Über die Tagesperiode der Kern- und Zellteilungen.

Von

G. Karsten.

Mit Tafel I und 3 Abbildungen im Text.

In einer in dieser Zeitschrift erschienenen Arbeit: »Über embryonales Wachstum und seine Tagesperiode« (1) konnte erwiesen werden, daß der Einfluß des Wechsels von Licht und Dunkelheit es ist, der den Zeitpunkt für Eintreten der Kernteilungen bestimmt. War das für zahlreiche niedere Lichtpflanzen bereits daraus zu erschließen, daß die Teilungen nur oder doch vorzugsweise in der Nacht stattfinden, zum Teil sogar zu genauen Stunden wie bei Spirogyra um 12 Uhr nachts, so brachte die genannte Arbeit den Nachweis, daß auch die Sproßvegetationspunkte höherer Pflanzen wie Zea u. a. ihre Teilungen auf die Nachtzeit verlegen, und daß durch Veränderung der Beleuchtungszeit auch die Teilungszeit sinngemäß verschoben werden kann. Daraus, daß auch beim Aufziehen von Keimlingen in völliger Dunkelheit die gleiche Periodizität von den Pflanzen eingehalten wird, ging außerdem hervor, daß nicht der seit der Keimung genossene Wechsel von Tag und Nacht der bestimmende Faktor für die Teilungsperiode der Einzelpflanze ist, sondern, daß der von jeher auf die Voreltern wirkende Tag- und Nachtwechsel auf das Keimplasma derart eingewirkt hat, daß die Periodizität der Kernteilungen zu einem vererbbaren Faktor geworden ist. Zwar kann durch direkte Beeinflussung mit stärkerem Licht die Einzelpflanze zu einer Änderung der Periode gezwungen werden, fällt aber jeder Lichteinfluß fort, so tritt durch Vererbung die normale Periode ein.

Um diese Tatsache auf ihre weitere Gültigkeit hin zu untersuchen, wurden andere Pflanzen in den Bereich der Beobach-

~~11488~~
23830

tung gezogen. Zunächst wählte ich eine Chara, die im Institut seit langer Zeit in Kultur befindlich, für solche Versuche geeignet schien. In parallelwandigen schmalen Küvetten wuchsen die eingesetzten Stecklinge recht gut und die verschiedenen Versuchsreihen mit normaler Belichtung, umgekehrter Lichtzeit, Dauerbelichtung und andauernder Dunkelheit konnten bei konstanter Temperatur durchgeführt werden. Bei der mikroskopischen Untersuchung stellte sich jedoch heraus, daß das Material trotz seiner Menge völlig unzureichend war. Denn um vergleichbare Resultate zu erhalten, durften nur die Teilungen der Scheitelzelle in Betracht kommen und diese treten verhältnismäßig zu selten ein, um brauchbare Zahlen liefern zu können. Da der Raum des Thermostaten immerhin beschränkt ist, konnten unmöglich hinreichend Küvetten unter völlig gleichen Lichtbedingungen aufgestellt werden, um die im Objekt liegende Ungunst auszugleichen.

Besser geeignet schienen Gymnospermenkeimlinge zu sein. Zahlreiche Aussaaten von Pinus austriaca lieferten gutes Material, und ich konnte zunächst an frisch dem Gewächshaus — wo das Antreiben bei 22 bis 23° Wärme erfolgte —, entnommenem Material feststellen, daß auch bei Pinuskeimlingen eine Tagesperiodizität für Kernteilungen im Sproßvegetationspunkt vorhanden ist. Auch hier findet nachts die größte Menge der Kernteilungen im Sproßscheitel statt, und die Zeit 2 bis 4 Uhr nachts stimmt sogar mit den Befunden bei Zea vollkommen überein. Beifolgende Tabelle (s. S. 3 u. 4) zeigt dieses zur Genüge. Als ich jedoch daran ging, die bisher anstandslos gelungenen Versuche mit dauernder Belichtung resp. Verdunkelung und Umkehr der Belichtungszeiten vorzunehmen, zeigte das Objekt Schwierigkeiten, die nicht zu überwinden waren. Die Keimlinge vertrugen den Aufenthalt im Thermostaten nicht und gingen zugrunde, doch trat dasselbe auch mit den im Gewächshaus kultivierten Keimlingen ein, so daß der Thermostat nicht die Schuld daran trug. Der Fehler lag vermutlich an der Ungunst der Jahreszeit, da die Versuche während der Wintermonate unternommen wurden, wo ungenügendes Licht, zu große Feuchtigkeit und auch wohl zu starke Erwärmung für Pinus ungeeignet waren.

