

Neue Untersuchungen über die Mitose von *Spirogyra*.

Von

Lothar Geitler, Wien.

(Hierzu 4 Textfiguren.)

Die Einsicht in die ältere Literatur und der Vergleich der drei von mir 1930 ¹⁾ untersuchten *Spirogyra*-Arten zeigt, daß sich die Mitose verschiedener Arten sehr verschieden verhält. Diese Unterschiede beziehen sich jedoch nicht auf das wesentliche Geschehen, wie man früher meinte: die Chromosomen entstehen vielmehr wie in allen anderen Fällen aus dem Außenkern, nicht aus einem „Caryosom“. Meine Untersuchungen haben für dieses — fast letzte — Objekt ergeben, daß BELAR'S Zweifel an der Existenz von Caryosomen auch in diesem Fall berechtigt waren. Die prinzipielle Übereinstimmung der Protistenmitosen mit denen der höheren Pflanzen und Tiere kann heutzutage als gesichert gelten ²⁾.

Anlässlich meiner früheren Untersuchungen über *Spirogyra* habe ich unbedenklich den früher als Amphinucleolus oder Caryosom angesehenen Körper als Nucleolus bezeichnet. Das Studium einer weiteren Art ergibt nun eine gewisse Korrektur, die über den Rahmen der „Caryosomfrage“ und des Problems der Protistenmitosen hinaus von allgemeinem Interesse ist. Die Art, im folgenden als *Spirogyra X* bezeichnet, stammt aus einem Kalthausbecken der Biologischen Station

¹⁾ Arch. f. Protistenk. Bd. 71.

²⁾ Seither ist die Untersuchung von STOLLEY, J., Über ein Centrosom-ähnliches Gebilde und die Kernteilungserscheinungen bei *Spirogyra nitida*, Z. f. Bot., Bd. 23, 1930, erschienen, welche die hier interessierenden Fragen offen läßt. Soweit die Figuren erkennen lassen, verhält sich die Art ähnlich wie *setiformis*.

Lunz. Die Fadenbreite beträgt mehr oder weniger 70μ , die Zellen enthalten meist vier Chromatophorenbänder. Eine Bestimmung ist infolge des Fehlens von Zygoten ausgeschlossen. Die Teilungszeit lag zwischen 7 und 8 Uhr morgens. Die für die hier behandelten Probleme geeignetste Technik bestand in Fixierung in Alkohol-Eisessig 3:1 und Untersuchen in Karminessigsäure. Vergleichsweise wurden mit FLEMMING-BENDA und Sublimatalkohol fixierte, sowie mit Eisenalaun-hämatoxylin gefärbte Präparate verwendet. Als Ergänzung diente FEULGENS Nuclealfärbung. Die Teilung wurde einige Male auch im Leben verfolgt.

