

Sind die Vorgänge bei der Mitose von *Ceratium* heute völlig geklärt?

Von
A. Borgert, Bonn.

Mit 5 Abbildungen im Text..

Nachdem Lauterborn¹⁾ im Jahre 1895 seine Untersuchungen über Kern- und Zellteilung von *Ceratium hirundinella* O. F. M. veröffentlicht hatte und etliche Jahre später auch marine Arten der gleichen Gattung genauer untersucht worden waren, konnte es eine Zeit lang wohl so scheinen, als ob bei der erstgenannten, im Süßwasser lebenden Spezies in wesentlichen Punkten andere Verhältnisse der Kernteilung bestehen, als bei den meerbewohnenden Formen. So finden wir denn auch noch in der 1916 erschienenen vierten Auflage von Doflein's Lehrbuch der Protozoenkunde den Kernteilungsmodus von *Ceratium hirundinella*, wie ihn Lauterborn beschrieb, und die bei *Ceratium tripos* und anderen Arten des Meeres von mir festgestellte Kernteilungsform²⁾ als zwei Beispiele verschiedener Teilungsart dargestellt.

Ich gebe hier zwei einander entsprechende Stadien im Bilde wieder. Abb. 1 (nach Lauterborn) bezieht sich auf *C. hirundinella*, Abb. 2 (nach Borgert) auf *C. tripos*.

Die bei diesen einander nahe verwandten Formen scheinbar bestehenden Unterschiede ließen eine Nachprüfung

1) Lauterborn, R. 1895. Protozoenstudien. I. Kern- und Zellteilung von *Ceratium hirundinella* O. F. M. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 59. 1895.

2) Borgert, A. 1910. Kern- und Zellteilung bei marinen *Ceratium*-Arten. In: Archiv f. Protistenkunde. Bd. 20. 1910.

der älteren Untersuchungen Lauterborn's erwünscht erscheinen, und gern hätte ich die genannte Süßwasserart zum Vergleich herangezogen. Leider konnte ich aber in Bonn nicht das nötige Material bekommen.

So blieb denn die Entscheidung der Frage zunächst auf dem Punkte stehen, daß bei *Ceratium hirundinella* eine Form der Kernteilung angetroffen wird, die nur mit gewissen Einschränkungen als Mitose zu bezeichnen ist, während uns bei den marinen Ceratien — augenscheinlich allgemein — ein Kernteilungsmodus entgegtritt, der wichtige

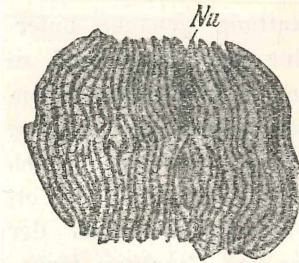


Abb. 1.

Ceratium hirundinella.
Teilung der Aequatorial-
platte. Nach Lauterborn.

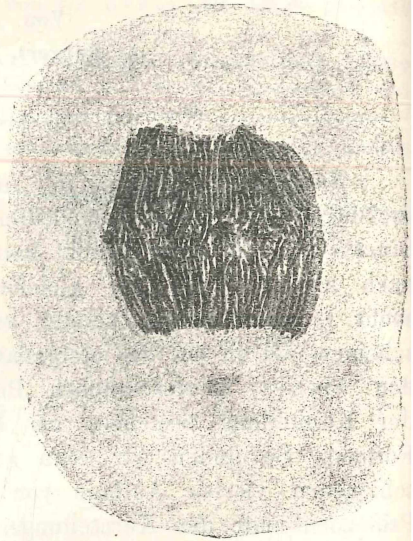


Abb. 2.

Ceratium tripos. Gleiches Stadium
wie Abb. 1. Nach Borgert.

Merkmale der indirekten Kernhalbierung, vor allem das Auftreten eines Knäuelstadiums und ebenso Längsspaltung der fadenförmigen Chromosomen aufweist¹⁾.

Unter diesen Umständen sah sich Géza Entz (1921) veranlaßt, die von Lauterborn an *Ceratium hirundinella*

1) Nur Jollos (1910) schreibt den marinen Ceratien eine im wesentlichen ähnliche Form der Teilung der chromatischen Kernsubstanz zu, wie sie Lauterborn für seine Süßwasserart angibt. Vgl. Jollos, Dinoflagellatenstudien. In: Archiv für Protistenkunde, Bd. 19. 1910.

