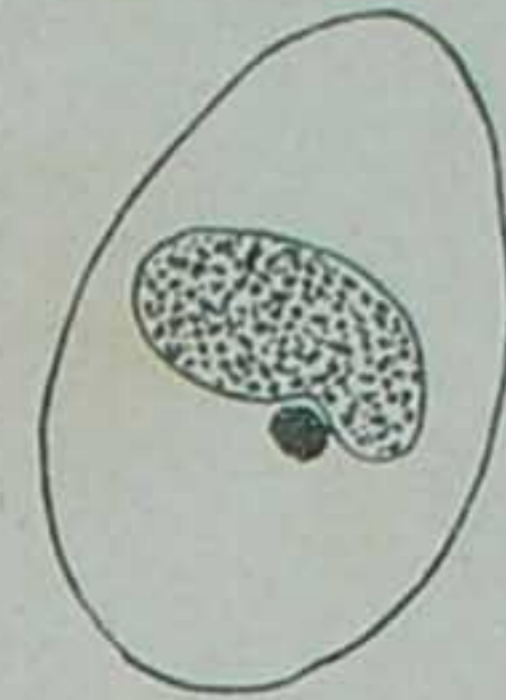
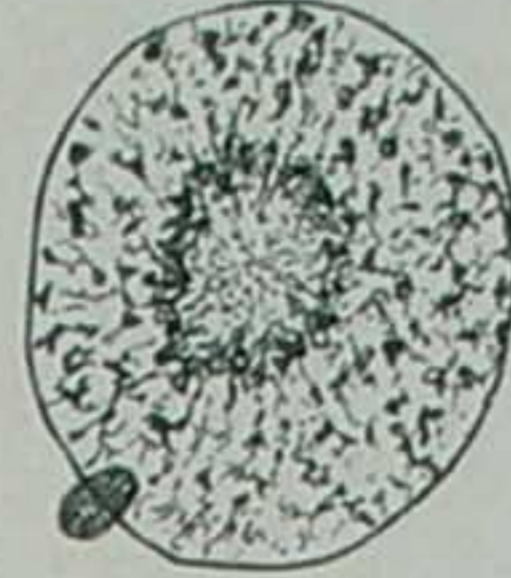
1