Der Ruhekerne besitzt einen großen, annähernd zentral gelegenen Nucleolus, in dem stärker färbbare, unregelmäßig geformte Körper in wechselnder Form eingelagert sind (Fig. 1 a). Das Caryoplasma erscheint im Leben vollkommen homogen; nach Fixierung enthält es achromatische Gerinnsel von gewohntem Aussehen. Während der Prophase wird der Nucleolus homogen, gleichzeitig differenzieren sich aus dem Caryoplasma Chromosomen, die in ihrer Gänze erst auf einem späteren Stadium gut erkennbar werden (Fig. 1 b), da sie nicht nur relativ klein sind, sondern sich anfangs auch wenig färben, also nur an ihrer stärkeren Lichtbrechung erkannt werden können. Sie besitzen einen deutlichen Längsspalt, der allerdings nur bei Fixierung mit Alkohol-Eisessig sichtbar ist. In der späten Prophase wandern sie zentripetal, legen sich dem Nucleolus an und dringen schließlich in ihm ein (Fig. 1 c, d). Gleichzeitig bildet sich die Spindel, zunächst an zwei einander gegenüberliegenden Stellen außerhalb vom Kern, dann auch innerhalb des Kerns, wobei die Kernmembran an den entsprechenden Stellen allmählich unsichtbar wird. Unter Schwund der Kernwand und weiterer Ausgestaltung der Spindel ordnen sich die gespaltenen Chromosomen zur Äquatorialplatte an; sie bleiben dabei in die erhalten gebliebene Nucleolarsubstanz eingebettet, die plattenförmige Gestalt annimmt (Fig. 1 e, 2 a). In Flächenansichten (die man durch Druck auf in venetianischem Terpentin eingebettete Fäden erhält) erkennt man 14 Chromosomen (Fig. 2 a); zwei (im Bild rechts oben) sind allerdings so klein, daß sie vielleicht als Fragmente bzw. als freigewordene Anhängsel aufzufassen sind, wie sie an zwei Chromosomen bei *Spirogyra crassa* (GEITLER, 1930) vorkommen, deren Chromosomenzahl 12 beträgt (Fig. 2 b). Während der Anaphase spaltet sich die Nucleolarplatte in zwei Tochterplatten, die, ohne sich zu verändern, an die Pole wandern (Fig. 1 f, g). Die in ihr liegenden Chromosomen sind in diesem Stadium nicht mehr sichtbar bzw. nur im Anfang schatten-