Pinus austriaca, normal wachsend 22—23°. 3. Februar 1915 abends ins Laboratorium. Alle Schnitte durch den Vegetationspunkt durchgezählt.

Zeit	Auflockerung	Prophase	Metaphase	Anaphase	Telophase	Summe	Mittel	Zahl der Schnitte
6	1	4	3	3	—	11		9
	—	3	3	1	—	7		10
	2	4	3	1	3	13	11,2	12
	1	2	3	7	3	16		8
	2	2	3	1	1	9		9
8	1	4	4	3	2	14		9
	3	5	5	6	2	21		12
	1	4	4	1	1	11	13	10
	3	2	4	—	2	11		10
	1	4	—	—	3	8		13
10	2	2	4	2	3	13		11
	2	8	8	4	4	26		11
	1	4	2	4	5	16	16,8	10
	1	4	1	2	4	12		10
	2	2	3	6	4	17		10
12½	2	2	3	5	4	16		11
	3	6	7	2	4	22		14
	2	6	5	3	5	21	20,02	9
	2	6	6	3	5	22		15
2	1	5	5	5	—	16		11
	4	8	5	2	3	22		16
	2	3	6	7	2	20	23,8	11
	4	6	9	4	9	32		12
	3	7	8	4	7	29		16
4	1	9	7	1	4	22		15
	—	4	1	—	6	11	24	10
	4	8	5	6	8	31		19
	3	5	4	10	10	32		13
6	2	1	2	2	4	11		13
	2	5	3	1	4	15		10
	2	4	1	7	4	18	18	13
	4	5	2	2	7	20		16
	1	7	6	7	5	26		13
8	1	4	6	5	6	22		12
	1	3	3	1	6	14		18
	2	4	5	1	3	15		12
	2	4	4	3	2	15	16	8
	2	3	4	3	2	14		11

Pinus austriaca, normal wachsend 22—23°. 3. Februar 1915 abends ins Laboratorium. Alle Schnitte durch den Vegetationspunkt durchgezählt.

Zeit	Auflockerung	Prophase	Metaphase	Anaphase	Telophase	Summe	Mittel	Zahl der Schnitte
10	1	3	3	3	3	13		12
	2	4	3	3	3	15		12
	1	6	5	6	3	21	12,8	10
	—	1	—	—	2	3		11
	3	3	1	—	5	12		18
12	3	6	4	3	3	19		18
	1	4	1	—	1	7		17
	1	4	2	1	1	9	9,4	11
	1	1	3	—	3	8		15
	—	2	—	—	2	4		14
2	—	6	4	1	1	12		10
	—	1	6	6	4	17		12
	—	4	5	5	4	18	15,2	15
	—	3	4	4	2	13		12
	1	4	1	6	4	16		10
4	—	3	7	4	3	17		12
	—	6	3	3	2	14		12
	—	4	3	2	1	10	15,4	9
	—	7	2	2	1	19		15
	—	5	3	5	4	17		13

Versuche mit Konjugaten.