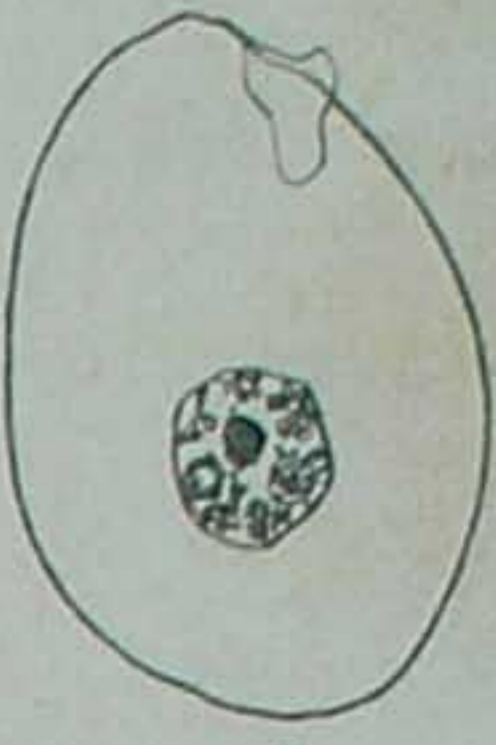
2



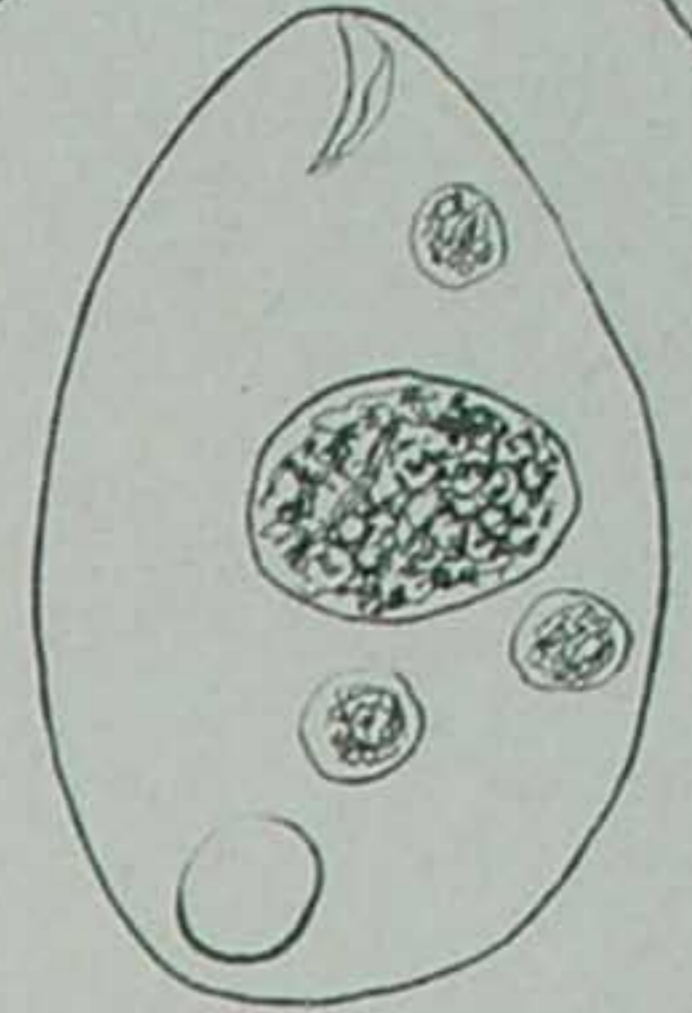
