

## Beiträge zur Kenntnis der Karyologie der Diatomeen.

Von

Dr. B. v. Chohnoky (Budapest, Ungarn).

(Hierzu 41 Textfiguren.)

---

Am Anfang April des laufenden Jahres konnte ich glücklicherweise ein sehr günstiges Material im Veresegyházer See (in der Nähe der Stadt Budapest) einsammeln, das auffallend viel sich sexuell vermehrende Individuen der Art *Cymbella cistula* (HEMPR.) GRUN. enthielt. Das Material bestand aus Aufwuchsdiatomeen einer kleinen Zementmauer in der Nähe des Abflusses des genannten Sees, wo ich Diatomeen stets in reichlicher Menge auffinden konnte. Als ich das Material im Laboratorium untersuchte, und sich reiche Auxosporenbildung feststellen ließ, habe ich Fixierungen mit verschiedenen Mitteln vorgenommen. Zur Fixierung bediente ich mich der bei den Diatomeen gut bewährten Bonner Mischung (eine Art FLEMMING'sche Lösung, fertig von der Fa. HOLLBORN bezogen) und des ebenfalls gut brauchbaren Sublimatalkohol nach SCHAUDINN. Da ich damals auch Chromsäure und Chromsäuregemische bei anderen Untersuchungen zu brauchen genötigt war, habe ich auch diese an diesem Materiale erprobt, leider mit absolut negativen Erfolg. Wie ich bereits manchmal betont habe, sind diese Mittel bei der Fixierung von Diatomeen vollkommen unbrauchbar. Die fixierten Materialien habe ich besonders sorgfältig gefärbt, da ich diesmal besonders klare Bilder erzielen wollte. Von den von mir hier gebrauchten vielen Färbemitteln bewährten sich am besten Hämalaun nach P. MAYER, aber nur nach energischer Differenzierung, ferner Karmalaun nach P. MAYER, den ich auch ohne besondere Differenzierung brauchen konnte, Nucplascoll, ein Farbgemisch der Fa. HOLL-

BORN, und Picrocarmin-Anilinblau nach HOLLBORN. Ich muß auf die zwei letztgenannten Lösungen besonders aufmerksam machen, da diese im Gebrauch sehr bequem und zuverlässig sind. Durch sie können die lästigen, gefährlichen und zeitraubenden Manipulationen auf ein Minimum reduziert werden. Außerdem liefern sie selbstverständlich klare und schöne Bilder. Damit möchte ich keinesfalls ausdrücken, daß die übrigen gebräuchlichen Färbemittel vollkommen unbrauchbar sind. In diesem Falle ist aber die Färbung eine ziemlich schwierige Frage, da die Gametenmutterzellen doch in toto untersucht werden müssen. Die Gallerte färbt sich aber mit den gewöhnlichen Kernfarbstoffen so stark an, daß dann die Untersuchung der feineren Details unmöglich wird. In dieser Hinsicht wirkten Hämatoxylin-Eisenalaun nach HEIDENHAIN, Multicolor-Solution der Fa. HOLLBORN u. a. m. besonders ungünstig. Nach Hämalaun habe ich meistens Rubin S, nach Karmin Lichtgrün F. S. als Gegenfarbe verwendet. Da von dem letztgenannten Farbstoff vielfach behauptet wurde, daß sie recht wenig haltbar sei, kann ich nicht versäumen zu bemerken, daß ich vor mehr als vier Jahren verfertigte, mit Lichtgrün gefärbte Präparate in meiner Sammlung aufbewahre, die auch heute noch tadellos ihre ursprüngliche Färbung zeigen. Sie sind allerdings mit „Canadabalsam neutral in Xylol gelöst“ nach HOLLBORN verfertigt. Präparate, die ich damals in Glycerin und Glyceringelatine verschlossen habe, zeigen dagegen keine Spur der ehemaligen Lichtgrünfärbung mehr.

Die Schilderung des microtechnischen Verfahrens war in diesem Falle deshalb von einiger Wichtigkeit, da die bisher bekannt gewordenen Tatsachen über die Reduktionsteilung der Diatomeen die Einzelheiten dieses Vorganges nicht mit wünschenswerter Ausführlichkeit schilderten. Die Eigentümlichkeiten der Chromosomenbildung, die neuerdings bei anderen Lebewesen (Tiere) entdeckten Regelmäßigkeiten der Paarung und Spaltung der Chromosomen, war bei den Diatomeen so ungenügend bekannt, daß man auf Grund der bisher vorliegenden Veröffentlichungen einen von dem allgemein verbreiteten abweichenden Modus anzunehmen geneigt war. Von den früheren Mitteilungen möchte ich nichts erwähnen, da diese die charakteristischen Zustände der Reduktionsteilung nicht beschrieben haben und sich hauptsächlich mit Veränderungen im Zelleibe beschäftigten, die heutzutage nicht mehr als charakteristisch und wichtig erscheinen können (z. B. Einzelheiten im Verhalten der Zentrosomen usw.). Die ersten ausführlichen Mitteilungen über die Reduktionsteilung der Diatomeen finden wir bei GETTLER (1927 a),

der bei *Cymbella lanceolata* die Reduktion mit der nötigen Zuverlässigkeit nachgewiesen hatte. Diese Schilderung ist zugleich die ausführlichste, die mir über diesen Vorgang bei den Diatomeen bekannt geworden ist und gleichzeitig so gründlich, daß sie durch die späteren Untersuchungen vielfach nur bestätigt werden konnte. Wie ich später zeigen möchte, müssen aber die Angaben GEITLER's teilweise erweitert und zum Teil anders gedeutet werden, als es GEITLER getan hatte. GEITLER hat in seinen späteren Untersuchungen die durch ihn bei *Cymbella* festgestellten und für charakteristisch gehaltenen Zuständen — wie Synapsis und Diakinese — auch bei anderen Diatomeen nachgewiesen. Er konnte, wenn auch viel kürzer dargestellt, die Einzelheiten der Prophase der heterotypen Teilung bei *Cocconeis placentula* (1927 b) nachweisen, wo er auch bei der Parthenogenese Synapsis und Diakinese zu Gesicht bekommen konnte. Bei *Nitzschia subtilis* (1928 a) ergaben seine Untersuchungen ebenfalls den Nachweis der beiden obengenannten Charakterstadien. Ich selber konnte bei *Anomoeoneis sculpta* (CHOLNOKY, 1928) und später auch bei *Gomphonema olivaceum*, *G. intricatum*, *Cymbella lacustris*, *C. ventricosa* und *C. prostrata* (1929) Synapsis und Diakinese sehen. K. I. MEYER hatte die genannten beiden Zustände bei *Gomphonema geminatum* festgestellt (1929). Ja auch bei den Centricae wurde über Synapsis und Diakinese gesprochen, und die gesehenen Bilder, die zwar unklar, und wie mir scheint, auch etwas willkürlich gedeutet waren, wurden von GEITLER (1931) als wahrscheinliche Beweise dafür angeführt, daß die zentrischen Diatomeen den pennaten gleich Diplobionten seien (PERSIDSKY 1929).

In den hier angeführten Fällen, in welchen wirklich Zustände der heterotypen Teilung vorhanden waren, kann aber nirgends eine genetisch unbedingt zusammenhängende Schilderung dieser Erscheinungen vorgefunden werden. So schien die diesbezügliche Untersuchung der Reduktionsteilung bei *Cymbella cistula* gewisses Interesse zu bieten, da die bisherigen Unklarheiten nur auf dieser einzigen Weise beseitigt werden konnten. Das beschriebene Material bot eben zu der Untersuchung der Prophase der heterotypen Teilung genügende Möglichkeiten, da in demselben alle möglichen Zustände derselben Phase reichlich vorhanden waren. Die eingehende Untersuchung ergab eine von den bisherigen Kenntnissen ziemlich abweichende Resultatreihe.

Die Prophase der heterotypen Teilung fängt erst nach der Ausbildung der Gallerthülle mit einer enormen Vergrößerung des Kernraumes an, die auch GEITLER (1927 a) beobachtet und beschrieben

hat. Die Form des Kernes wird durch die Vergrößerung vollkommen verändert, da der im Ruhezustande an der dem Pyrenoid zugewendeten Seite ausgehöhlte ziemlich dünne, scheibenförmige Kern zu einem bis 10 fach so großen ellipsoidischen Gebilde umgestaltet wird. Während dieser Vergrößerung werden die chromatischen Elemente des Ruhekernes natürlich voneinander entfernt. Da aber diese Körnchen gleichzeitig größer, weniger scharf konturiert und zugleich zu unregelmäßigen, nicht kontinuierlichen Fäden verbunden werden, wird die Übersichtlichkeit des Kernes dadurch nicht erhöht (Fig. 1). Die von GEITLER bei *Cymbella lanceolata* beschriebenen Zustände, die eine Auflockerung des Wabenwerkes verknüpft mit einer paarweise nebeneinanderliegenden Anordnung der chromatischen Fäden zeigen, konnte ich niemals beobachten. In diesen Zuständen war die auffallendste Erscheinung die starke Verblässung der Nucleolen, die in der Ein- oder Zweizahl vorhanden waren.

Die so angelegten Chromosomen wurden sehr rasch zu dünnen, hin- und hergewundenen, scharf gefärbten Fäden. Von diesen Stadien aber an konnten sie nunmehr nur in Synapsiszuständen beobachtet werden. Die nähere Untersuchung dieser Synapsisstadien, die in sämtlichen, oben angeführten Abhandlungen als ein Charakteristikum der Reduktionsteilung betrachtet wurde, ergab ganz eigentümliche Ergebnisse, die sich eng an die betreffenden Erörterungen von BĚLAŘ unterwerfen. BĚLAŘ schreibt nämlich in seinem Werke über Protistenkerne (1926), daß die „Chromosomenconjugation, der sich in den morphologisch zugänglichsten Fällen im sog. Bukettstadium manifestiert“ sei, welches „bei Fixierungsmitteln gegenüber hinfälligen Objekten als sog. Synapsis erscheint“. Er hält also die ganze bisher bei den Diatomeen als Synapsis beschriebene Erscheinung für ein Kunstprodukt, verursacht durch die Fixierung. Als ich das hier beschriebene Material näher untersuchte, trachtete ich diese Feststellung von BĚLAŘ womöglich zu widerlegen, da es mir doch nicht gänzlich wahrscheinlich erschien, daß ein Stadium, das von so vielen Forschern als ein Charakterzustand der Reduktionsteilung gehalten und das in den oben angeführten Fällen als ein Beweis für die Chromosomenreduktion bei den Diatomeen betrachtet wurde, nur ein Artefakt sein könnte. Die nähere Untersuchung ergab aber ganz andere Resultate und nicht diejenigen, die ich erwartet hatte.