Sind die Vorgänge bei der Mitose von *Ceratium* heute völlig geklärt? 3

angestellten Untersuchungen von neuem aufzunehmen¹). Während Lauterborn Knäuel und Chromosomenspaltung bei dem in Rede stehenden Süßwasser-*Ceratium* nicht fand, stellt Géza Entz (l. c., p. 424) nunmehr fest, daß „die Kernteilung von *Ceratium hirundinella* ähnlich dem, wie dies von Borgert für marine Ceratien angegeben wird“, verläuft. Entz fährt dann fort: „Auch an *Ceratium hirundinella* läßt sich ein aufgeteiltes Spirem konstatieren, mit der Länge nach gespaltenen Chromosomen; es entsteht eine Äquatorialplatte mit sehr langen Chromosomen, welche quergeteilt werden und deren eine Gruppe gegen den einen, die andere gegen den anderen Pol wandert.“ Auch die Menge der Chromosomen ist nach Géza Entz bei *Ceratium hirundinella* von der gleichen Größenordnung, wie ich sie für *Ceratium tripos* angegeben habe. Ich schätzte bei letzterer Art ihre Zahl auf ungefähr 200, Entz greift etwas höher: 264—284²).

In einem Punkte nur glaubt Géza Entz meinen auf die marinen Ceratien sich beziehenden Angaben nicht zustimmen zu können, nämlich hinsichtlich der Struktur des ruhenden Kernes. Géza Entz meint, daß im Ruhezustande bei *Ceratium hirundinella* das Chromatin gelegentlich in Gestalt einzelner dicht gelagerter Kügelchen angeordnet sei, „die schiefe Reihen mit etwa 60gradigem Winkel“ bilden. Diese Struktur soll besonders deutlich an auf dem Objektträger angetrockneten und nach Giemsa gefärbten Exemplaren zu beobachten sein. Ob sich diese Untersuchungsmethode, vor allem für einen Kern von der Größe, wie *Ceratium* ihn

1) Géza Entz. 1921. Über die mitotische Teilung von *Ceratium hirundinella*. In: Archiv für Protistenkunde. Bd. 43. 1921.

2) Die Angabe von Géza Entz (l. c., p. 425), daß ich auf Grund eigener Untersuchungen an *Ceratium hirundinella* nennenswerte Unterschiede im Verlauf der Kernteilung gegenüber den marinen *Ceratium*-Arten festgestellt hätte, beruht auf einem Irrtum des genannten Autors. Ich hatte vielmehr besonders erwähnt (l. c., p. 2), daß mir „*Ceratium hirundinella* nicht zur Verfügung stand“ und hatte mich an der von G. Entz bezeichneten Stelle (p. 38—39) ausdrücklich auf Lauterborn's Angaben bezogen, bei deren Zugrundelegung sich Verschiedenheiten ergeben würden.

besitzt, sonderlich eignet, will ich nicht näher erörtern. Nur das eine sei gesagt, daß die von den Enden her gesehenen Chromatinfäden, die in Reihen angeordnet sind, eine solche Struktur wohl vorzutauschen vermögen; man könnte sie auch aus meinen entsprechenden Abbildungen (l. c., Taf. I, Abb. 1 und 2) herauslesen. Es möchte aber auch sein, daß es, wie Schneider¹⁾ (1924) für das marine *Ceratium tripos* glaubt feststellen zu können, neben den Kernen mit Fadenstruktur auch noch „wirklich ruhende“ Kerne mit Chromatinkügelchen gibt, die aber seltener zu finden seien, als solche mit fädiger Anordnung der chromatischen Substanz.