3



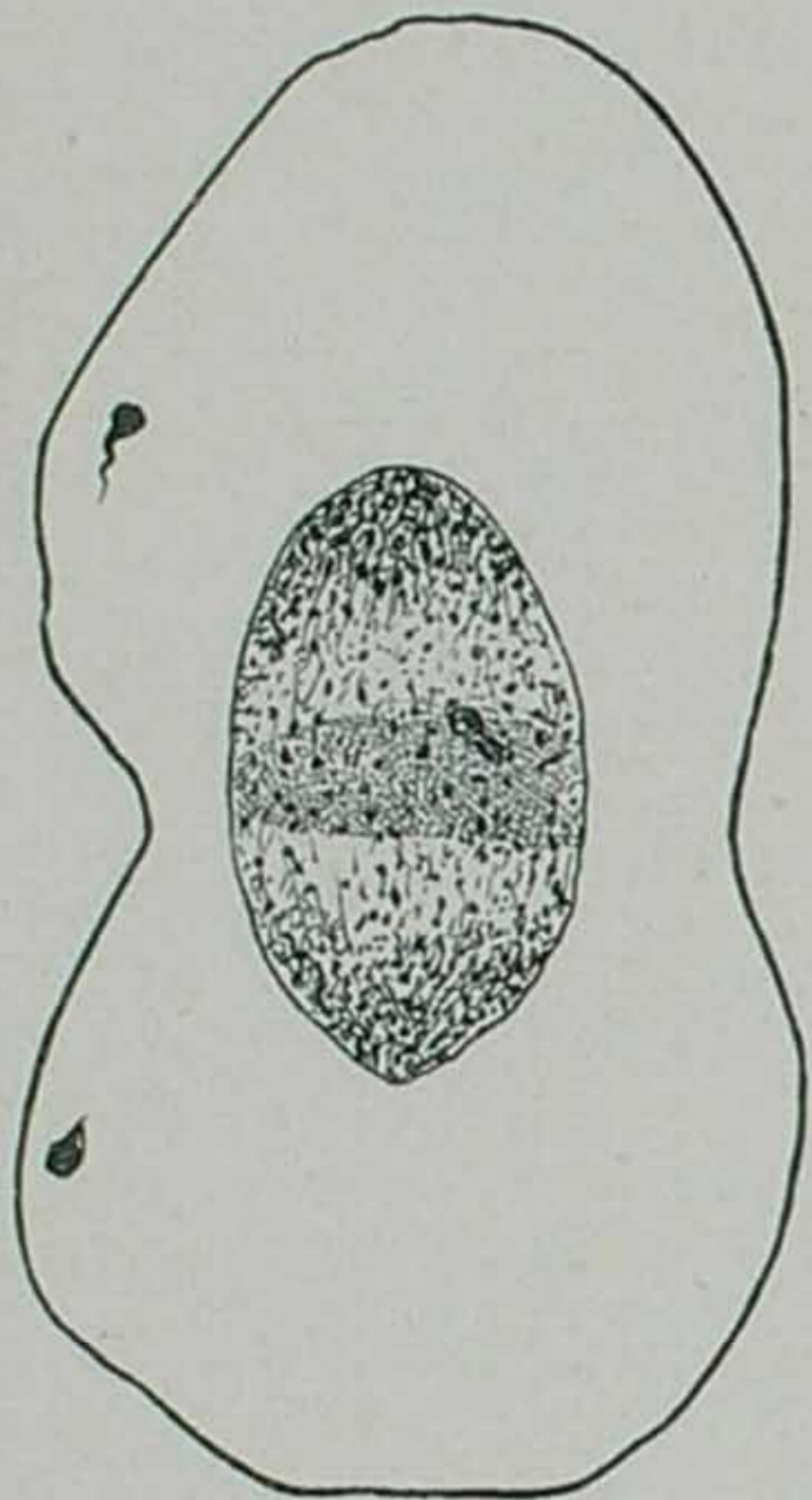
4



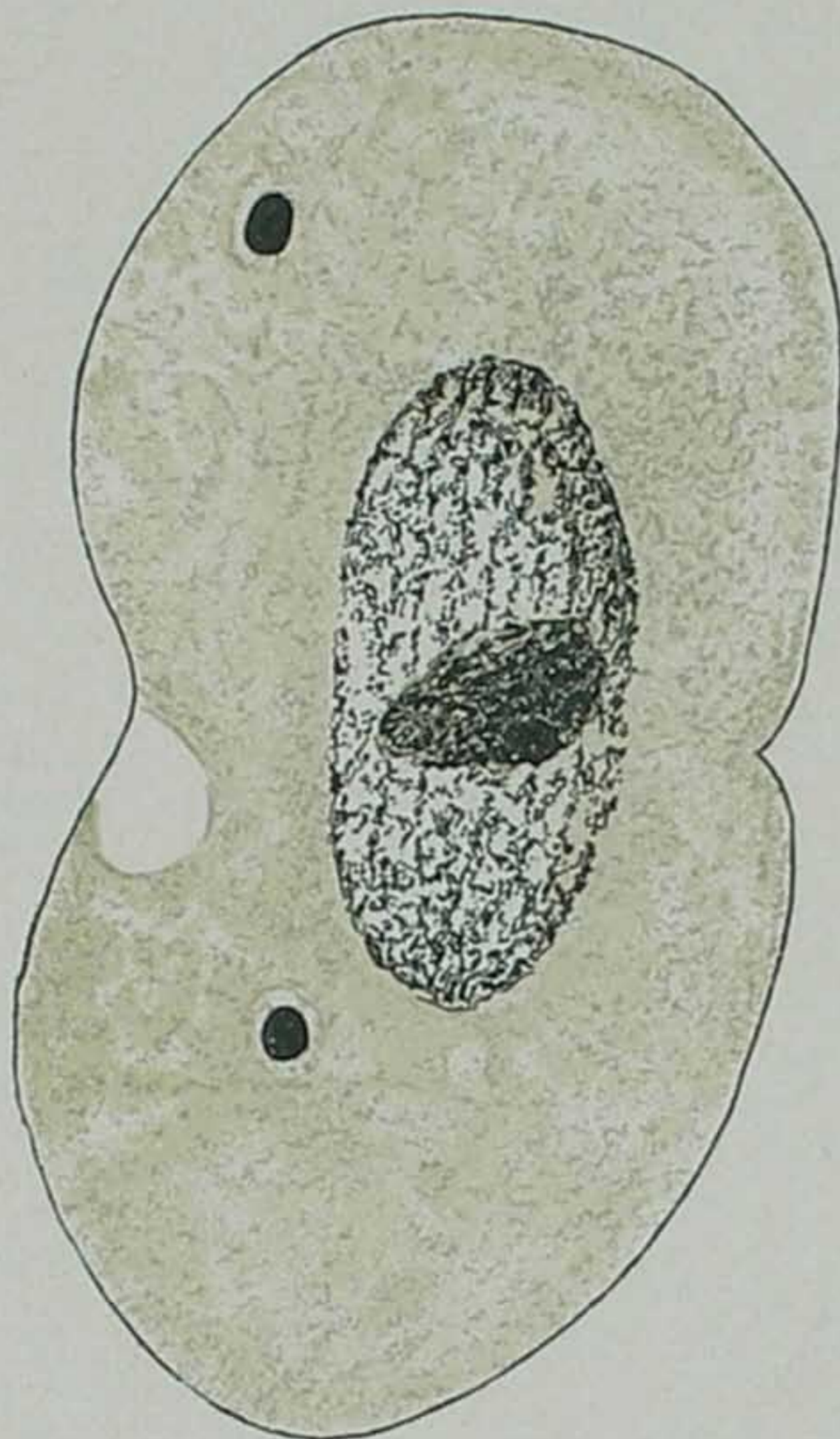