Fig. 2—6 stellen einige solche synaptischen Zustände dar. Die auffallendste Eigentümlichkeit dieser Figuren ist, daß der Kernraum in der Synapsis ganz farblos ist und eine gewisse Färbung nur

unter den synaptisch zusammengeballten Chromosomen festgestellt werden kann. Der Kernraum färbt sich besonders nach Karminen und Hämatoxylingemischen zwar schwach, aber doch bemerkbar. Diese Ansammlung der schwach gefärbten Masse im Chromosomenknäuel kann keineswegs in der Weise erklärt werden, daß hier auch diese Massen zu einem Synapsisstadium getreten wären. Hier liegt also nur die Möglichkeit der Annahme vor, daß in diesem Zustand der Kerninhalt stark infolge der Fixierungsmittel schrumpfte und damit auch die chromatischen Fäden mitgerissen werden mußten, die dann entsprechend deformiert und aneinandergedreht das typische Bild des Synapsis lieferten. Diese Annahme kann mit den früheren Angaben über Synapsis bei den Diatomeen in schönsten Einklang gebracht werden. Weniger eingehend beschriebene Fälle können natürlich gänzlich unbeachtet bleiben, da sie meistens nur Einzelzustände schildern, die aus dem natürlichen Zusammenhang herausgerissen, keine näheren Schlüsse zulassen. Die Beobachtungen von GEITLER (1927 a) aber über *Cymbella lanceolata* zeigen uns, daß er „auffallend brüske Krümmungen“ der chromatischen Fäden und steif aus dem Knäuel hervorragende Fadenstücke beobachten konnte. Nach ihm wäre der synaptische Knäuel in den entwickeltsten Fällen optisch unauflösbar. GEITLER beschreibt auch die Entwicklung der Synapsis, indem er die lockeren, dünnfädigen Gebilde als anfängliche, die dichten, undurchsichtigen als entwickeltste und diejenige, aus welchen schon einzelne Fäden hervorragten, als schon in Auflösung begriffene Synapsiden betrachtet. Die zuerst zitierten GEITLER'schen Beobachtungen können aber leicht mit der Annahme der Synapsis als Kunstprodukt in Einklang gebracht werden, da eben die Schrumpfung die brüsken Krümmungen, die dichte Verballung der Fäden am leichtesten hervorrufen kann. Der angeführte angebliche Entwicklungszyclus zeigt deutlich, daß vielmehr von verschiedenen Graden der Schrumpfung, als von einer wirklichen Entwicklung die Rede sein kann. Das gleiche gilt für GEITLER's Beobachtungen an *Nitzschia subtilis* (1928), wo er einen synaptischen Zustand in der Weise beschreibt, daß dieser „offenbar nach der Synizese“ stehen sollte, da er nicht in extremem Maße verschrumpft war. In beiden Abhandlungen findet er aber auch dem Bukettstadium ähnliche Zustände, die selbstverständlich Bukettstadien waren, die durch die Schrumpfung weniger gelitten hatten. Das gleiche gilt natürlich auch von meinen Beobachtungen an *Anomoeoneis sculpta* (CHOLNOKY, 1928) und an anderen Diatomeenarten (CHOLNOKY, 1929), bei denen ich die Beobachtungen GEITLER's vollkommen bestätigen mußte.

Nach den oben angeführten Beweisen möchte ich auch die Resultate einiger Fixierungsversuche mitteilen, die ich unter dem Deckglase vorgenommen und mit peinlichster Sorgfältigkeit in jenen Tagen fortgesetzt habe, in welchen meine Rohkulturen überhaupt noch lebende Auxosporenbildungen der hier beschriebenen Cymbellen enthielten. Ich suchte Gametenmutterzellen aus, in welchen auch im lebenden Zustande die Wahrscheinlichkeit des Vorhandenseins von Synapsiden gegeben war. Mit einer entsprechenden Manipulation habe ich die Fixierung mit Sublimatalkohol und Bonner Mischung unter ständiger Kontrolle vorgenommen. Wenn die genannten Lösungen die eben beobachteten Gametenmutterzellen erreicht haben, war auf einmal die bisherige strukturlose Gleichmäßigkeit der Kerne verschieden (die Nucleolen konnte man natürlich auch vor der Fixierung im Kernraum beobachten) und an einer Stelle entstand eine von den übrigen Teilen des Kernes optisch abweichende Ansammlung. Die ebenfalls unter dem Deckglase vorgenommene Färbung mit Methylblau oder Methylgrün bewies, obzwar die Deutlichkeit der Bilder wegen der Farbstoffspeicherungsfähigkeit der Gallerte recht gering war, daß hier eine wirkliche Synapsis vorhanden war, die alle Charakterzüge des Zustandes aufwies. Die optische Homogenität vor der Fixierung ist zwar kein unbedingt zwingender Beweis dafür — die nach den des Bukettstadiums entsprechend geordneten chromatischen Fäden konnte ich nämlich nicht beobachten — die hier beschriebene Eigentümlichkeit ist aber im Zusammenhang mit den bisher beschriebenen Einzelheiten und den später noch zu erwähnenden Beobachtungen lassen die Voraussetzung zu, daß die chromatischen Fäden in der Prophase der heterotypen Teilung bei den Diatomeen ein typisches Bukettstadium ausbilden. Somit muß ich natürlich die diesbezügliche Meinung BĚLAŘ's als eine auch für die Diatomeen gültige Feststellung betrachten.

Die nähere Untersuchung der bisher als Synapsis benannten Zustände ergab ebenfalls interessante Ergebnisse. Fig. 2 stellt einen optischen Querschnitt eines Synapsisknäuels dar. Eine paarweise Anordnung der chromatischen Fäden ist hier schon unverkennbar. Die Paare liegen aber gänzlich unregelmäßig über- und nebeneinander, was mit der Annahme einer Schrumpfung leicht erklärlich ist, da diese in diesem Falle eine Verballung in der Mitte des Kernraumes verursacht, so daß eine mechanische, nekrobiotische Einwirkung von allen Seiten her möglich war und so natürlich auch die verschiedensten Stellungen der Paare zustande kommen konnten.

Die Entfernung der einzelnen Fäden innerhalb der Paare ist noch recht groß. In dem etwas klareren Falle der Fig. 3 sind die chromatischen Fäden einander noch mehr genähert. Die Lage der fädigen Elemente ist viel einheitlicher, da sie ziemlich regelmäßig transversal, d. h. im allgemeinen senkrecht zu der Ebene der ventralen Pleuralseite stehen. Diese Anordnung ist auf den Fig. 4 u. 5 ebensogut sichtbar, vorausgesetzt natürlich, daß wir die durch die Schrumpfung verursachten einzelnen Unregelmäßigkeiten nicht betrachten (wie z. B. den mittleren Abschnitt der Fig. 4, wo die Chromosomen ziemlich platt an die Kernwand gedrückt worden sind). Diese Figuren zeigen gleichzeitig auch eine Näherung der einzelnen Fäden zueinander, die in diesen Fällen schon auffallend wenig voneinander entfernt sind. Diese Entfernung ist auf der Fig. 6 die geringste. Bei der Analyse dieser Abbildung konnte vielleicht unseren Erörterungen widerlegt werden, daß hier die Schrumpfung eine enorm große war, die auch die einzelnen Chromosomen gleichfalls stärker aneinander preßte. Die Fig. 2 zeigt aber ebenfalls einen enorm stark verschrumpften Fall und hier blieb die Entfernung der einzelnen Fäden voneinander doch eine weit größere. Außerdem sind in der Fig. 6 einzelne Paare sichtbar, wo die sie bildenden Fäden nicht nur zueinander genähert, sondern auch vielfach umeinander gewickelt und in einigen Abschnitten auch miteinander verschmolzen sind. Endlich konnte ich auch Zustände beobachten, die viel weniger geschrumpft waren und trotzdem die Näherung der einzelnen Fäden zueinander und ihre Verschmelzung auffallend deutlich zeigten (Fig. 7, wo die Verschrumpfung sich nur an einigen Stellen, z. B. links unten, offenbarte).

Der hier geschilderte Entwicklungsvorgang entspricht aber vollkommen dem als Leptotän bekannt gewordenen Zustand der näher untersuchten Reduktionsteilungen und es kann kein Zweifel darüber vorliegen, daß in den hier geschilderten „synaptischen“ Zuständen ein durch die Fixierung zerstörtes Bukettstadium und ein aus diesem entwickeltes Leptotän erkennbar ist. Die eingehende Untersuchung der gesehenen „synaptischen“ Stadien ergab, daß die Fixierung erst am Ende des Vorganges, also wenn die Verschmelzung der chromatischen Fäden schon vollkommen oder fast vollkommen beendet war, keine allzustarke Schrumpfung mehr verursachen kann. Diese Feststellung kann nicht durch die Behauptung widerlegt werden, daß eine in einem Falle schlecht ausfallende Fixierung auch in anderen Fällen konsequent versagen müßte. Hier ist ja ausdrücklich von einzelnen Zuständen eines Lebensprozesses die

Rede und diese Stadien zeigen unbedingt auch Unterschiede in der Viskosität, ja auch vielleicht im Grade der Dispersion, in der chemischen Zusammensetzung, in der Koagulierbarkeit, auch in der Gelifizierbarkeit der einzelnen Kernkolloiden, da ähnliche Ver-