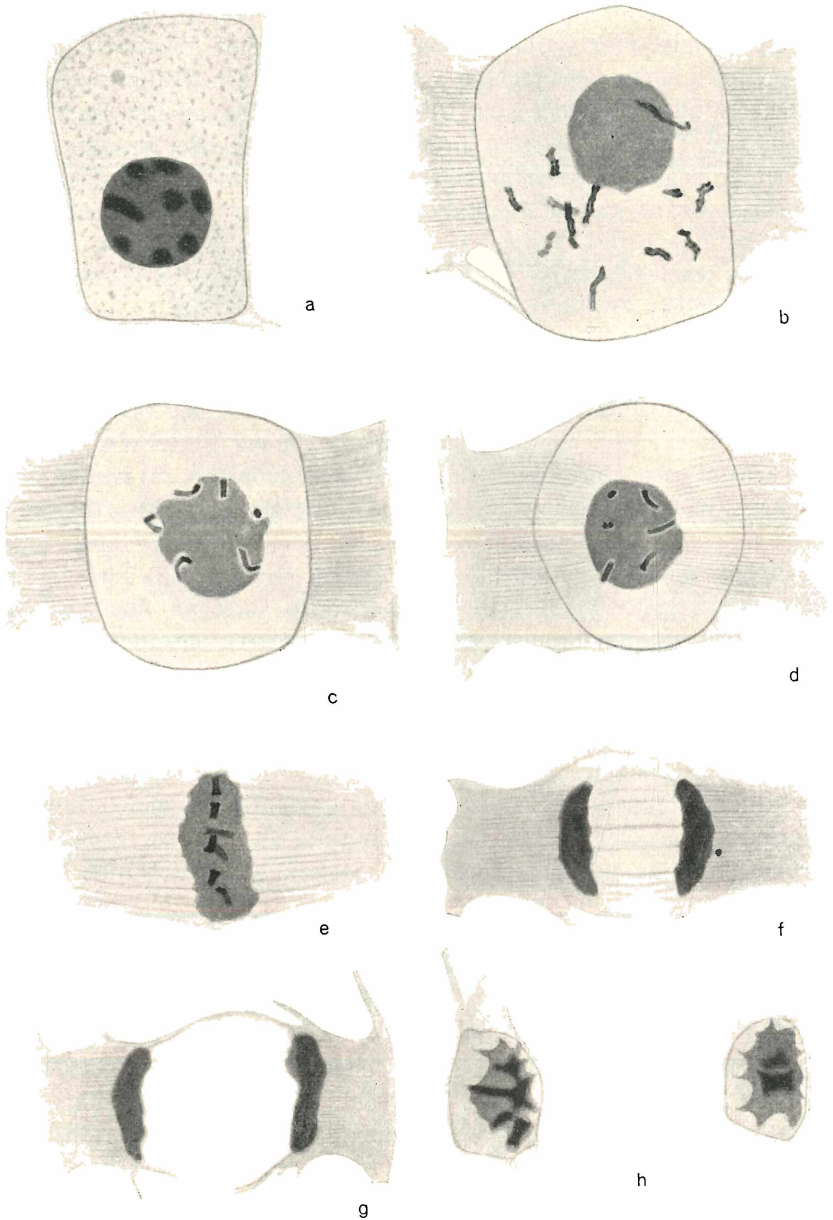


Fig. 1. *Spirogyra X*. a Ruhekern; b mittlere Prophase; c, d späte Prophase: Einwandern der Chromosomen in die Nucleolarsubstanz; e Metaphase; f, g Anaphase (Chromosomen unsichtbar); h Telophase. — Alkohol-Eisessig, Karminessigsäure. Ca. 1000fach.

haft erkennbar¹⁾. Die Telophase ist sehr unübersichtlich und läßt sich wohl kaum ganz naturgetreu fixieren (Fig. 1 h).

Die hervortretenden Merkmale dieser Teilung bestehen in dem Erhaltenbleiben der Nucleolarsubstanz während der ganzen Mitose, dem Einwandern der Chromosomen in dieselbe und dem Unsichtbarwerden der Chromosomen während der Anaphase.

Die Nuclealfärbung ergibt folgendes. Im Ruhekern färben sich winzige Körnchen oder Balken, deren Zahl sich nicht genau feststellen läßt, die jedoch wahrscheinlich Chromozentren sind. Der Nucleolus bleibt völlig ungefärbt. Die Chromosomen der Pro- und Metaphase zeigen positive Reaktion, die Nucleolarsubstanz bleibt wieder ungefärbt. Von der frühen bis zur mittleren Anaphase bleiben die Chromosomen gefärbt und heben sich dadurch von der farblosen Nucleolarsubstanz gut ab — im Gegensatz zu dem Verhalten in Karminessigsäure, wo Chromosomen und Nucleolarsubstanz eine einheitliche und gleichgefärbte Masse bilden²⁾. In der späten Ana- und frühen Telophase lassen sich die Chromosomen auch mittels der Nuclealfärbung nicht mehr unterscheiden, da sie keine oder nur geringe positive Reaktion geben: die gesamte Tochterplatte (Chromosomen + Nucleolarsubstanz) ist in diesem Stadium farblos oder schwach rosa gefärbt. Erst in der späten Telophase treten neben den farblosen Nucleolen jene gefärbten Körnchen auf, die dem Ruhekern eigentümlich sind.

Vergleichen wir die anderen von mir früher untersuchten Arten. *Spirogyra crassa* zeigt im Caryoplasma des Ruhekerns chromatische Brocken, die während der Prophase wahrscheinlich in die Chromosomen eingehen und daher wohl als Chromozentren (sicher nicht

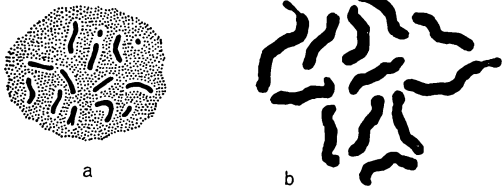


Fig. 2. Metaphasen in Polansicht von a *Spirogyra X*
b *Spirogyra crassa* (b nach GEITLER, 1930). —
Ca. 1000 fach.

¹⁾ Auch im Leben sieht man nur die beiden stark lichtbrechenden Platten auseinanderwandern.