5



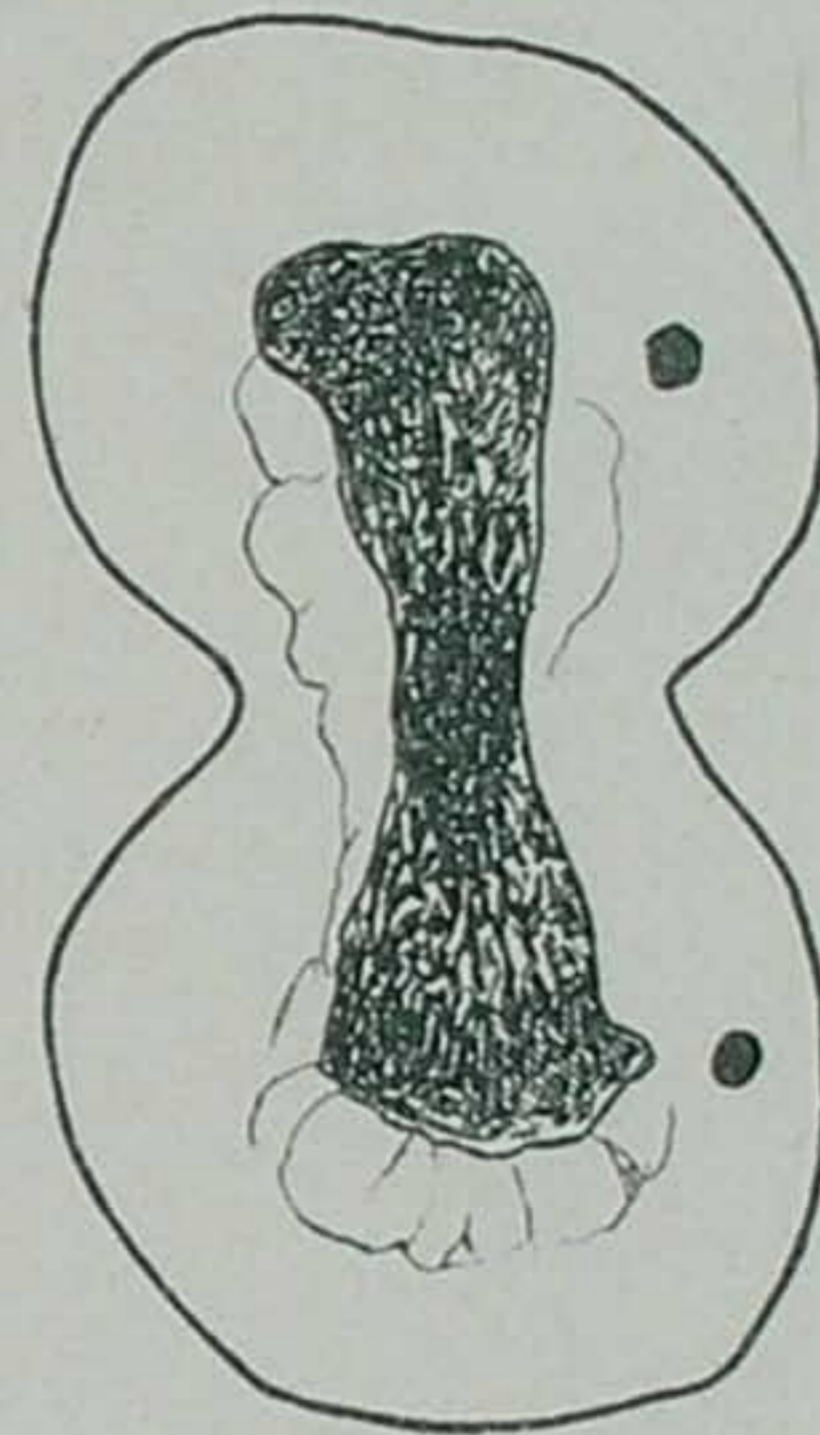
6



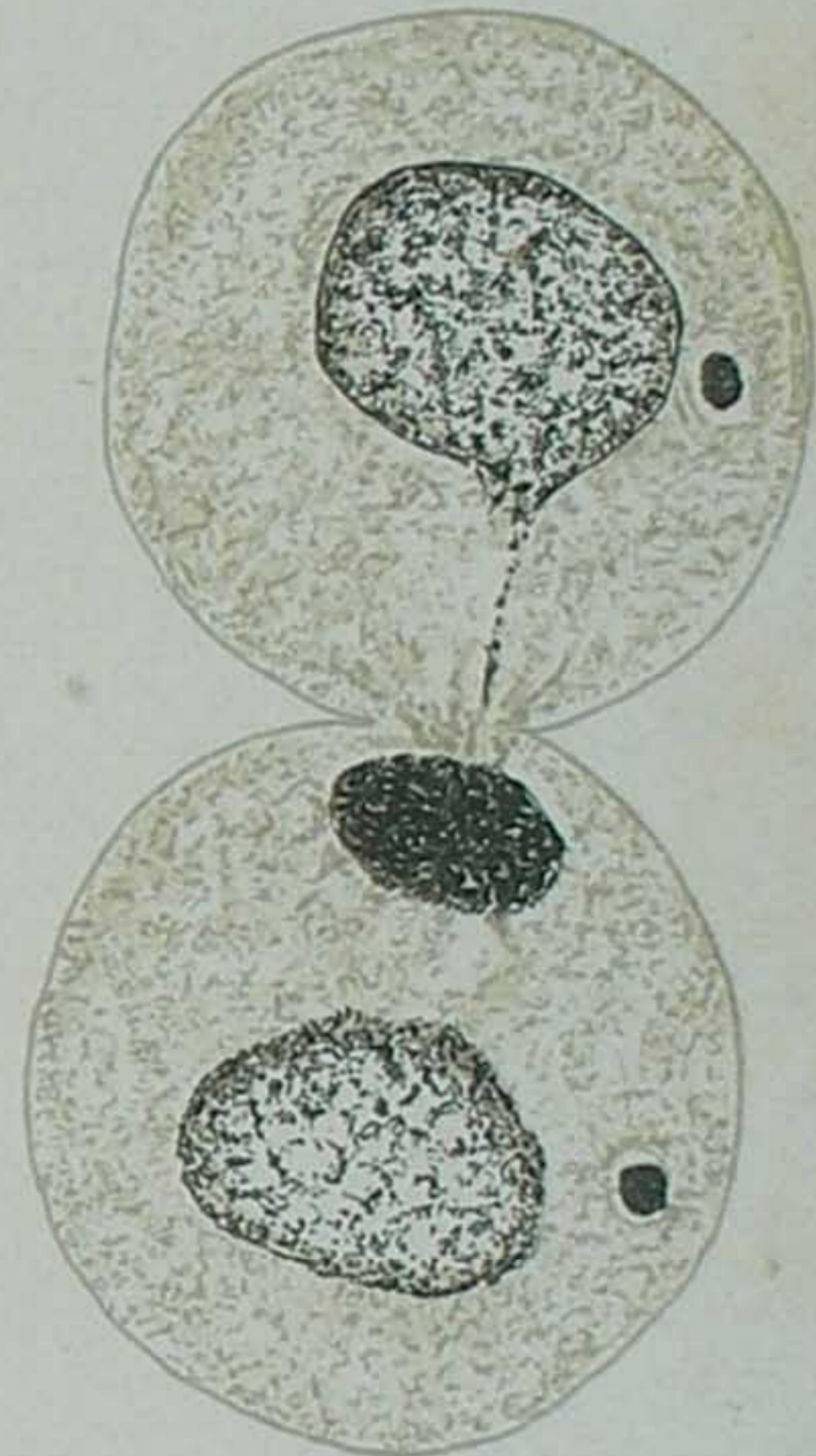