Endlich wäre noch die Frage zu klären, wie es mit der Ausbildung eines besonderen Teilungsorganells, eines Nucleocentrosoms oder centriolenähnlicher Bildungen bei *Ceratium hirundinella* bestellt ist. Lauterborn fand nichts derartiges, wenn man nicht jenes stäbchenförmige, sich bei der Teilung durchschnürende Gebilde hier heranziehen will, das Lauterborn (l. c., p. 180) offenbar mit Recht als einen in Teilung begriffenen Nucleolus zu deuten geneigt ist (vgl. Abb. 1, Nu.). Jollos, und ebenso Hartmann, sprechen sich in dieser Frage recht bestimmt aus, und zwar in dem Sinne²⁾, daß bei *Ceratium hirundinella* ein Nucleocentrosom vorhanden sei, welches nach Jollos „ganz wie bei den marinen *Ceratium*-Arten den ersten Anstoß zur Kernteilung“ gibt. Hartmann fügt hinzu, „daß die Teilung des Nucleocentrosoms bei *Ceratium hirundinella* schon bei den Spätnachmittagsfängen beobachtet wird“ und daß „von diesem Gebilde die ganze Kernteilung eingeleitet wird“.

Dem steht gegenüber, daß Géza Entz bei seinen neueren Untersuchungen an *Ceratium hirundinella* centriolen-

1) Schneider, Hans. 1924. Kern und Kernteilung bei *Ceratium tripos*. In: Archiv f. Protistenkunde. Bd. 48, 1924.

2) Vgl. die Ausführungen in der Diskussion zu meinem 1910 in Graz gehaltenen Vortrag „Über eine neue Form der Mitose bei Protozoen“. In: Verhandlungen des VIII. Internationalen Zoologen-Kongresses zu Graz. Jena 1911, p. 418.

ähnliche Teilungsorganellen nicht auffinden konnte¹⁾ und, wenn Jollos vergleichsweise auf die marinen *Ceratium*-Arten verweist, so ist dies, wie mir scheint, nicht sehr geeignet, seine Angabe zu bekräftigen, denn Jollos steht unter allen Autoren, die sich mit den letztgenannten Formen näher beschäftigt haben, isoliert mit seiner Ansicht. Auf diese Dinge habe ich weiter unten zurückzukommen. Das Eine nur sei hier noch bemerkt: Die Verhältnisse bei den meerbewohnenden Ceratien sind mir durch meine eigenen Untersuchungen vertraut und, wenngleich ich die in Betracht kommenden Ausführungen von Jollos für diese Formen nicht bestätigen kann, so vermag ich in Fragen, die *Ceratium hirundinella* betreffen, doch nicht aus eigener Anschauung zu urteilen. Es wäre ja immerhin möglich, daß ungeachtet des weitgehenden Parallelismus in den Teilungsvorgängen gerade hinsichtlich dieses Punktes Unterschiede beständen. Ich werde am Schluß auch noch eine andere bisher nur für die marinen Ceratien festgestellte Besonderheit zu berühren haben.

Wenden wir uns den meerbewohnenden *Ceratium*-Arten zu, so sind bei diesen die Verhältnisse der Kernteilung in neuerer Zeit wiederholt studiert worden. Die Beschaffung von Untersuchungsmaterial ist relativ leicht. Das marine *Ceratium tripos* vor allem tritt zu bestimmten Zeiten in der Ostsee so massenhaft auf, daß man es in beliebigen Mengen leicht erhalten kann. Mit dieser Art habe ich mich (1910), neben einer Reihe anderer Spezies, besonders eingehend beschäftigt, und auf sie beziehen sich auch die Teilungsbilder, die Doflein in seinem Lehrbuch wiedergegeben hat. Die gleiche Art hatte zu den von Jollos (1910) untersuchten Dinoflagellaten gehört. Kürzlich hat dann noch Schneider (1924) zur Klärung der Widersprüche, die zwischen den An-

1) Die Angaben von Géza Entz (1921, p. 424 u. 425) lauten wörtlich: „Centriolen sind nicht aufzufinden“, „eine Mitose ohne Centriolen“. Es sei dazu bemerkt, daß die Bezeichnungen Nucleo-centrosom, Caryosom und Centriol in den vorliegenden Arbeiten über *Ceratium* andauernd wechselnd gebraucht werden.

gaben von Jollos und den meinigen bestehen, *Ceratium tripos* zum Gegenstand erneuter Studien gemacht.