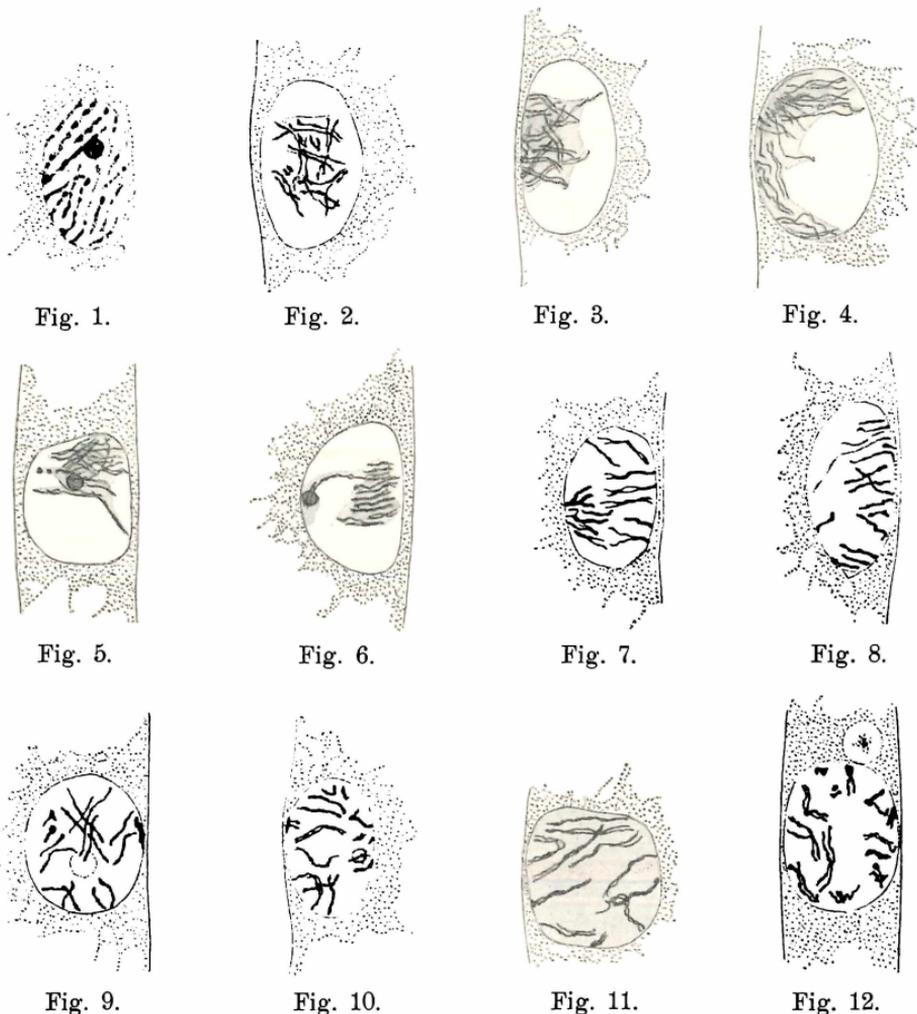


Fig. 1—12. Prophase der heterotypen Tellung. Leptotän, Pachytän, Strepsitän. Fixierung: Bonner Mischung. Färbung: Bei den Fig. 1 u. 6 Pikrokarmmin-Anilinblau nach HOLLBORN, bei der Fig. 11 Hämalau nach P. MAYER differenziert mit Salzsäurealkohol, bei den übrigen Karmalaun nach P. MAYER und alkoholische Lichtgrün FS-Lösung. Vergr. 1333/1.

änderungen ebenso notwendige Folgen von Lebensvorgängen sind, wie die morphologischen Veränderungen, die die charakteristische Form und Lage der einzelnen optisch feststellbaren Bestandteile bestimmen. Wenn aber solche Unterschiede bestehen — und sie

bestehen unbedingt —, dann können natürlich die verschiedenen Folgen eines und desselben Fixierungsverfahrens in den verschiedenen Stadien leicht erklärt werden. Ich trachtete natürlich während dieser Untersuchungen nun doch ein Verfahren auffindig machen zu können, das auch im Bukettstadium entsprechende, nicht geschrumpfte Bilder liefern könnte. Es war aber der größere Teil meines Materials schon in der angegebenen Weise fixiert und der mir noch zur Verfügung stehende Rest reichte zu planmäßig ausgeführten Untersuchungen nicht mehr aus. Trotzdem habe ich einige Versuche gemacht ( $\text{OSO}_4$ -Dämpfe, andere  $\text{OSO}_4$ -Lösungen, Sublimatlösungen, Chromsäuregemische usw.), die aber keine besonders günstigen Ergebnisse hatten.

Ich muß mich also hier mit der Feststellung begnügen, daß in dem „synaptisch“ geschrumpften Bukettstadium eine Verschmelzung der chromatischen Fadenpaare stattfindet, welche Erscheinung allen Postulaten einer Parasyndese entspricht. Die völlig verschmolzenen Fadenpaare bilden nach der Beendigung des Bukettstadiums kürzere und dickere Fäden, die zwar unregelmäßig, trotzdem aber in einer Richtung in dem Kernraum liegen, die der bereits beschriebenen transversalen entspricht (Fig. 8). Somit muß ich den Zustand in Fig. 7 als einen Übergang und das Stadium in Fig. 8 als ein typisches Pachytän betrachten. Die Anzahl der in den jetzt besprochenen Zuständen vorgefundenen Chromosomen deutet ebenfalls auf eine paarweise Verschmelzung der in den vorbereitenden Zuständen ausgebildeten chromatischen Elemente hin. In den frühesten Bukettstadien, wenn die synaptische Schrumpfung schon vorhanden ist, kann natürlich die Zahl der chromatischen Fäden nicht ermittelt werden. Die eingehendere Betrachtung solcher Bilder beweist aber, daß hier die Anzahl der Fäden wahrscheinlich der diploiden Chromosomenzahl entspricht. Anders steht die Sache in den Pachytänzuständen. Die kurzen und dickeren Fadenstücke, die zugleich ihre ursprüngliche Lage im Zellkerne behalten haben, sind viel leichter zu zählen. Fig. 8 zeigt sämtliche Fäden des Pachynema, und so können hier etwa 17—18 Fäden festgestellt werden. Diese Zahl entspricht sehr wohl der haploiden Chromosomenzahl. Daß im Pachytänzustand eine Verminderung der Chromosomenzahl vorliegt, kann auch durch Vergleich von Pachytän und Leptotän schätzungsweise festgestellt werden, da natürlich die Leptotänzustände auffallend mehr fädige Elemente enthalten als das Pachynema.

Am Ende des Pachytäns sind die Fäden bereits nicht mehr so regelmäßig transversal orientiert, wie sie am Anfange dieses Zu-

standes lagen. Mit diesen Veränderungen der Lage (Fig. 9) werden aber auch Veränderungen an den einzelnen chromatischen Fäden sichtbar. Zuerst können nur an einigen Stellen Längsspaltungen festgestellt werden (Fig. 10), die aber später allgemein werden (Fig. 11). Die so entstandenen dünneren Elemente sind oft umeinander gewickelt und in diesen Fällen zeigt das optische Bild vielfach Stellen, wo die Trennung der einzelnen Fadenhälften nicht deutlich ist, da die übereinanderliegenden Fadenabschnitte die wahren Verhältnisse verdecken. Die volle Entwicklung dieses Vorganges stellte ich auf Fig. 11 dar, wo die gespaltenen Chromosomenpaare tadellos sichtbar sind. Nach dieser Spaltung der Fäden tritt baldigst weitere Verkürzung der chromatischen Elemente ein, so daß wir den Zustand auf der Fig. 11 für den höchsten Entwicklungsgrad des Strepsitāns halten müssen. Hier kann also von einer so feinen und völligen Umeinanderwicklung der einzelnen Fäden nicht die Rede sein, wie sie GEITLER in seiner Abhandlung über *Cymbella lanceolata* (1927 a) annimmt, wo er ganz gewiß den perlschnurförmigen Bau der chromatischen Fäden (verursacht durch die aneinander gereihten Chromiolen) für die optische Projektion eines umeinander gewickelten Fadenpaares zu halten geneigt ist. Die Unregelmäßigkeiten dieser Strepsitānfäden sind ein Charakteristikum, die ich in allen besser untersuchten Fällen, besonders, wo die einzelnen Elemente voneinander getrennt untersucht und abgebildet wurden, auch in der Literatur stets auffinden konnte (vgl. die Zusammenfassung bei BĚLAŘ, 1926). Die Unregelmäßigkeiten also, die auch ich abgebildet habe, enthalten kein novum, sie entsprechen vielmehr den allgemeinen Beobachtungen und die glatten, relativ dicken und nur wenig gekrümmten Gebilde, die GEITLER in seiner zitierten Abhandlung knapp vor der Diakinese beschreibt, sind gewiß viel eigenartiger, wie die von mir beschriebenen, hin und her gewundenen, ungleichmäßig dicken Fäden. Gebilden, ähnlich den chromatischen Fäden, die GEITLER beschreibt, konnte ich nicht beobachten und das Vorhandensein von solchen möchte ich gern durch die Annahme von (durch die Fixierung hervorgerufenen) Kunstprodukten erklären. Nur ein solches konnte nämlich GEITLER zu der Äußerung veranlassen, daß das Strepsinema später verschwindet, obzwar kein Zweifel mehr darüber vorliegen kann, daß die strepsitānen Zustände sukzessiv in die Diakinese übergehen.

Ebensowenig konnte ich chromatische Fäden nach dem Strepsitān beobachten, die den gewöhnlichen univalenten Chromosomen gleich gestaltet wären, obzwar das Vorhandensein von solchen durch

GEITLER festgestellt wurde. Die Elemente des strepsitänen Zustandes werden vielmehr verkürzt, behalten aber unverändert ihre ursprüngliche, unregelmäßige Form. Die Verkürzung geht natürlich nicht bei allen Fäden gleichzeitig synchron vonstatten, sondern nach einer allgemeineren Verkürzung (Fig. 13) eilen einzelne voraus, die dann zu vollkommen entwickelten Gemini der Diakinese werden (Fig. 14 und 15). Hier muß unbedingt die Tatsache betont werden, daß seit dem Leptotän, wo die Schrumpfung alle Feststellungen in der Hinsicht der eigentlichen Lage der chromatischen Fäden unmöglich macht, die chromatischen Fäden in der Nähe der Kernoberfläche sind. Nur vereinzelte Fadenabschnitte drangen ins Kerninnere vor, so daß ich eine Wanderung nach der Peripherie des Kernraumes hin vor der Diakinese nicht feststellen konnte.

Wenn die Gemini schon in fast allen Abschnitten des Kernes vollkommen entwickelt sind, können noch immer einige beobachtet werden, die noch mehr strepsinematich lang aussehen (Fig. 16). Diese Ungleichheiten verschwinden aber später selbstverständlich vollkommen. Die Gemini können wieder relativ leicht abgezählt werden, da sie erstens wohl voneinander getrennt und zweitens in der kleineren, haploiden Anzahl vorhanden sind (Fig. 18, 19). Ihre Lage wird nur stufenweise, knapp vor der Metaphase der heterotypen Teilung verändert; sie wandern zur Mitte des Kernraumes hin (Fig. 17), um dort die Äquatorialplatte auszubilden.