7



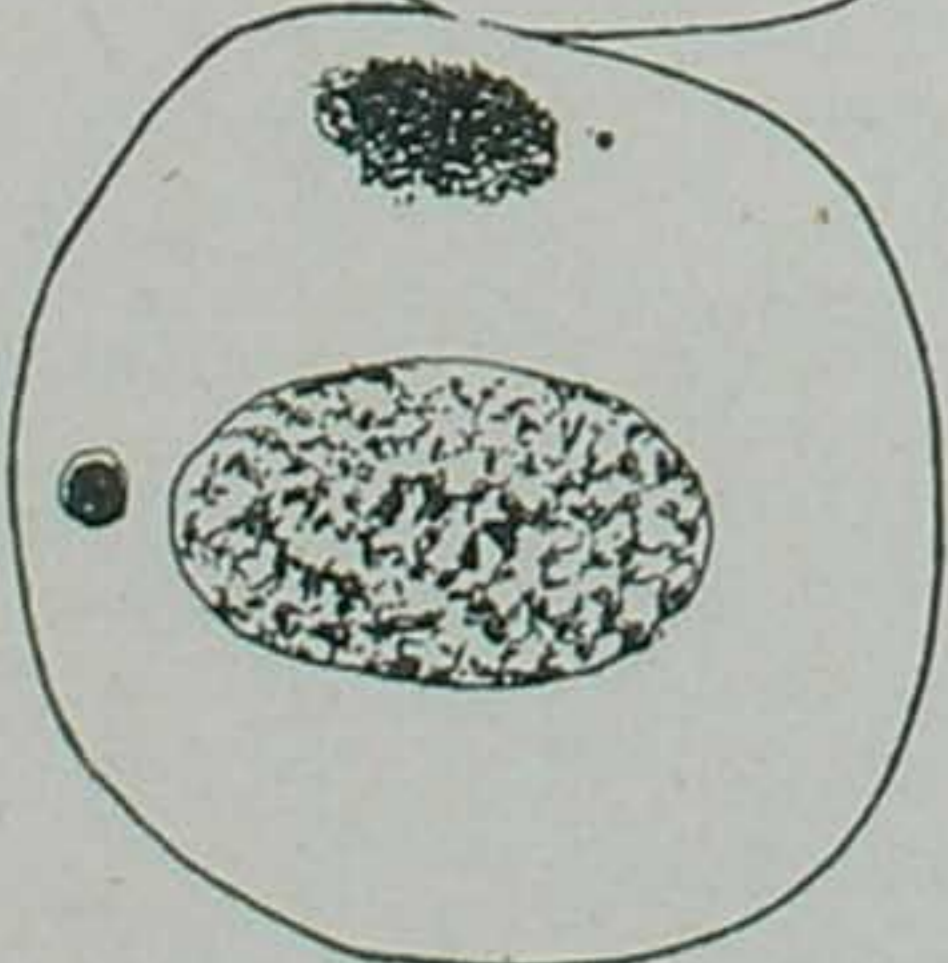
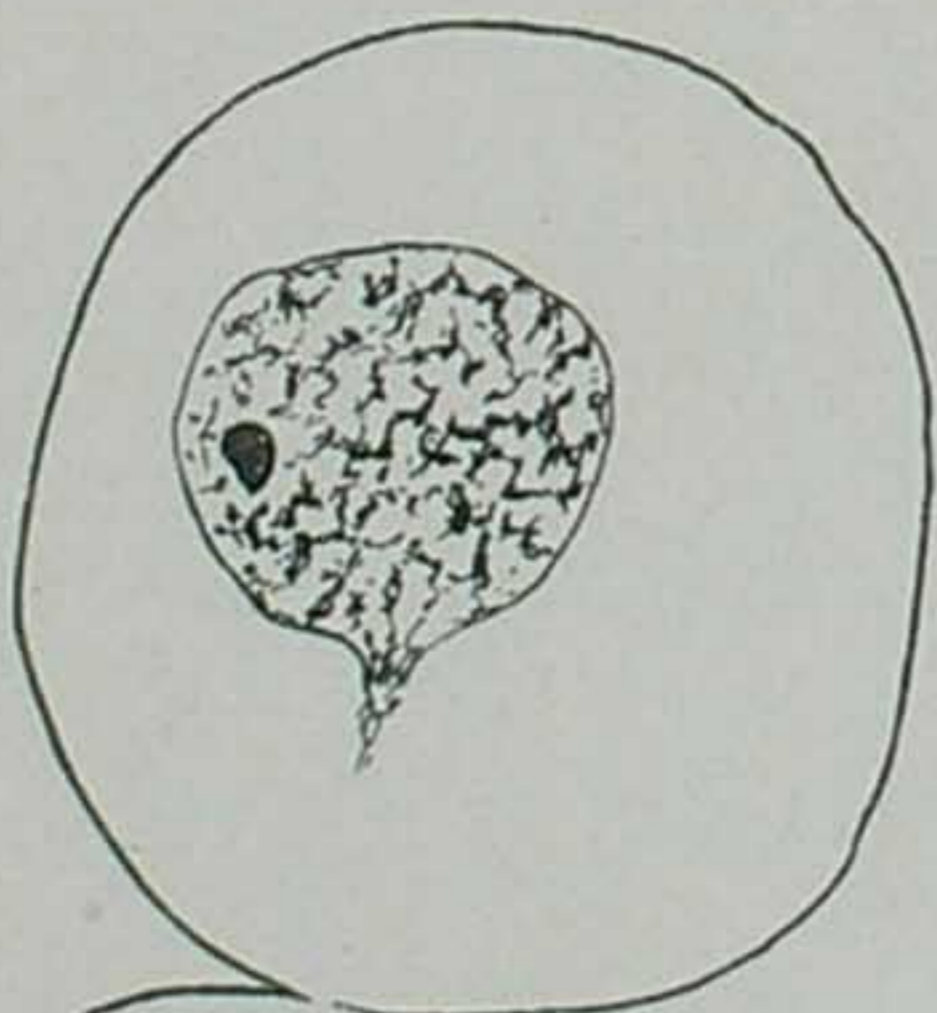