Umstritten war zunächst schon die Frage, ob es bei *Ceratium tripos* zur Ausbildung eines Knäuelstadiums kommt, vor allem aber auch, ob die Chromosomen eine Längsspaltung erfahren, bzw. als Doppelbildungen in die Erscheinung treten. Eins wie das Andere sollte nach Lauterborn (l. c.) bei *Ceratium hirundinella* fehlen und Jollos schließt sich ihm in dieser Frage bezüglich der marinen Ceratien an.

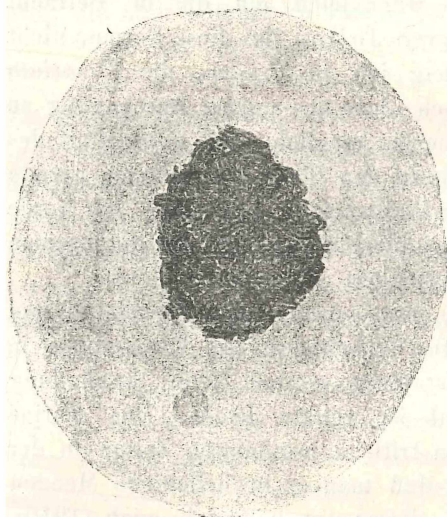


Abb. 3.

Ceratium tripos. Knäuelstadium (segmentierter Knäuel). Nach Borgert.

„Gerade bei einer eingehenden Nachprüfung“, schreibt Jollos (l. c., p. 193), „muß man die Genauigkeit und Vollständigkeit seiner Beobachtungen immer von neuem bewundern“. So glaubte denn Jollos bei *Ceratium tripos* ganz entsprechende Verhältnisse, wie sie Lauterborn schildert, gefunden zu haben. Als ich dann das Vorhandensein eines typischen Knäuels an meinem sorgfältig fixierten Material feststellte (vgl. Abb. 3), vermutete Jollos, daß mir eine Täuschung begegnet sei, hervorgerufen durch unzureichende Konservierung meiner Objekte. Auch in der Frage der Chromosomenspaltung nahm Jollos eine ablehnende Haltung ein¹⁾.

War schon von vornherein ersichtlich, daß nur bei einem besonders guten Erhaltungszustand die von mir beschriebenen Einzelheiten erkennbar sein konnten, so mußte jeder Zweifel für

1) Vgl. Borgert, Verhandlungen in Graz, 1911, p. 411.

Sind die Vorgänge bei der Mitose von *Ceratium* heute völlig geklärt? 7

diejenigen schwinden, die in Graz Gelegenheit hatten, die vorgeführten Präparate in Augenschein zu nehmen.

Nun hat, wie schon bemerkt, der aus der Cytologenschule Strasburger's hervorgegangene Botaniker Hans Schneider sich der Mühe unterzogen, die Kernteilungsvorgänge bei *Ceratium tripos* nachzuprüfen. Zunächst stellt Schneider dabei fest, daß er das Knäuelstadium, das Jollos nicht bemerkt hatte, ebenfalls beobachtet habe. Schneider's Abbildung (l. c., Taf. 13, Abb. 2) läßt erkennen, daß er die gleichen Verhältnisse

vor sich hatte, wie sie von mir geschildert worden waren. Auch bezüglich der sich an diesen Zustand anschließenden Stadien befindet sich Schneider in voller Übereinstimmung mit meiner Darstellung. Die Zusammenlagerung der Fadenpaare zur tonnenförmigen Äquatorialplatte (vergl. Abb. 4), die Querteilung der Fadenpaare unter Ausbildung einer in Gestalt zarter

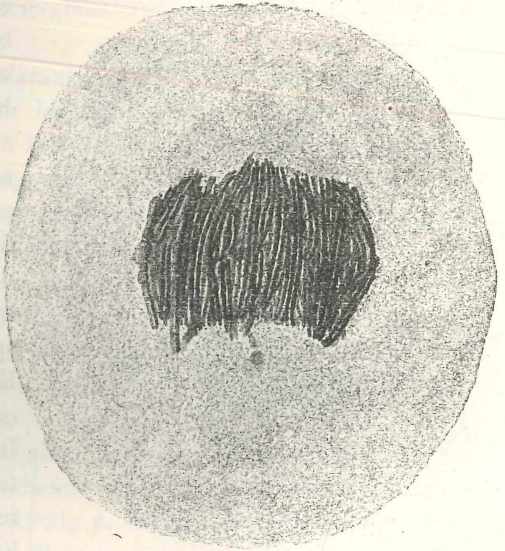


Abb. 4.