Die Einzelheiten der Ausbildung der Diakinese wurde von GEITLER von dem bisher Gesagten etwas abweichend geschildert. Seine besonders bei *Nitzschia subtilis* (1928) als Diakinesestadien bezeichneten Zustände möchte ich lieber ins spätere Strepsitän oder ins Pachytän einreihen. Wenn sich aber die Gemini im Zustande der Diakinese in einer so langen Form zeigten, wie es bei GEITLER abgebildet wurde, könnte man nicht richtig von einem Fehlen der Diakinese sprechen, da bei einigen Lebewesen bekanntlich auch sehr lange Gemini beobachtet wurden. Bei *Cymbella lanceolata* möchte ich annehmen, daß GEITLER eigentlich nicht vollkommen entwickelte Diakinesen gesehen hatte, da ich bei der mit der genannten nahe verwandten *C. cistula* nur kurze Gemini entdecken konnte. Die anderen Extreme, die von MEYER (1929) bei *Gomphonema geminatum* beschrieben wurden, muß ich ebenfalls für unwahrscheinlich halten, da Gemini schwerlich zu gänzlich kugeligen Gebilden werden können.

Die Anzahl der Gemini konnte ich bei *Cymbella cistula* mit 18 festlegen, da ich in optisch tadellos analysierbaren Fällen stets diese Zahl fand. Nur in weniger günstig liegenden Kernen fand

ich manchmal 17, in noch wenigeren, wenn der Zusammenhang zwischen den einzelnen Chromosomen nicht tadellos feststellbar war, 19 Gemini. Daß diese Zahl die haploide ist, bedarf keiner näheren Beweise.

Die bisher behandelten Veränderungen der chromatischen Elemente zeigen noch manche Eigentümlichkeiten, die auf Zusammen-

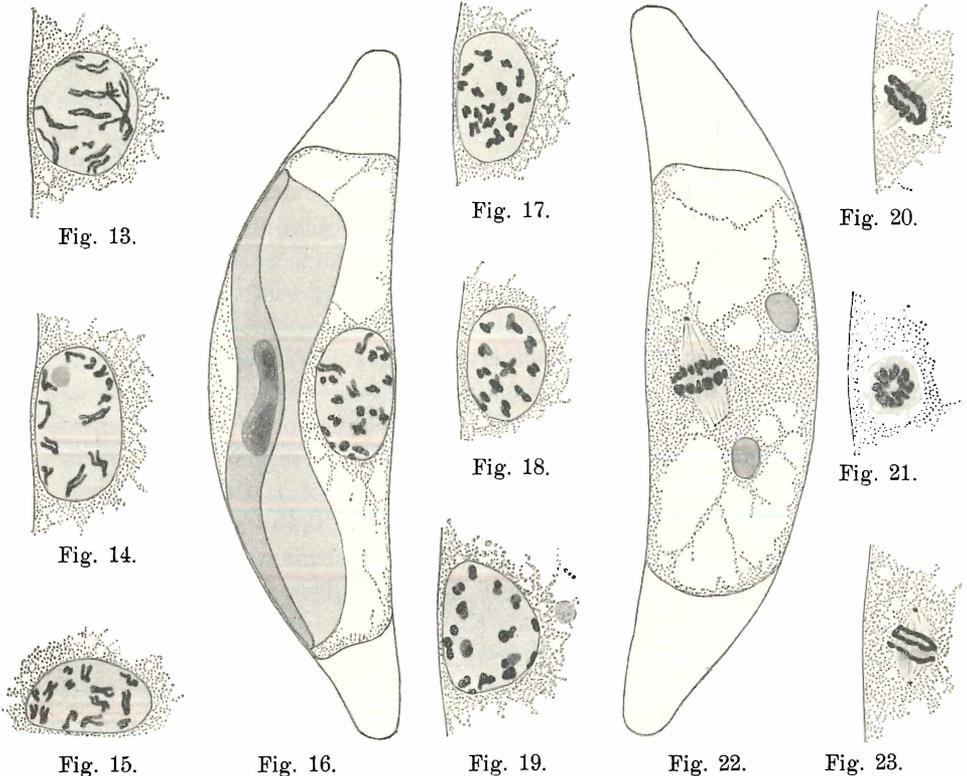


Fig. 13—23. Prophase, Metaphase und Anaphase der heterotypen Teilung. Strepsitän, Diakinese, Spindel. Fixierung: Bonner Mischung. Färbung bei der Fig. 18 Pikrokarmmin-Anilinblau nach HOLLBORN, bei der Fig. 23 Hämalau nach P. MAYER, bei den übrigen Karmalaun nach P. MAYER und Lichtgrün FS. Vergr. 1333/1.

hänge mit Bestandteilen des Kernes oder des Plasmas hinzudeuten scheinen. Erstens ist das Verhalten des Nucleolus von einigem Interesse. Schon am Anfange der Prophase konnte ich feststellen, daß die in Ein- oder Zweizahl vorhandenen Nucleolen schon vor dem Bukettstadium ziemlich blaß gefärbt sind, welche Färbung sich auch später nicht verändert. In den leptotänen Zuständen konnte

ich die Nucleolen nicht immer entdecken, daß aber wegen die zu starke Zusammenballung (Kunstprodukt) der chromatischen Fäden ziemlich selbstverständlich ist. Dagegen konnte ich sie in den pachytänen und strepsitänen Zuständen sehr oft beobachten. Ihr spätestes Vorkommen, das ich überhaupt gesehen habe, ist auf der Fig. 14 veranschaulicht. Das hier geschilderte Verhalten beweist ganz klar, daß die die Chromosomen keinerlei Stoffe von den Nucleolen erhalten können, da der Nucleolus schon in der frühesten Prophase, wenn die chromatischen Fäden noch kaum besser als die Chromiolen des Ruhekernes färbbar sind, verblaßten; in diesem Zustande verharren sie bis zum Ende des Strepsitäns. Es ist aber klar, daß die chromatischen Elemente alle Bestandteile der späteren Gemini schon im Leptotän enthalten und so können sie keineswegs Stoffe aufnehmen, die erst später durch die vollkommene Auflösung der Nucleolen frei werden.

Ebenso wichtige Schlüsse läßt die schon beschriebene, ziemlich konsequente Orientation der chromatischen Fäden im Leptotän und Pachytän zu. Ich konnte eine fast immer regelmäßig transversale, zu der längeren Achse des Kernes und so zugleich auch zur Längsachse der Zelle senkrechte Lagerung der Fäden nachweisen, die im Leptotän zwar durch die Schrumpfung stark gestört, aber keineswegs vernichtet wurde. Es ist aber eine bekannte Tatsache, daß die Lage der chromatischen Fäden im Leptotän mit dem Centrosom, d. h. mit einem Energiezentrum der Zelle in Verbindung steht (vgl. die betreffenden Erörterungen von GELEI, 1920 über *Dendrocoelum lacteum* oder dgl. bei BĚLAŘ, 1926 über *Actinophrys sol*). Die konsequente Lagerung der chromatischen Elemente würde also bedeuten, daß auch bei *Cymbella cistula* ein Energiezentrum vorhanden ist, das die angegebene Lage der Chromosomen verursacht. Das Vorhandensein eines morphologisch manifestierten Centrosoms konnte ich aber bei *Cymbella cistula* nicht nachweisen. Die klaren Auseinandersetzungen BĚLAŘ's über die Centrosomen, die manchmal bei gewissen Arten deutlich sichtbar, bei anderen aber sehr schwer oder überhaupt nicht zu beobachten sind — auch bei miteinander nahe verwandten Arten — scheinen mir die Möglichkeit bestehen zu lassen, daß auch bei *Cymbella cistula* ein Centrosom oder ein anderes ihm gleichwertiges Gebilde vorhanden ist, das sich optisch überhaupt nicht oder vollends nur in besonders günstigen Fällen manifestiert. Als Beweis für die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme möchte ich daran erinnern, daß Centrosomen bei mehreren Diatomeen schon mit einer genügenden Zuverlässigkeit nachgewiesen worden

sind, um von den bekannten Angaben LAUTERBORN'S, 1896 gänzlich zu schweigen, möchte ich mich nur auf die Beobachtungen von KARSTEN, 1900, GEITLER, 1927 b und BĚLAŘ, 1926 beziehen. KARSTEN beobachtete das Centrosom bei *Surirella saxonica* und seine Erörterungen über die Reduktionsteilung dieser Art scheinen hauptsächlich die Veränderungen eben dieses Gebildes zu betreffen. GEITLER schreibt zwar den Centrosomen eine geringere Bedeutung zu, seine Angaben sind aber um so überzeugender, so daß heute kein Zweifel darüber mehr bestehen kann, daß bei *Cocconeis placentula* ein auch optisch nachweisbares Centrosom vorhanden ist, welches sowohl während der somatischen, als auch während der Reduktionsteilung sichtbar bleibt. Die Angaben BĚLAŘ'S über *Navicula peregrina* zeigen in der überzeugendsten Weise, daß die Centrosomen der Diatomeen sich ebenso wie die gleichen Gebilde anderer Lebewesen verhalten. So kann auch hier das Vorhandensein eines solchen Gebildes nicht prinzipiell geleugnet werden.

Ich selber konnte manche Eigentümlichkeiten — zwar nicht an *Cymbella cistula* — beobachten, die die oben angeführten Erörterungen noch wahrscheinlicher machen. In Fig. 12 habe ich neben dem Kern ein mit einem helleren Hof umgebenes Körnchen eingezeichnet. Ich konnte sehr ähnliche Gebilden manchmal auch in anderen Fällen — besonders in ähnlichen pleuralen Ansichten — wahrnehmen. Trotzdem kann ich sie kaum für ein Centrosom halten, da die unregelmäßige Lagerung dieses Körpers nicht mit den Forderungen der Centrosomnatur übereinstimmt. Man könnte noch annehmen, daß hier das Centrosom schon eine Teilung erlitten hat, so daß hier eigentlich nur ein Tochtercentrosom abgebildet wurde, welches bereits in der Wanderung nach den Polen der zukünftigen Teilungsspindel begriffen ist. Hier könnte aber unweigerlich widerlegt werden, daß das andere Tochtercentrosom unsichtbar ist. Da ich aber in allen von mir beobachteten Fällen konsequenterweise nur ein einziges solches Gebilde gesehen habe, ist die Wahrscheinlichkeit, daß das andere Tochtercentrosom irgendwie durch andere Zellbestandteile verdeckt wäre, sehr gering. Außerdem konnte ich ähnliche Körnchen nur in sehr wenigen Zuständen der Reduktionsteilung beobachten und zum Nachweis der Centrosomnatur ähnlicher Gebilden ist eine lückenlose Verfolgung derselben in allen Stadien unerläßlich. Hier war besonders auffallend, daß ich sie eben im Leptotän — wenn die Centrosomen am besten sichtbar sein müssen — nicht beobachten konnte.