8



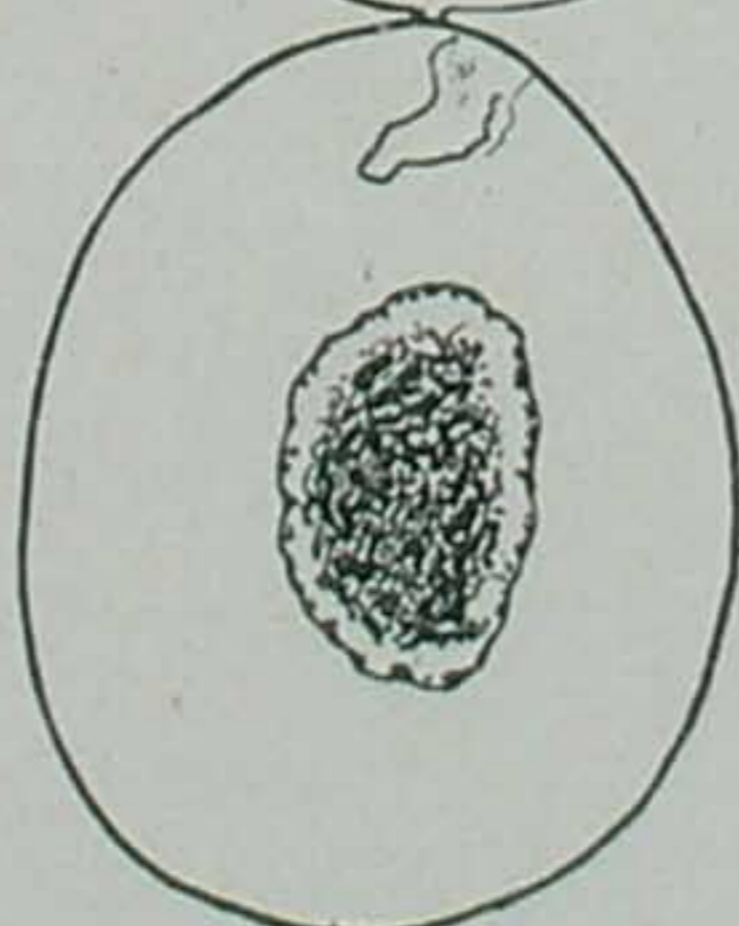
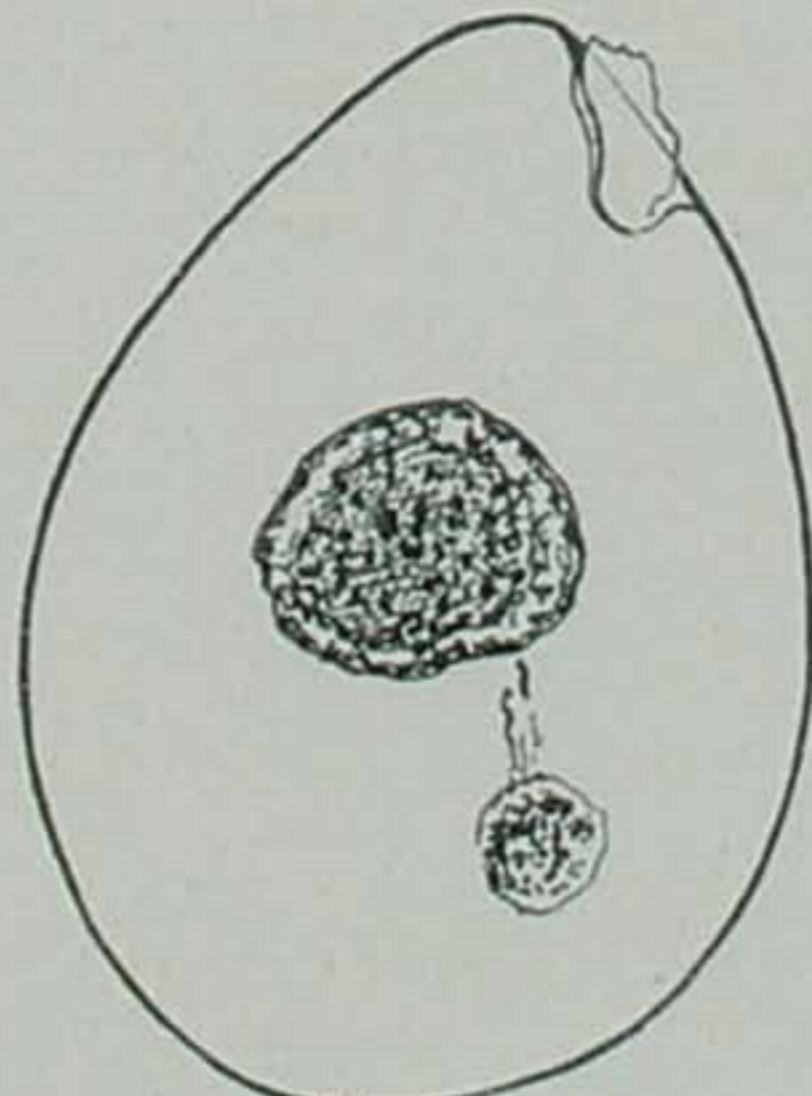