Ceratium tripos. Chromosomen zur Äquatorialplatte zusammengelagert. Nach Borgert.

faserigen Fasern zu Tage tretenden Spindel (vgl. Abb. 5) sind hier anzuführen; ebenso stellt die von Schneider gegebene Schilderung der der Querteilung folgenden und zur Rekonstruktion der Tochterkerne führenden Vorgänge eine Bestätigung meiner Befunde dar.

Allerdings entscheidet sich Schneider hinsichtlich der Bedeutung der Paarigkeit der Chromosomen im Knäuel für die von mir schon (l. c., p. 39) angedeutete Möglichkeit, daß es

sich vielleicht nicht um einen Spaltungs-, sondern einen Zusammenlagerungsprozeß handle. Die von mir bevorzugte Deutung, daß die Mitose bei *Ceratium* infolge einer Spaltung der Kernfäden und anschließender Querteilung derselben zu einer Verdoppelung der Chromosomenzahl bei den Tochterindividuen führe, und daß nachfolgende Amitose diese Verdoppelung wieder rückgängig mache oder, besser gesagt, wieder ausgleiche, diese Auffassung möchte Schneider nicht zu der seinen machen. Für Schneider nimmt das Problem die Form an:

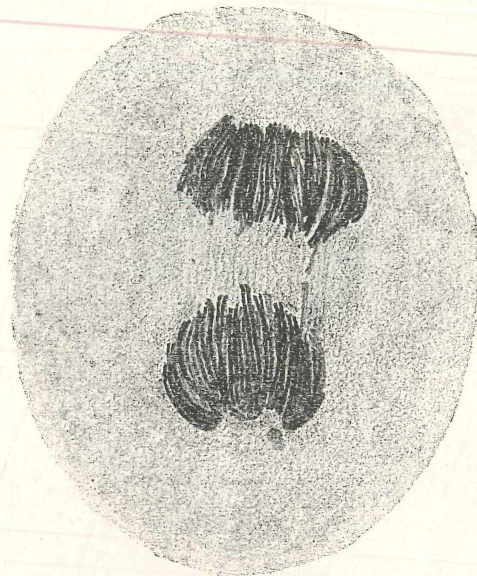


Abb. 5.

Ceratium tripos. Späteres Tochterplattenstadium. Nach Borgert.

entweder keine Spaltung, sondern paarweise Annäherung der Kernfäden im Knäuelstadium, wie ich dies als Eventualität erwogen hatte oder spätere Wiederverschmelzung der Fäden nach voraufgegangener Längsspaltung, wie Géza Entz (l. c., p. 425) es für möglich hält. In beiden Fällen hätten wir die beobachtete Paarigkeit der Kernfäden in den Teilmuständen vom Knäuel bis zum in Rekonstruktion begriffenen Tochterkern

erklärt, ohne mit einer Verdoppelung der Chromosomenzahl rechnen zu müssen, doch meint Schneider in Bezug auf die Klärung dieser Frage, daß die Untersuchung auf keinen Fall leicht sein wird.

Für mich, der ich mit dem Bestehen einer fädigen Verteilung des Chromatins im ruhenden Kern eine Halbierung der Zahl der Kernsegmente bei Gelegenheit der Amitose

Sind die Vorgänge bei der Mitose von *Ceratium* heute völlig geklärt? 9

annehme, würde sich damit allerdings von dem andern Standpunkte aus die Frage erheben, auf welche Weise nun die „Normalzahl“ der Chromosomen wiederhergestellt wird. Als Parallelfall stehen mir dabei die für *Aulacantha* unter den Radiolarien von mir festgestellten Verhältnisse vor Augen. Auch diesem Gegenstande wäre erneut Beachtung zu schenken.

Es bliebe jetzt noch die Frage zu klären, ob bei *Ceratium tripos* oder anderen Meeres-Ceratiien ein Teilungsorganell an den Vorgängen der Mitose beteiligt ist. Jollos spricht, wie bereits bemerkt, von einem „Nukleocentrosom“ bei den marinen Ceratiien.