²⁾ Das unspezifische Eisenhämotoxylin färbt ebenso. Karminessigsäure ist sonst allgemein als untrügliches Chromosomenfärbemittel anzusehen. HEITZ (1932, S. 575) schreibt: „Die Karminessigsäurefärbung kann in ihrer Anwendbarkeit in den meisten Fällen als einfacher Ersatz für die Nuclealreaktion gelten. Der Ausfall letzterer kann stets durch das Verhalten der Kernbestandteile gegenüber Karminessigsäure vorausgesagt werden.“ Das Verhalten von *Spirogyra X* zeigt die nur bedingte Richtigkeit dieser Ansicht.

als Nucleolarsubstanz) anzusprechen sind; es entwickelt sich ein typisches Spirem (nicht im Sinne eines einheitlichen Fadens, sondern als Bezeichnung verknäuelter Chromosomen¹⁾). Die 12 Chromosomen ordnen sich zu einer regelmäßigen Äquatorialplatte an (Fig. 2b). In diesem Stadium ist die Nucleolarsubstanz meist ganz verschwunden oder nur in spärlichen Resten vorhanden. Es folgt die Anaphase und die Telophase, in welcher sich die Chromosomen neben den entstehenden Nucleolen im Außenkern zurückbilden. Wenn man von der etwas verspäteten Auflösung der Nucleolarsubstanz absieht, ist der Verlauf der Teilung im wesentlichen der gleiche wie bei irgendeiner Blütenpflanze.

Bei *Spirogyra setiformis* ist das Caryoplasma optisch homogen, die prophasischen Chromosomen sind schwer sichtbar und gehen in der sich im Kernraum ausbreitenden Nucleolarsubstanz unter (Fig. 3). Reste der Nucleolarsubstanz bleiben bis zur Metaphase übrig und ordnen sich zu einer plattenförmigen äquatorialen Ansammlung an, in welcher die Chromosomen eingebettet werden. Während der Anaphase scheint die Nucleolarsubstanz zu schwinden; gleichzeitig werden die Chromosomen im Vergleich zum Metaphasestadium auffallend dick (Fig. 3d—f).

Die dritte Art, *Spirogyra* „sp.“, verhält sich ähnlich wie *setiformis*. Besonders auffallend sind auch bei ihr die Größenveränderungen der Chromosomen zwischen Meta- und Telophase (Fig. 4; vgl. auch meine Photos l. c., Taf. 6, Fig. h—m).

Das Gemeinsame aller Arten liegt darin, daß die Chromosomen während der Prophase aus dem Caryoplasma, nicht aus den Nucleolen entstehen. Auch die extreme *Spirogyra* X verhält sich so; würden allerdings die frühen Prophasestadien übersehen werden, so könnte das Einwandern der Chromosomen in die Nucleolarsubstanz als ein Auswandern aus einem „Caryosom“ mißgedeutet werden²⁾. Die Arten unterscheiden sich aber auffallend durch das verschiedene Verhalten der Nucleolarsubstanz. Es ist zwar klar, daß diese so nahe verwandten Formen nicht ein grundsätzlich verschiedenes Verhalten zeigen können, oder, in einer überwundenen Ausdrucksweise, etwa verschieden hohe phylogenetische Stufen der

¹⁾ Daß die prophasischen und auch die Metaphasechromosomen in meinen Figuren nicht längsgespalten erscheinen, rührt zweifellos von der damals verwendeten Technik her. Eine Nachprüfung mit Alkohol-Eisessigfixierung wird jedenfalls den Längsspalt sichtbar machen.

²⁾ Schon BELAR hat für andere Fälle auf diese Möglichkeit eines Irrtums aufmerksam gemacht.