Trotzdem kann ich manche Beobachtungen mitteilen, welche für das Vorhandensein von in optisch günstigen Fällen auch sichtbaren Centrosomen sprechen. In anderen Materialien, die ich zur Untersuchung anderer Algen präpariert habe, habe ich nämlich auch die Diatomeen beständig eingehender untersucht. So habe ich z. B. ein Material im Donauarme bei Szigetcsép eingesammelt, wo sich unter Ödogonien und Protococcalen auch viele Diatomeen vorhanden waren. Diese gehörten zum Teil zu der Art *Cymbella helvetica*, von welchen ich ein Exemplar in der Fig. 26 dargestellt habe. Das Material wurde mit vom RATH'S Gemisch fixiert und durch Parakarmin und Lichtgrün F. S. gefärbt. Wie die Einzelheiten der vollkommen in Ruhe befindlichen Zelle beweisen, kann hier von Kunstprodukten recht wenig die Rede sein. Der Kern ist nach dem Bauschema der *Cymbella*-Kernen organisiert. Er ist also im optischen Querschnitt länglich — in Wirklichkeit scheibenförmig — und zeigt an der dem Pyrenoid zugewandten Seite eine mehr oder minder tiefe Einbuchtung. In der Mitte der Einbuchtung konnte stets ein kleines, aber gut gefärbtes Körnchen an die Kernhaut angeschmiegt liegend, gesehen werden. Daß hier ganz bestimmt von einem Centrosom die Rede sein muß, kann fast keinem Zweifel unterliegen. Die bekannt gewordenen Centrosomen der Diatomeen (z. B. *Surirella*, *Cocconeis*) liegen ebenfalls oft in gleicher Weise in einer Einbuchtung des Kernes. Von einer zufälligen Lage kann nicht wohl die Rede sein, da ich bei allen günstig liegenden Exemplaren das gleiche beobachtet habe. Diese Entdeckung bedeutete für mich damals keine besondere Überraschung, da ich schon vor einigen Monaten in der Nähe von Révfülöp am Balaton-See in einer kleineren Bucht ein Material gesammelt habe, welches reichlich *Cymbella affinis* enthielt. Ein Individuum habe ich in Fig. 27 dargestellt, wo das Centrosom in der gleichen Lagerung sichtbar ist. Hier liegt das gut gefärbte Körnchen in der Mitte eines hellen, spindelförmigen Raumes, welcher das Körnchen noch auffallender macht. Damals konnte ich die wahre Natur dieser Körnchen nicht richtig beurteilen, da ich nur mit Sublimatalkohol fixiert und mit Hämalaun gefärbt habe, welche Färbung nicht nach allen Hinsichten tadellose Resultate ergab. Desto fester wurde ich über das Vorhandensein von Centrosomen bei der Gattung *Cymbella* überzeugt, als ich 3 Monate später aus dem Soroksärer Donauarme Material studierte, welches *Cymbella affinis* in noch größerer Anzahl enthielt. Diese habe ich dann mit vom RATH'S Gemisch fixiert und teilweise mit Parakarmin, zum anderen Teil mit Pikrokarmin-Anilinblau und endlich mit

Multikolor-Solution der Fa. HOLLBORN gefärbt. Alle untersuchten Präparate ergaben das gleiche Resultat, das auf der Fig. 28 dargestellt wurde. Hier war das Centrosom und der es umgebende Hof ebenso tadellos sichtbar, wie ich es oben angegeben habe.

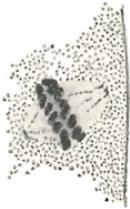


Fig. 24.

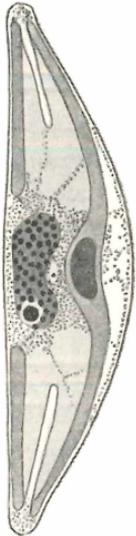


Fig. 27.

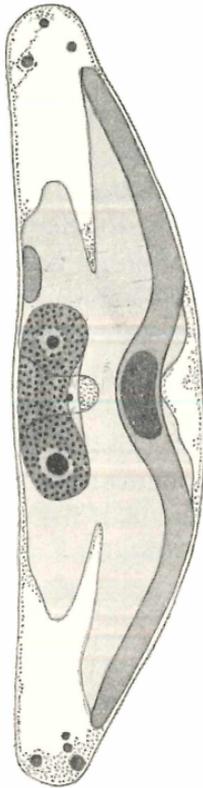


Fig. 26.

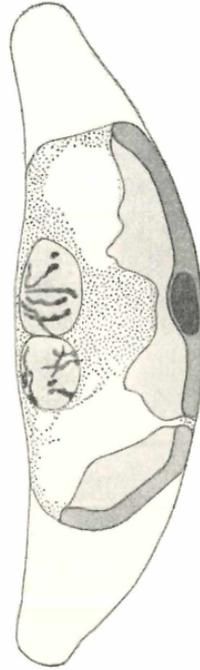


Fig. 25.

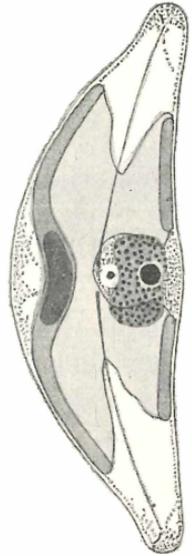


Fig. 28.

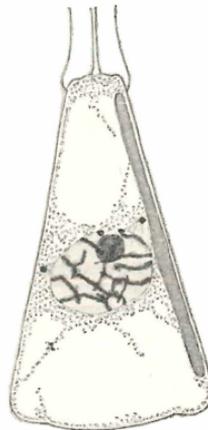


Fig. 30.

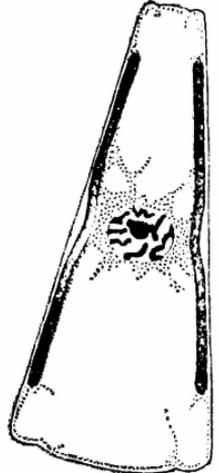


Fig. 29.

Fig. 24. Anaphase der heterotypen Teilung. Fixierung: Bonner Mischung. Färbung: Pikrokarmarin-Anilinblau. — Fig. 25. Interkinese. Färbung: Karmalaun und Lichtgrün FS. — Fig. 26. *Cymbella helvetica*, Ruhezelle. Fixierung: Vom RATH's Gemisch, Färbung: Parakarmin, Lichtgrün FS. — Fig. 27. *Cymbella affinis*, Ruhezelle. Fixierung: Sublimatalkohol nach SCHAUDINN. Färbung: Hämalan nach P. MAYER. — Fig. 28. Dasselbe. Fixierung: Vom RATH's Gemisch, Pikrokarmarin-Anilinblau. — Fig. 29. *Gomphonema acuminatum*, Prophase der somatischen Teilung. — Fig. 30. *Gomphonema capitatum*, Prophase der somatischen Teilung. Bei beiden Fig. Fixierung: Vom RATH's Gemisch. Färbung: Parakarmin, Lichtgrün FS. Vergr. bei allen Fig. 1333/1.

Nach diesen Angaben wäre also bei den verschiedenen *Cymbella*-Arten ein Centrosom vorhanden.

Nun bleibt die Aufgabe übrig, die Rolle dieses Gebildes, seine Veränderungen während der Teilung festzustellen. Leider war dies für mich bisher, wegen Mangel an entsprechendem Material, unmöglich. Ich hoffte zwar manche diesbezüglichen Eigentümlichkeiten während der Untersuchung der Reduktionsteilung bei *Cymbella cistula* feststellen zu können, leider mit negativem Resultat. Ich konnte hier das Vorhandensein eines Centrosoms nur wahrscheinlich machen, nicht aber seine Existenz erweisen.

In dem zuletzt genannten Materiale aus dem Soroksärer Donauarm konnte ich in größerer Anzahl auch Individuen der Arten *Gomphonema acuminatum* und *G. capitatum* beobachten. Die Ruhezellen boten keine nennenswerten Besonderheiten; in der Prophase konnte ich aber stets — natürlich in optisch entsprechend günstigen Fällen — Körnchen zu Gesicht bekommen, die kaum anders, als Centrosomen gedeutet werden können. Auf der Fig. 29 habe ich ein Exemplar der Art *Gomphonema acuminatum* dargestellt, an welchem die Anzeichen der Prophase unverkennbar sind. Die Pleuralseite ist stark erweitert, der Kernraum vergrößert, und Chromiolen sind schon zu fädigen Elementen vereinigt; auch der Nucleolus ist schon verblaßt. Neben dem Nucleolus sind zwei lebhaft gefärbte Körnchen sichtbar, die — wie ich mich davon mehrfach überzeugen konnte — nicht im Kerne liegen, sondern sich der Oberfläche des Kernes von außen anschmiegen. Es müssen unbedingt Centrosomen sein, die schon geteilt, eben im Begriffe sind, nach den Polen der zukünftigen Spindel hinzuwandern. Eine noch klarere Erscheinung habe ich auf dem in Fig. 30 dargestellten *Gomphonema capitatum* festgestellt. Hier liegen in der Nähe des in der Prophase verweilenden Kernes ebenfalls zwei gefärbte Körnchen, die ich unbedingt als Centrosomen deuten muß. Eines ist schon am Pole der zukünftigen Spindel angelangt, das andere wandert noch am unteren Rande des Kernes zur entsprechenden Stelle hin. Beide liegen in einiger Entfernung vom Kerne und sind durch fädige Strukturen aufweisende Plasmabildungen mit der Kernmembran verbunden. Diese konisch liegenden und relativ gut sichtbaren Fäden können nur die Anfänge der Spindel darstellen. Sie lassen also die nur aus theoretischen Gründen ausgesprochene Meinung BĚLAŘ's (1926) über die Entstehung der Diatomeenspindel als gerechtfertigte erscheinen. Die LAUTERBORN'sche (1896) und KARSTEIN'sche (1899 usw.) Annahme der Entstehung der Spindel direkt aus dem Centrosomen und die Einwanderung

derselben in die Teilungsfigur ist an sich schon nicht besonders wahrscheinlich. Nach dieser Beobachtung von *Gomphonema capitatum* ginge also die Spindelbildung bei den Diatomeen in einer Weise vonstatten, die im großen und ganzen der Spindelbildung anderer centrosomenführenden Lebewesen entspricht. Diesen Feststellungen vollkommen entsprechende Verhältnisse konnte ich auch bei der Art *Gyrosigma acuminatum* beobachten. Das Material dazu habe ich in einem seichten Graben in der Nähe des Dorfes Sári gesammelt, an Ort und Stelle mit Sublimatalkohol nach SCHAUDINN fixiert und durch Hämatoxylin-Eisenalaun nach HEIDENHAIN gefärbt. Fig. 31 zeigt den mittleren Abschnitt einer Ruhezelle. Der Kern ist bei dieser Art sehr gut färbbar, die Chromiolen sind relativ groß und gleichmäßig verteilt. Der dünne Hof um den Nucleolus herum kann vielleicht als ein Kunstprodukt aufgefaßt werden. Unterhalb des Kernes, in einiger Entfernung davon, liegen zwei kleine Körnchen nebeneinander, die mit dem schon beschriebenen, hier aber weit besser entwickelten konischen Cytoplasmagebilden mit der Oberfläche des Kernes verbunden sind. Dieser Plasmakonus weist in besser sichtbaren, günstiger liegenden Fällen eine äußerst feine Faserung an, welche darauf hindeutet, daß hier eine rudimentäre Strahlenbildung vorliegt. Fig. 32 zeigt die Telophasekerne derselben Art. Links liegt ein einziges rundliches Körnchen in der gleichen Relation zum Kerne, rechts ist sie aber tangential verlängert. Diese Eigentümlichkeiten zeigen, daß sich das Centrosom bei *Gyrosigma* sofort nach der Beendigung der Teilung, ja vielleicht schon während der Telophase teilt und während der Ruheperiode im geteilten Zustande neben dem Kerne verweilt. Daß dieses Verhalten der Centrosomen auch bei anderen Gruppen der Lebewesen vorkommt, braucht nicht näher erörtert zu werden.