Demgegenüber ist darauf hinzuweisen, daß außer Jollos kein anderer Untersucher bei marinen Ceratiien ein derartiges Teilungsorganell fand. Ich habe auf diesen abweichenden Befund, soweit meine eigenen Untersuchungen in Frage kommen, früher schon zur Genüge hingewiesen. Jetzt bestätigt auch Schneider das Fehlen eines solchen Gebildes. Ich zitiere seine Worte: „Von einem ‚Nucleocentrosom‘, wie es Jollos beschreibt, von seiner Teilung, von einer ‚Desmose‘ habe ich nichts wahrgenommen“ und weiter: „*Ceratium* hat kein Centriol, und Jollos ist wohl einem Irrtum zum Opfer geworden.“

Wer kritisch die Angaben von Jollos liest, wird die für ihn selbst offenbar bestehende Unsicherheit nicht verkennen können. Schon früher (1911, p. 413) habe ich auf gewisse bei Jollos sich findende Widersprüche aufmerksam gemacht. Einerseits wird von ihm (1910, p. 196) angegeben, daß das Caryosom bei *Ceratium* „an Bedeutung sehr eingebüßt“ hat, und ferner: die Kernstränge bilden und teilen sich selbständig, „also häufig auch vor der Teilung des ‚Nucleocentrosoms‘“, „mitunter können sogar schon die Kernhälften weit auseinander gerückt sein, während das Nucleocentrosom noch als einheitliches Körperchen in der Mitte zwischen ihnen liegt“. An anderer Stelle dagegen (1911, l. c.) heißt es, daß es bei *Ceratium* „den ersten Anstoß zur Kernteilung gibt“. Dann weiter: „In dem ständigen Vorhandensein die Teilung einleitender Centriole stimmt also *Ceratium* mit *Gymnodinium* vollkommen überein.“

Schneider stellt (l. c., p. 309 u. 310) diese widerspruchsvollen Angaben in noch etwas ausführlicherer Form einander gegenüber und beleuchtet die Unsicherheit, die auch in anderen das Nucleocentrosom von *Ceratium* betreffenden Ausführungen bei Jollos hervortritt.

Wie die Dinge gegenwärtig liegen, dürfte eine erneute Untersuchung unter Anwendung der bisher angewandten Methoden und Hilfsmittel in der vorliegenden Frage wesentlich Neues kaum zu Tage fördern.

Anders verhält es sich vielleicht hinsichtlich des von mir als „Nebenkörper“ bezeichneten Gebildes, das ich bei sämtlichen von mir untersuchten marinen Ceratien vorfand, das jedoch allen früheren Beobachtern, einschließlich Jollos, entgangen war. Was ich über diesen eigenartigen Zellbestandteil feststellen konnte, der auf den Abbildungen 2 bis 5 sichtbar ist, habe ich in meiner ausführlichen Arbeit über Kern- und Zellteilung bei marinen *Ceratium*-Arten gesagt und dabei verschiedene Möglichkeiten bezüglich der substantziellen Natur und sonstigen Bedeutung dieses Körperchens erwogen. Schneider bestätigt das Vorhandensein des Nebenkörpers und das von mir Gesagte, doch ist er nicht in der Lage, weitere Beiträge zur Deutung dieses Gebildes zu liefern. Bemerkenswert ist, daß trotz der sehr weitgehenden Übereinstimmung, die nach den Untersuchungen von Géza Entz an *Ceratium hirundinella* hinsichtlich der Teilungsvorgänge bei dem Süßwasserceratium einerseits und den marinen Ceratien auf der andern Seite besteht, für erstere Art ein Nebenkörper von keinem der bisherigen Autoren erwähnt wird. Bei weiteren Untersuchungen an Ceratien wäre dieser Punkt neben den anderen angedeuteten Fragen der Beachtung wert.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des naturhistorischen Vereines der preussischen Rheinlande](#)

Jahr/Year: 1926

Band/Volume: [82](#)

Autor(en)/Author(s): Borgert Adolf

Artikel/Article: [Sind die Vorgänge bei der Mitose von Ceratium heute völlig geklärt? 1-10](#)