Kernorganisation darstellen. Durch die auf breiter Basis vorgenommenen Untersuchungen BELAR'S sind wir heute vom Gegenteil überzeugt und zwar deshalb, weil sich alle Beobachtungen, auf welchen sich die konstruierten Stufenleitern „primitiver“ und „höherer“ Kerne aufbauten, als irrig erwiesen haben. Auch *Spirogyra X*, die in früheren Zeiten vielleicht als Beispiel für den „primitiven“ Zustand diffus im Kern lokalisierter Chromosomen gedient hätte, läßt durch

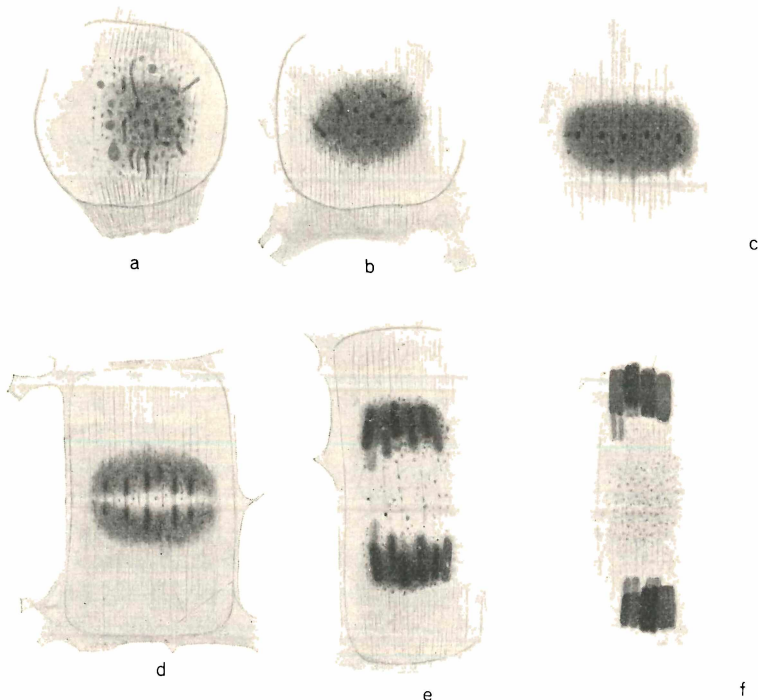


Fig. 3. *Spirogyra setiformis*. a, b späte Prophase; c Metaphase; d frühe, e mittlere, f späte Anaphase. f FLEMMING-BENDA, die anderen Sublimatalkohol (a und f nach GEITLER, 1930). — Ca. 1000fach.

die Verfolgung der Prophase erkennen, daß der Kern eine wesentlich gleiche innere Architektur wie in allen anderen Fällen besitzt.

Der Vergleich der Arten zeigt jedoch, daß mit dem Ausdruck „Chromosom“ in diesen Fällen morphologisch nicht ganz gleiche Bildungen bezeichnet werden. Bei *Spirogyra X* sind die Chromosomen, soweit sie sichtbar sind, „nackt“, gewissermaßen Gerippe, bei *Spirogyra setiformis* und sp. beladen

sie sich während der Anaphase mit einer Substanz; bei *crassa* fehlen derartige Veränderungen. In meiner früheren Mitteilung faßte ich das anaphasische Dickerwerden, ohne es besonders zu verfolgen, als verspätete prophasische Reifung auf und nahm an, daß die Metaphasechromosomen, deren optische Schnitte allein sichtbar waren, entsprechend ihrer Dünne sehr lang wären. Diese Deutung ist jedoch falsch: 1. konnte ich seither in der späten Prophase Chromosomen beobachten, die nicht nennenswert länger als die Anaphasechromosomen sind; 2. ist die Dickenzunahme zu beträchtlich, um sie aus einer bloßen Verkürzung erklären zu können.