Nach allen dem Gesagten scheint es mir ziemlich wahrscheinlich zu sein, daß auch bei *Cymbella cistula*, wo bisher das Centrosom nicht entdeckt werden konnte, ein optisch nicht manifestiertes Energiezentrum existiert, das die erörterten Regelmäßigkeiten in der Lagerung der chromatischen Elemente der Prophase der heterotypen Teilung verursachen kann. Damit möchte ich keinesfalls meine früheren, von GEITLER bestimmt mißverständenen Auseinandersetzungen verändern (vgl. CHOLNOKY, 1927 und GEITLER, 1928 b). Ich möchte nämlich auch diesmal ausdrücklich betonen, daß ich die Möglichkeit einer Chromatinaufnahme der Chromosomen von den Nucleolen auf Grund der bis dahin erschienenen Abhandlungen und meinen Untersuchungen nicht für prinzipiell ausgeschlossen halte.

Da sich dieser ausdrücklich als bloße Möglichkeit betrachtete Fall später nicht erweisen ließ, fällt diese Annahme weg. Daß aber die Verhältnisse um die Centrosomen und Spindel der Diatomeen ganz anderswie liegen müssen, wie sie die älteren Autoren und selbst auch GEITLER bei *Cocconeis* geschildert haben, darüber bin ich teilweise auf Grund meiner eigenen Beobachtungen, teilweise aber auch auf Grund der Anseinandersetzungen von BĚLAŘ (1926) ziemlich fest überzeugt.

Meine hier auseinandergesetzte Auffassung scheint auch durch die Spindelbildung der Art *Cymbella cistula* während der heterotypen Teilung bestätigt zu werden. Hier konnte ich nämlich nichts beobachten, was auf ein Eindringen der Spindel von außen her schließen ließe. Die beobachteten Metaphasezustände deuten vielmehr darauf hin, daß hier die Spindelbildung in der gleichen Weise erfolgt, wie sie bei den meisten Lebewesen, die Centrosomen führen, bekannt geworden ist. Fig. 31 und 32 zeigen nämlich klar Eigentümlichkeiten, die darauf schließen lassen, daß die Centrosomen nach der Teilung zu den entgegengesetzten Polen der zukünftigen Spindel wandern und dort durch eine entsprechende Anordnung der in diesem Prozeß beteiligten Plasmateile die Spindel ausbilden. Fig. 20—24 zeigen allerdings, daß die mehr oder minder stumpfpoligen Spindeln in keinerlei Eigenschaften von ähnlichen Gebilden anderer niederer Algen abweichen, die wieder in den meisten Zügen die Charakteristika der Metaphytenspindel aufweisen. Als Abweichung ließe sich nur hervorheben, daß an den Polen dieser Gebilde oft Körnchen sichtbar sind, welche durch die Wertigkeitstheorie, die SCHUSSNIG (1926) speziell auf die Blastophytenzellen appliziert hat, erklärlich wären. Nach dieser Theorie wäre nämlich die Mehrwertigkeit der Diatomeenzelle dadurch hervorgegangen, daß hier an den Polen eben mehrere Körnchen sichtbar sind. Daß anstatt der mehreren nicht selten nur ein einziges größeres vorkommt, konnte vielleicht die Diatomeenzelle als phylogenetischen Übergang erscheinen lassen. Bei größerem Untersuchungsmaterial werden aber diese Theorien wahrscheinlich nicht mehr so gut stimmen, da die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens von anders gebauten Spindeln bei den Diatomeen recht groß ist (vgl. BĚLAŘ, 1926).

Die Äquatorialplatte der eben beschriebenen Teilungsspindel wird durch eine entsprechende Anordnung der Gemini zu einem Ringe gebildet. Daß es sich hier keinesfalls um einheitliche chromatische Stäbchen handelt, also den normalen univalenten Chromosomen der somatischen Teilungen — wenn auch nur morphologisch —

ähnlichen Gebilden zur Äquatorialplatte anordnen, konnte ich aus der Untersuchung der noch jungen Metaphasen der heterotypen Teilung feststellen. Fig. 20 zeigt einen noch ganz jungen Metaphasezustand, in welchem sicherlich noch keine vollkommene Verschmelzung und nachherige wiederholte Trennung der Geminihälften abgespielt hat; trotzdem finden sich hier ausschließlich gespaltene Chromosomen nebeneinander. Die Gemini sind hier leider stark aneinandergedreht, so daß die Dichte der Metaphasensysteme keine weitere Analyse der Form der einzelnen Chromosomen zuläßt. Trotzdem scheinen diese, besonders nach mehrfachem Vergleich, von Seiten- und Polansichten miteinander, unverändert die ursprüngliche, charakteristische H-, X- und V-förmige Gestalt der Gemini zu behalten (Fig. 20, 21, 22). Die Verklumpung der chromatischen Elemente ist hier nicht so stark, wie sie bei den normalen somatischen Teilungen zu sein pflegt. Diese Eigentümlichkeit scheint mir ebenfalls die vorherigen Auseinandersetzungen zu bestätigen, da die Gemini natürlich nur in einer haploiden Anzahl vorhanden sind und ihnen dementsprechend mehr Platz in dem Chromosomensystem zur Verfügung steht. Die univalenten Chromosomen sind nämlich erstens in doppelter Anzahl vorhanden, und zweitens die Chromosomensysteme der somatischen Teilung kleiner, wie die der heterotypen. So können hier in einigen Stellen auch kleinere Lücken in dem sonst einheitlichen Chromosomensystem beobachtet werden (Fig. 20, 22).

Die einzelnen Hälften der Gemini werden am Anfange der Anaphase voneinander getrennt. Diese getrennten Hälften sind ziemlich gleich gebaut wie die Chromosomen der somatischen Teilungen, da sie ziemlich kurze, nicht stark gekrümmte Stäbchen darstellen (Fig. 23, 24). Die Stäbchen sind viel weiter voneinander getrennt, wie die der somatischen Teilungen. Sie können daher in dieser Phase gut gezählt werden. Ihre Zahl ist sicherlich 18, und somit kann ich für *Cymbella cistula* diese Zahl als die haploide Chromosomenzahl angeben.

Es ist also erwiesen, daß die Reduktion der Chromosomenzahl im ersten Teilungsschritt geschieht, wie es auch GEITLER in seinen Abhandlungen vielfach beschrieben hat. Meine Angaben die bei *Anomoeoneis sculpta* eine Chromosomenreduktion im zweiten Teilungsschritt annehmen, sind zu revidieren (CHOLNOKY, 1928).

Die Telophaseerscheinungen der heterotypen Teilung sind schon aus den bisherigen Untersuchungen wohl bekannt. Es ist aber besonders zu betonen, daß auch hier, wie es GEITLER festgestellt hat (1927 a), eine Interkinese zwischen den heterotypen und homöotypen

Phasen der Reduktionsteilung eingeschaltet ist, in welcher die chromatischen Bestandteile des Kernes in einem prophaseähnlichen Zustande verharren. Die Ähnlichkeit mit den normalen Prophasen ist allerdings nicht wörtlich zu verstehen, da sie in den Einzelheiten tiefgreifende Unterschiede zeigen. Die chromatischen Elemente sind nämlich in Fäden vorhanden, diese sind aber dicker, als in normalen Prophasen und auch in einer weit geringeren, vielleicht haploiden Anzahl vorhanden. Fig. 25 stellt diese Verhältnisse genau dar; hier ist auch das Fehlen der Nucleolen auffallend. Das ist zwar keine ständige Erscheinung, da ich manchmal recht blasse Nucleolen zu Gesicht bekommen konnte. In der Interkinese ist eine weit konstantere Erscheinung die sehr ungleiche Größe der beiden Kerne. Diese Ungleichheit kann in zweierlei Weise gedeutet werden. Sie kann nämlich entweder davon herrühren, daß der größere Kern der Mutterkern des weiblichen Gameten ist, während aus dem kleineren der Kern des männlichen Gameten herkommt. Diese Erklärung hat insofern eine gewisse Schwierigkeit, daß bei den Diatomeen, auch bei den Cymbellen ein Größenunterschied der Gametenkerne beiderlei Geschlechter nur gelegentlich nachgewiesen werden kann. Eine andere Erklärung wäre, daß aus dem größeren Kern die beiden generativen, aus dem kleineren die beiden hinfälligen Kerne herkommen. Bei *Cymbella cistula* konnte ich mangels entsprechenden Materiales nicht genügend homöotype Teilungen beobachten, um diese Frage mit der nötigen Sicherheit zu beantworten. Da ich aber bei *Anomoeoneis sculpta* (1928) zu dem Resultate gelangte, daß sowohl die generativen wie auch die hinfälligen Kerne von gemeinsamen Mutterkernen herkommen, also Schwesterkerne sind, so erscheint die zweite Erklärung als wahrscheinlicher. Merkwürdig ist dann allerdings, daß in diesem Zustande von einer Degeneration, die ja an den Kleinkernen sofort nach der Entstehung derselben sichtbar ist, noch nicht die Rede sein kann. Außerdem müßten wir den zweiten Teilungsschritt des Mutterkernes der hinfälligen Kerne für ziemlich „sinnlos“ zu halten, da die Degeneration auch ohne vorhergehende zweite Teilung, ebensogut wie nach einer neuen Teilung, geschehen könnte. Hier können nur weitere Untersuchungen über die homöotype Phase der Reduktionsteilung Klarheit bringen.