9



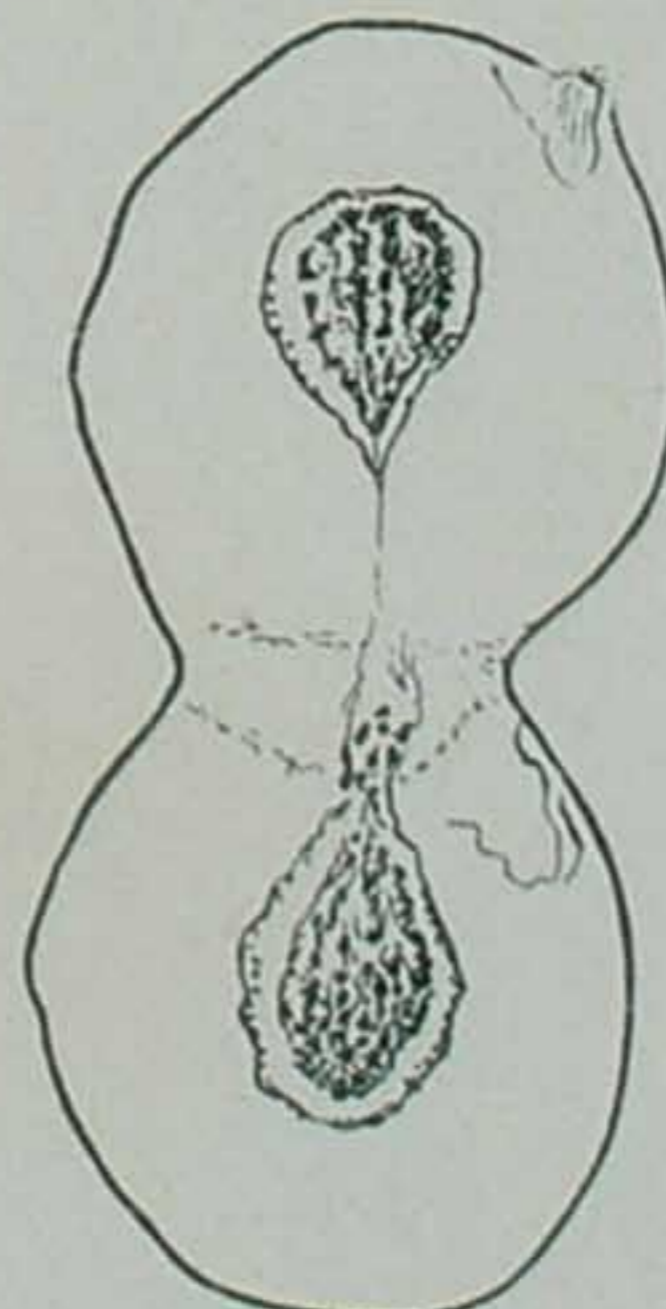
10