Das „Gerippe“ muß als die wesentliche Chromosomensubstanz angesehen werden: sie bestreitet den Formwechsel, besitzt die jedem Chromosom eigentümliche Gestalt, an ihr tritt die Längsteilung auf

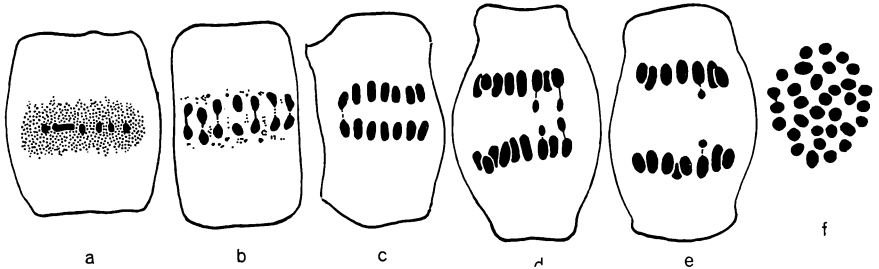


Fig. 4. *Spirogyra* sp. 1930. Metaphase bis mittlere Anaphase; rechts Polansicht einer mittleren Anaphase. — Sublimatalkohol. — Ca. 1000 fach.

(Fig. 1 b). Die in der Anaphase hinzutretende Substanz gehört in diesem Sinne nicht wesentlich zum Chromosom (wohl aber kann man aus der Aufteilung auf die Tochterkerne schließen, daß sie in anderer Hinsicht von Bedeutung ist). Diese mit Karminessigsäure stark färbbare Substanz, die im Ruhekern im Nucleolus lokalisiert ist, wird bei *Spirogyra* X gleichzeitig und in inniger Verbindung mit den Chromosomen transportiert; bei *setiformis* und sp. werden die Chromosomen selbst ihre Träger. Sie kann der Kürze halber als Nucleolarsubstanz bezeichnet werden; daß sie aber nicht unmittelbar mit der Nucleolarsubstanz höherer Pflanzen und Tiere vergleichbar ist, folgt bereits aus ihrer Färbbarkeit mit Karminessigsäure. Obwohl das Verhalten gegenüber Farbstoffen mit größter Vorsicht zu bewerten ist, so nimmt doch gerade die Karminessigsäurefärbung eine Sonderstellung ein (vgl. Anm. 2 S. 13); die Nichtfärbbarkeit ist allgemein ein untrügliches Kennzeichen der Nucleolen, auch bei sämtlichen Flagellaten und Algen, die daraufhin geprüft wurden.

Wie auch die Verhältnisse im einzelnen liegen mögen — ergänzende und diese Darstellung vertiefende Details werden sich wohl aus vergleichenden Untersuchungen weiterer Arten ergeben — ist soviel sicher, daß eine bestimmte Substanz bald eng an den Chromosomen lokalisiert ist, bald während eines Teiles der Mitose sich außerhalb von ihnen befindet.

Wollen wir diese Befunde mit dem Verhalten anderer Mitosen in Beziehung setzen, so ist größte Zurückhaltung geboten, obwohl oder um so mehr als Deutungen nahe liegen, die jedoch durchaus hypothetischer Natur sind. Am wenigsten gilt dies für die Annahme, daß die auf die Chromosomen übergehende Substanz unwichtig ist, d. h., daß sie nicht das „Genoplasma“ im Sinne von REUTER darstellt¹⁾; dies leugnen würde einen Verzicht auf die gesamten Erkenntnisse über Chromosomenindividualität, Kontinuität usw. bedeuten. Es wird mit guten Gründen ja auch angenommen, daß nicht das „Chromatin“ die wesentliche Organisation der Chromosomen ausmacht, sondern daß diese in einem „achromatischen Skelett“ liegt, dem das Chromatin als trophische oder sonstwie physiologisch bedeutungsvolle Substanz an- oder eingelagert ist. Für *Spirogyra* wäre bezeichnend, daß einige der sonst gemeinsam die Chromosomen konstituierenden Substanzen teilweise getrennt vorhanden sind. Es kann aber nicht angenommen werden, daß etwa die bis zur Anaphase „nackten“ Chromosomen „das“ Genoplasma darstellen würden und sonst aus keiner Substanz bestünden; wesentlich ist ihnen nur das Fehlen einer Komponente, die sich eben als Nucleolarsubstanz oder ein Teil derselben darstellt. Die *Spirogyra*-Arten würden also gewissermaßen ein Naturexperiment darstellen, das eine Analyse verschiedener Chromosomensubstanzen gestattet und unmittelbar einen Einblick in sonst nur indirekt erschließbare Zusammenhänge bietet²⁾.