Eine weitere interessante karyologische Phase der Auxosporenbildung ist die bisher recht oberflächlich beobachtete Verschmelzung der generativen Kerne. In einer früheren Abhandlung stellte ich fest (1929), daß die Verschmelzung nicht im Ruhezustande geschieht, welche Tatsache auch bei den Cymbellen (*C. prostrata* und *C. gastroides*)

beobachtet werden konnte. Von den Einzelheiten des Verschmelzungsvorganges wurde aber nur soviel bemerkt, daß dieser ebenfalls in einem „prophaseähnlichen“ Zustande geschieht. Da ich jetzt ein reichlicheres Material von Verschmelzungskernen beobachten konnte, gebe ich eine nähere Schilderung des Vorganges, die vielleicht nach weiteren Untersuchungen manche Angaben zur Kenntnis der Verschmelzung der einzelnen Chromosomen, wie auch Einzelheiten der Ausbildung der neuen diploiden Chromosomen bringen kann.

Die Gameten wandern zwecks Verschmelzung nicht nur nebeneinander, sondern auch unterein-

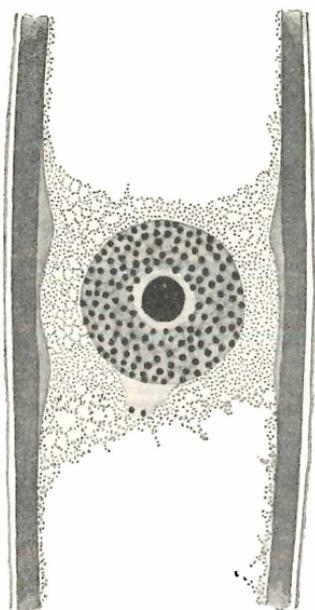


Fig. 31.

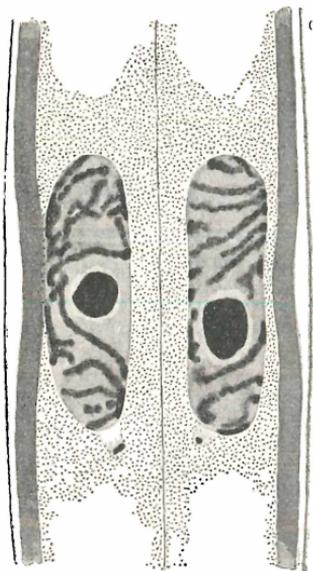


Fig. 32.

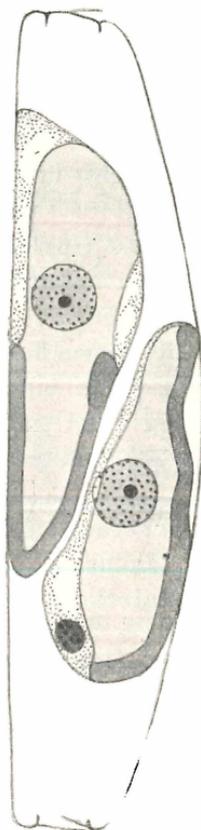


Fig. 33.

Fig. 31. *Gyrosigma acuminatum*. Mittlerer Abschnitt einer Ruhezelle. — Fig. 32. Dasselbe. Mittlerer Abschnitt zweier Tochterzellen am Ende der Telophase. Bei beiden Figuren Fixierung: Sublimatalkohol nach SCHAUDINN. Färbung: Hämatoxylin-Eisenalaun nach HEIDENHAIN. — Fig. 33. *Cymbella cystula*, fertige Gameten in der Bewegung vor der Befruchtung. Fixierung: Bonner Mischung. Färbung: Nuclascoll nach HOLLBORN. Vergr. 1333/1.

ander, wie es Fig. 33 beweist. Hier wandert nämlich der „unten“ liegende männliche Gamet hinter den weiblichen Gameten zum „oben“ liegenden weiblichen Gameten des anderen Paares hinüber, so, daß die Annahme derart einfacher und regelmäßig verlaufender Bewegungen, wie sie GEITLER (1930) bei *Gomphonema gracile* beobachten

konnte, hier nicht zutrifft. Außerdem konnte ich auch in der Lage der weiblichen und männlichen Gameten eine ziemlich auffallende Regellosigkeit beobachten, da die Gameten verschieden groß sind, und sie leicht zu unterscheiden sind.

Wenn die fertigen Gameten schon miteinander verschmolzen sind, wandern die generativen Kerne — wie bereits bekannt — zueinander. Die Kerne erleiden während dieser Wanderung meistens keine weiteren Veränderungen und gelangen gewöhnlich im Ruhezustand zueinander (Fig. 35). In einigen Fällen konnte ich aber auch Ausnahmen feststellen. Manchmal war auch bei Kernen, die noch recht weit voneinander entfernt lagen, eine prophaseähnliche Lokalisation der chromatischen Bestandteile festzustellen (Fig. 34). Hier ist die Pyknose der Kleinkerne noch nicht besonders weit vorgeschritten, da im Innern derselben noch einzelne stärker gefärbte Körnchen sichtbar sind, die in vorgeschritteneren Zuständen verschwinden. Trotzdem sind die Chromiolen der generativen Kerne zu perlschnurförmigen Fäden zusammengetreten, ihre Nucleolen sind ebenfalls blasser gefärbt, so daß die Ähnlichkeit mit einer Prophase ziemlich weitgehend ist. Dieser Zustand tritt spätestens in dem Punkt ein, wenn die Kerne schon dicht nebeneinander liegen, wobei auch eine Verblässung, ja oft auch eine Deformation der Nucleolen feststellbar ist (Fig. 36). Die Richtung der chromatischen Fäden ist am Anfange noch vollkommen unregelmäßig, später aber, mindestens knapp vor der Verschmelzung, stehen diese Gebilde parallel zu der Achse, die die Mittelpunkte der beiden generativen Kerne miteinander verbindet (Fig. 37, wo auch eine besonders stark vorgeschrittene Verblässung und Vergrößerung der Nucleolen zu beobachten ist). Diese charakteristische Lage der chromatischen Fäden wird wahrscheinlich durch eine entsprechende Drehung der Kerne erreicht, wobei vielleicht die schon besprochenen, optisch unauflösbaren Energiezentren ihre Wirkung ausgeübt haben. Diese Annahme hat noch größere Wahrscheinlichkeit dadurch, daß die chromatischen Fäden auch in früheren Zuständen meistens ziemlich parallel zueinander liegen (Fig. 34, 36).

Wenn sich die Kernhäute an der Berührungsfläche der beiden generativen Kerne aufgelöst haben, fließen die Kerninhalte zusammen, Es wäre nun auch zu erwarten, daß auch die chromatischen Elemente miteinander verschmelzen, was aber ganz bestimmt nicht erfolgt. Die Fäden liegen auch später vollkommen voneinander getrennt im Raume des Syncaryons, wobei sie ihre bisherige, zur längsten Achse des Zygotenkernes parallele Lage behalten (Fig. 38 u. 39). Hier

unterbleibt also die Verschmelzung der anfänglichen Chromosomen, obzwar die vor der Verschmelzung gesehenen Zustände eine "end to end" Verschmelzung für wahrscheinlich gemacht haben. Die Anzahl der chromatischen Fäden kann nicht mit völliger Genauig-

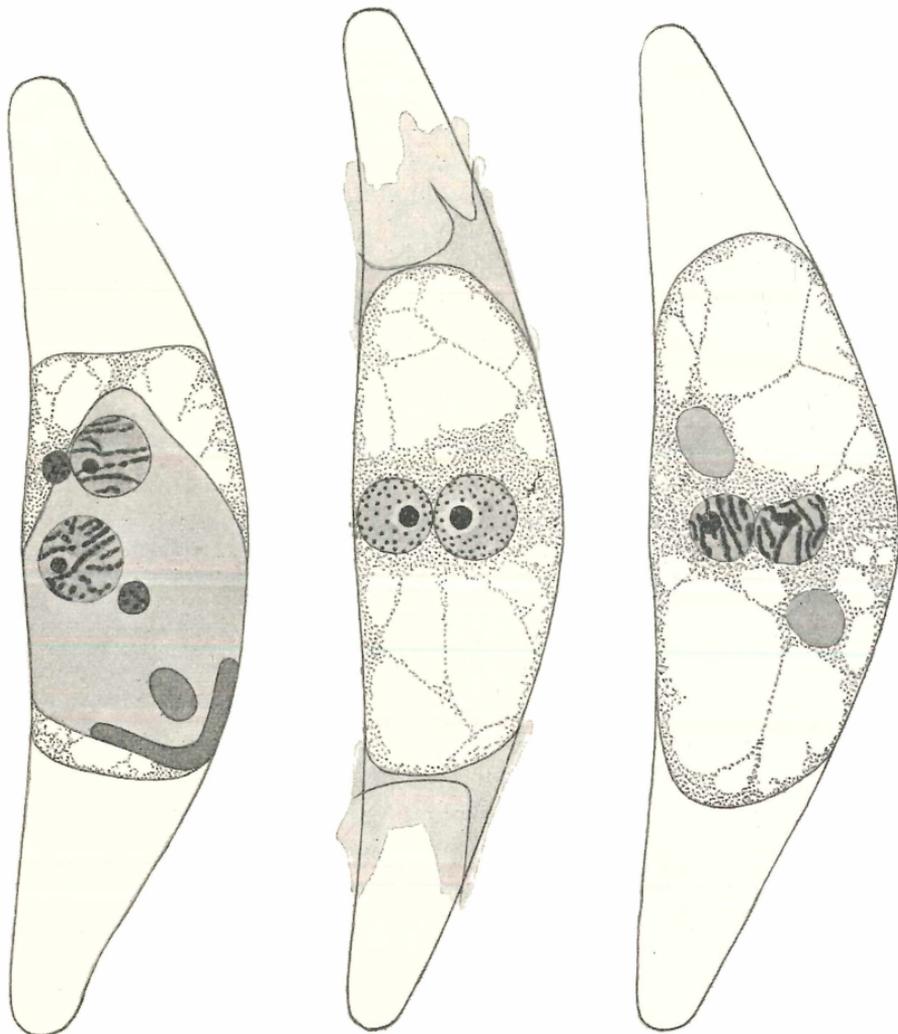


Fig. 34.

Fig. 35.

Fig. 36.