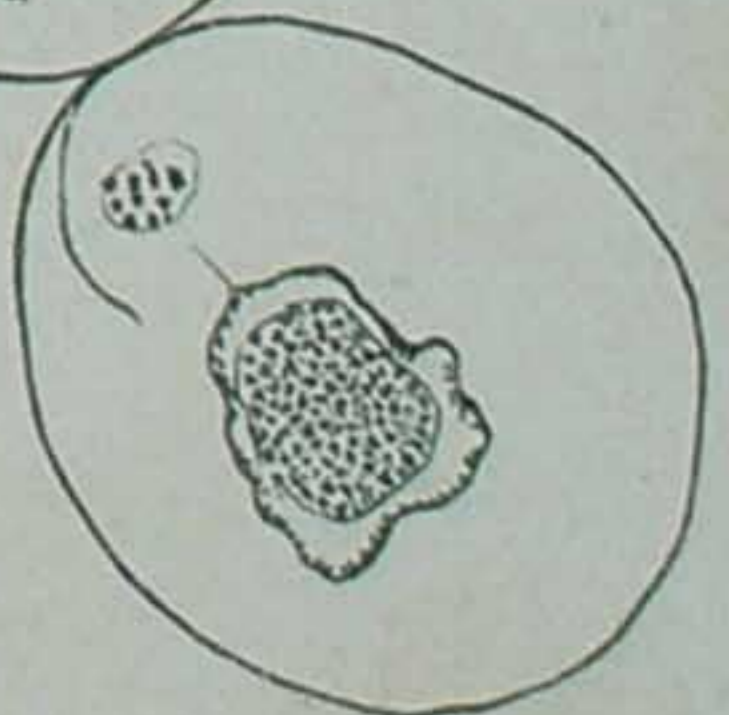
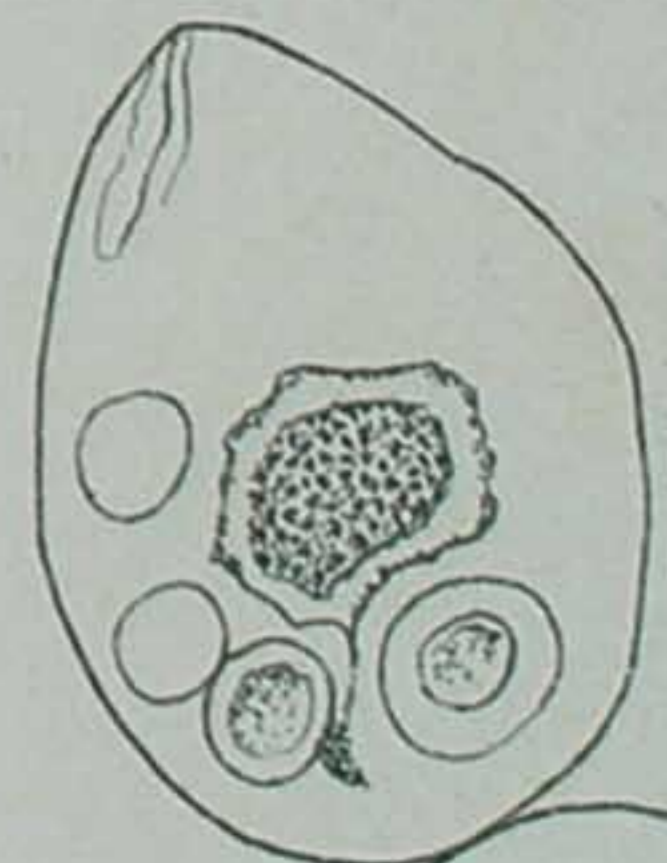
11



12



13



14