¹⁾ REUTER, E., Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung gewisser Chromosomenfragen. Acta Zool. Fenn., Bd. 9, 1930.

²⁾ Ein ähnliches Verhalten ist wahrscheinlich die Chromatinelimination der Schmetterlinge und wohl auch die „Abschmelzung“ unwesentlicher Chromosomensubstanz in der heterotypischen Prophase von *Alydus* (REUTER). Allerdings ist die Auffassung SEILER's über das Eliminationschromatin wenigstens für ein Objekt (*Ephestia Kühniella*) durch die Untersuchungen WAGNER's³⁾, der keinen morphogenetischen Zusammenhang zwischen der Mittelplatte und den Chromosomen feststellen konnte und durch den negativen Ausfall der Nuclealreaktion (BAUER⁴⁾) fraglich geworden.

³⁾ WAGNER, H.: Samen- und Eireifung der Mehlmotte *Ephestia Kühniella*. Z. Zellforsch. Bd. 12 (1931).

⁴⁾ BAUER, H.: Die FEULGEN'sche Nuclealfärbung in ihrer Anwendung auf cytologische Untersuchungen. Z. Zellforsch. Bd. 15 (1932).

Damit ist bereits ausgedrückt, daß das Chromatin „normaler“ Chromosomen vielleicht teilweise mit der anaphasischen Nucleolarsubstanz von *Spirogyra* vergleichbar wäre, die hier in manchen Stadien von den Chromosomen räumlich getrennt auftritt. Daraus ergibt sich ferner, daß die typischen Nucleolen anderer Formen nicht unmittelbar an der Chromosomenbildung substanziiell beteiligt sind, wie sich dies tatsächlich, entgegen allen Scheingründen (Färbeverhalten, Anlagerung von Chromosomen an die Nucleolen), mit einer an Sicherheit grenzenden Wahrscheinlichkeit ergeben hat. Die *Spirogyra*-Arten zeigen nur, daß es noch andere „Nucleolen“ und anders konstruierte Chromosomen gibt, als wir zu kennen gewohnt sind. Dieser anders geartete Bau bezieht sich jedoch nicht auf den genetisch wesentlichen Teil der Chromosomen, auch nicht auf den morphologisch dafür bedeutungsvollen; soweit die Kleinheit der Objekte eine Beobachtung ermöglicht, lassen sich auch bei *Spirogyra* Chromonemata mit ihrem gewohnten Formwechsel vermuten (vgl. z. B. den geschlängelten Verlauf in Fig. 1 b); er steht auch nicht im Gegensatz zu der üblichen Ausbildung, sondern stellt nur eine Variante, wenn auch eine sehr bemerkenswerte, dar.

Unabhängig von weiteren Deutungen zeigt der Vergleich der *Spirogyra*-Arten, daß eine Substanz vorhanden ist, die, rein topographisch betrachtet, bald als Nucleolarsubstanz, bald als Chromosomensubstanz auftritt, oder, anders ausgedrückt, eine verschieden enge Beziehung zu den Chromosomen zeigt. Bei *crassa* scheint die Substanz dauernd an die Chromosomen gebunden zu sein. Bei *Spirogyra setiformis* und sp. ist die „Beladung“ der Chromosomen mit Substanz während der Anaphase unmittelbar verfolgbar (Fig. 3, 4). Allerdings kann und soll nicht behauptet werden, daß die Substanz dabei gänzlich unverändert bleibt; jedenfalls aber muß, wenn überhaupt in irgendeinem Fall, so für diesen ein morphogenetischer Zusammenhang zwischen Nucleolarsubstanz und einem Teil der anaphasischen Chromosomensubstanz zugestanden werden. Die Chromosomen von *Spirogyra X* sind auffallend klein und gehen während der Anaphase in der erhalten bleibenden Nucleolarsubstanz unter, ohne daß diese an den Chromosomen „individualisiert“ wird. Dabei tritt eine sehr enge Verbindung zwischen Chromosom und Substanz zweifellos ein, was daraus folgt, daß die Chromosomen im Gegensatz zur späten Prophase und Metaphase von keinen artifiziellen Schrumpfräumen (Fig. 1 c—e, 2 a) umgeben sind (wären solche Räume vorhanden, so wären die Chromosomen auch während der Anaphase