Fig. 24—36. Zygoten vor der Verschmelzung der Kerne. Fixierung: Bonner Mischung. Färbung: Bei der Fig. 35 Nucplascoll nach HOLLBORN, bei den übrigen Karmalaun nach P. MAYER und Lichtgrün FS. Vergr. 1333/1.

keit angegeben werden. Die Zählungen haben mich aber zu der Überzeugung gebracht, daß die Zahl der chromatischen Fäden in den generativen Kernen die haploide, in den Syncaryen nach der Verschmelzung die diploide war. Diese Beobachtung macht natürlich

die Annahme einer Verschmelzung der chromatischen Fäden unmöglich (vgl. die Fig. 37—41).

Während der Verschmelzung erleiden auch die Nucleolen manche eigentümlichen Veränderungen. Während sie vor der Verschmelzung

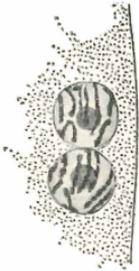


Fig. 37.

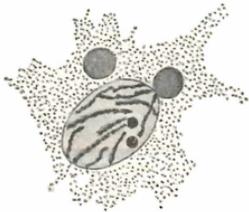


Fig. 38.

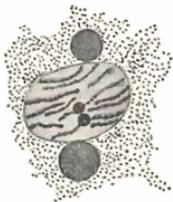


Fig. 39.

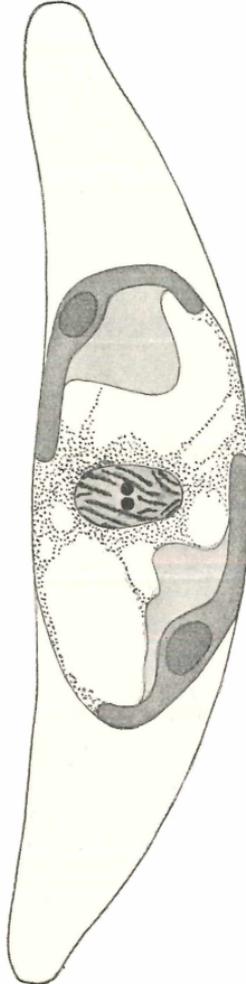


Fig. 40.

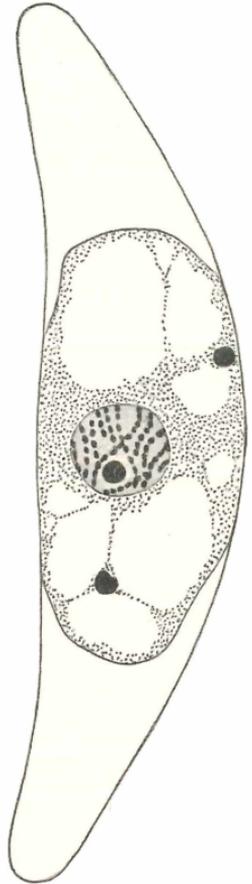


Fig. 41.

Fig. 37—41. Verschmelzung der generativen Kerne. Fixierung: Bonner Mischung. Färbung: Karmalaun nach P. MAYER und Lichtgrün FS. Vergr. 1333/1.

blaß und vergrößert waren, verkleinern sie sich nach der Verschmelzung ziemlich rasch und werden auch viel besser färbbar (Fig. 38). Langsam rücken sie auch einander näher (Fig. 39, 40), bis sie endlich zusammenfließen. Danach repräsentiert ein größerer Nucleolus im Innern des Syncaryons die verschmolzenen Nucleolen der generativen Kerne. Die Form des Syncaryons verändert sich

während des Verschmelzungsaktes ebenfalls. Das Syncaryon ist nämlich nach der Verschmelzung ellipsoidisch, welche Gestalt bis zu der Verschmelzung der Nucleolen behalten wird. Dann rundet sich aber der Kern ab. Während dieser Abrundung zerfallen auch die chromatischen Fäden in einzelnen Chromiolen. Die chromatischen Körnchen verteilen sich später gleichmäßig im Kernraume, bis endlich der normale Ruhekern der Zygote, d. h. in dieser Zeit schon Auxospore, vor uns steht. Der Auxosporenkern ist im Gegensatz zu den Kernen der vegetativen Individuen stets vollkommen kugelförmig. Da der Bau dieser Kerne — wahrscheinlich wegen ihrer Größe und vielleicht auch wegen der größeren Durchsichtigkeit der Auxosporen — am besten sichtbar ist, konnte an ihm ein Alveolensystem tadellos beobachtet werden. In den Knotenpunkten der Alveolen lagen die Chromiolen, deren große Anzahl im Gegensatz zu den generativen Kernen sehr auffallend war.

Die Keimung der Zygote, d. h. die Verlängerung derselben, erfolgt erst nach der Verschmelzung der Nucleolen und der Auflösung der chromatischen Fäden in Chromiolen. Ein Vergleich der Umrisse der Zygoten an den Fig. 40 u. 41 gibt über die Eigentümlichkeiten der Keimung genügende Aufschlüsse.

Um auch das weitere Schicksal der Kleinkerne zu schildern, muß ich noch bemerken, daß die Pyknose vor der Verschmelzung der generativen Kerne noch ziemlich unvollkommen ist (ich muß bemerken, daß die pyknotischen Kerne auf den Fig. 35 u. 36 absichtlich nicht eingezeichnet wurden, da sie in sehr ungünstiger Lage neben den generativen Kernen vorhanden waren). Später wurden die Kleinkerne zu homogenen Gebilden, die meistens in der Nähe der Großkerne lagen und immer weniger und weniger färbbar und kleiner wurden. Im Zeitpunkt der Nucleolenschmelzung suchte ich sie meistens vollkommen vergebens. In einigen Fällen konnte ich sie aber auch später beobachten (Fig. 41), so daß in bezug auf die Dauer des Auflösungs Vorganges große Unterschiede bestehen müssen. Es ist aber ganz besonders zu betonen, daß die Pyknose weder die kugelige Form, noch die Schärfe der Umrisse der Kleinkerne beeinflußt. In entwickelten Auxosporen konnten Kleinkerne überhaupt niemals mehr beobachtet werden.

### **Zusammenfassung.**

1. Die Prophase der Reduktionsteilung fängt mit der Ausbildung des Leptotäns an, der in seiner vollsten Entwicklung infolge der Fixierung als Synapsis erscheint.

2. Die Synapsis ist demnach ein durch die Fixierung zerstörtes Bukettstadium.

3. Am Ende des Leptotäns entsteht durch Verschmelzung der chromatischen Fäden ein typisches Pachytän.

4. Das Pachytän wird durch eine Längsspaltung der chromatischen Elemente — die aber niemals eine vollkommene ist — zum Strepsitän.

5. Das Strepsinema geht durch Verkürzung der Fäden in die Diakinese hinüber. Die Gemini lassen sich zwanglos aus den nicht vollkommen gespaltenen Strepsinemafäden herleiten. Hier sei nochmals ausdrücklich auf die Untersuchungen GELER'S (1920) hingewiesen, da sein in allen Hinsichten günstiges Objekt und seine tadellose Mikrotechnik die Untersuchung der Erscheinungen der Prophase der heterotypen Teilung ermöglichten. Seine Befunde sind in schönstem Einklang mit meinen Beobachtungen, die wegen der Ungünstigkeiten meines Materials bei weitem nicht so eingehend ausfallen konnten.

6. Die Anordnung der Chromosomen deutet auf das Vorhandensein eines Centrosoms hin, das bei manchen Diatomeenarten — auch bei anderen *Cymbella*-Arten — auch optisch erweisbar ist.

7. Die Zahlenreduktion der Chromosomen findet im ersten Teilungsschritt statt.

8. Die Verschmelzung der generativen Kerne geschieht in einem prophaseähnlichen Zustand, wobei die chromatischen Fäden eine ganz eigentümliche Orientierung zeigen.

Budapest, Ungarn, 1932.

---

### Literaturverzeichnis.

- BĚLAŘ, K. (1926): Der Formwechsel der Protistenkerne. Sonderabdruck aus Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. 4. Jena.
- CHOLNOKY, B. (1927): Über die Auxosporenbildung von *Rhoicosphenia curvata* (Kg.) GRÜN. Arch. f. Protistenk. Bd. 60 p. 8—33.
- (1928): Über die Auxosporenbildung der *Anomoeoneis sculpta* (E.) CL. Ibid. Bd. 63 p. 23—57.
- (1929): Beiträge zur Kenntnis der Auxosporenbildung. Ibid. Bd. 68 p. 471—502.
- GEITLER, L. (1927 a): Die Reduktionsteilung und Copulation von *Cymbella lanceolata*. Arch. f. Protistenk. Bd. 58 p. 465—507.
- (1927 b): Somatische Teilung, Reduktionsteilung, Copulation und Parthenogenese bei *Cocconeis placentula*. Ibid. Bd. 59 p. 506—549.

- GEITLER (1928 a): Copulation und Geschlechtsverteilung bei einer Nitzschia-Art. Ibid. Bd. 61 p. 419—441.
- (1928 b): Neue Untersuchungen über die Sexualität der pennaten Diatomeen. Biol. Zentralbl. Bd. 48 p. 648—663.
- (1930): Studien über den Formwechsel der pennaten Diatomeen. Ibid. Bd. 50 p. 65—79.
- (1931): Der Kernphasenwechsel der Diatomeen. Mit einem Anhang: Die Kernteilung von Hydrosera. Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. 48 Abt. 1 p. 1—14.
- GELEI, J. (1920): A chromosomák hosszanti párosodása s e folyamat öröklétani jelentősége. Matematikai és Természettudományi Közlemények. Kiadja a Magyar Tudományos Akadémia Bd. 34 p. 133—385.
- KARSTEN, G. H. H. (1899): Die Diatomeen der Kieler Bucht. Wiss. Meeresuntersuchungen N. F. Bd. 4 Abt. Kiel p. 17—205.
- (1900): Die Auxosporenbildung der Gattungen Cocconeis, Surirella und Cymatopleura. Flora Bd. 87 p. 253—283.
- LAUTERBORN, R. (1896): Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig.
- MEYER, K. I. (1929): Über die Auxosporenbildung bei Gomphonema geminatum. Arch. f. Protistenk. Bd. 66 p. 421—434.
- PERSIDSKY, B. M. (1929): The development of the auxospores in the group of the Centricae (Bacillariaceae). Moskow.
- SCHUSSNIG, B. (1927): Die pflanzliche Zelle im Lichte der Phylogenie. Biologia generalis Vol. 2.
-

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1933

Band/Volume: [80\\_1933](#)

Autor(en)/Author(s): Cholnoky v. Bela I. [J.]

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Karyologie der Diatomeen. 321-348](#)