leicht kenntlich). Gegen die Annahme, daß bloß eine durch die Fixierung bedingte Verklumpung vorliegt, sprechen folgende Gründe: 1. daß diese „Verklumpung“ nicht auch in der späten Pro- und in der Metaphase erfolgt, wo die gleichen Voraussetzungen für ihren Eintritt herrschen; 2. daß sich auch mit den besten Fixierungsmitteln (FLEMMING-BENDA) das gleiche Aussehen zeigt. Daß allerdings dieses Unsichtbarsein nicht bedeutet, daß die Chromosomen ihre Individualität aufgeben, braucht wohl nicht eigens betont zu werden.

Die Erklärung der auffallenden Anaphase von *Spirogyra X* besteht darin, daß sich zu diesem Zeitpunkt Vorgänge des Chromosomenformwechsels abspielen, die sonst erst in der Telophase eintreten. Auch bei *Spirogyra setiformis* und sp. besteht in der frühen Telophase keine Möglichkeit, die Chromosomen von der Nucleolarsubstanz zu unterscheiden. Die Chromosomen verschwinden hier als distinkte Individuen, genau so wie es in manchen homogen erscheinenden pflanzlichen und tierischen Ruhekernen der Fall ist. Erst in der späten Telophase tritt, wie erwähnt, distinkte Chromosomensubstanz in Gestalt kleiner Körnchen auf¹⁾.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß *Spirogyra X* den extremsten Typus unter den bisher beschriebenen Mitosetypen der Gattung darstellt. Das andere Extrem bildet die fast nach dem Normalschema ablaufende Mitose von *Spirogyra crassa*. Das Verhalten von *Spirogyra* bietet im übrigen keine Stütze für die alte Caryosom- oder Amphinucleolenhypothese; denn der wesentliche Teil der Chromosomen entsteht wie in allen Fällen aus dem Caryoplasma²⁾. Ebensowenig ergibt sich aus diesen Befunden eine Stütze für die Annahme, daß die Nucleolen anderer Formen substanziell an der Bildung der Chromosomen beteiligt sind. Weitere bereits begonnene Untersuchungen an anderen Arten werden wohl zur Klärung mancher Teilprobleme beitragen und zeigen, ob die hier vorgebrachte, hypothetische Auffassung haltbar ist oder durch eine bessere ersetzt werden kann.

¹⁾ Vgl. GEITLER, L., Untersuchungen über den Kernbau von *Spirogyra* mittels FEULGEN'S Nuclealfärbung. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. 53, 1935. (Anm. während der Korr.)

²⁾ Die nicht ganz aufgeklärten Micronuclei mancher Ciliaten, die ein Caryosom zu besitzen scheinen, erklären sich wohl in der Art von *Navicula radiosa*; d. h. es sind die während der Kernruhe persistierenden Teile der Chromosomen (d. h. wohl ihre Chromonemata) im Zentrum des Kerns zu einem Ballen vereinigt, der aber weder als Caryosom aufgefaßt werden kann, noch ein chromatinhaltiger Nucleolus ist (GEITLER, Arch. f. Protistenk. Bd. 68, 1929).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1935

Band/Volume: [85_1935](#)

Autor(en)/Author(s): Geitler Lothar G.

Artikel/Article: [Neue Untersuchungen über die Mitose von Spirogyra.
10-19](#)