1. Spirogyra. Im Herbste 1914 untersuchte ich die Beeinflussung der Kern- und Zellteilungen durch Licht und Dunkelheit bei einer großen Spirogyraart, die der Spirogyra crassa entsprechen dürfte, aber mangels von Zygoten nicht genau bestimmbar war. Die Spirogyrafäden wurden in kurze Stücke zerteilt in Hängetropfen auf Objektträgern kultiviert, was sie recht gut vertragen konnten. Bei rechtzeitiger Erneuerung des Hängetropfens fand ein ansehnlicher Zuwachs der Fadenstücke statt. Die Objektträger unter feuchten Glocken auf Gestellen vereinigt, konnten leicht den verschiedenen Versuchsbedingungen unterworfen werden und waren jederzeit der Beobachtung zugänglich. Zur Belichtung dienten teils Glühlampen von 50 Kerzen, die einzeln oder zu zweit in 30 cm Entfernung über

den Glasglocken aufgehängt waren, teils für höhere Intensität eine Liliput-Bogenlampe von 500 Kerzen in einem Meter Entfernung befestigt.

Es ist bekannt, daß Spirogyra sich ziemlich genau um 10 bis 12 Uhr nachts teilt, zunächst tritt Karyokinese ein, dann schneidet die Trennungswand an der Stelle der Kernplatte ringförmig von den Seiten ringsum ins Zellumen ein, bis die Ränder in der Mitte aufeinandertreffen.

Die Fragestellung war damit gegeben:

Läßt sich Spirogyra durch Änderung der Belichtungsperioden zu einer entsprechenden Änderung ihrer Teilungszeiten bringen?

Bekannt ist, daß Erniedrigung der Temperatur von Strasburger (2) benutzt wurde, um die Karyokinese zu verzögern und in ein wenig modifizierter Weise hat Gerassimoff (3) von demselben Mittel Gebrauch gemacht und damit seine kernlosen wie doppelkernigen Zellen erhalten.

Aus den Protokollen möchte ich einiges mitteilen, woraus hervorgehen wird, daß sich ähnliches durch Veränderung des Licht- und Dunkelwechsels erreichen läßt.

Kultur 1 und 2. Am 12. X. 1914 vormittags angesetzt und dauernd belichtet.

1 = 46 Zellen alle normal und ihrer Größe nach teilungsfähig
2 = 35 „ „ „ „ „ „ „ „

Alle Zellen bleiben ungeteilt bis 15. X. abends. Vier Tage und drei Nächte hat das Licht die Teilung verhindert. Weitere Kulturen gaben gleiche Ergebnisse.

Kultur 7 Ba. 21 Zellen, angesetzt am 17. X, Mehrere längere Zellen, die sich anscheinend teilen wollen.
Bc. 21 Zellen ebensolcher Art.

Tagsüber verdunkelt, nachts belichtet.

Alle Zellen unverändert bis 22. X. Dann haben sie sich während der Tagesverdunkelung geteilt.

7 Ba besitzt jetzt 26 Zellen.
7 Bc „ „ 23 „

Das Licht hat also die Teilung in der für die Pflanze normalen Nachtzeit gehemmt, andererseits haben die Zellen sich fünf Tage lang gesträubt, eine durch Dunkelheit ihrem Bedürfnisse entgegenkommende andere Tageszeit für die Teilung zu

wählen. Weitere gleichartig behandelte Kulturen ergaben gleiche Resultate, die also zeigen, daß nicht nur Dunkelheit als solche für normale Teilung der Spirogyrafäden notwendig ist, sondern, daß die Zellen auch eine Empfindung für die ihrem Teilungsbedürfnis angemessene Tageszeit haben müssen, die auf die Stunde genau bestimmt ist; und dieses Angepaßtsein auf eine bestimmte Stunde überwindet vielfach sogar die Lichthemmung. Denn schließlich läßt sich auch durch starke Belichtung die Teilung nicht völlig verhindern, die weiter wachsenden Zellen erreichen sonst eine ihrer Ökologie nicht mehr entsprechende Länge.

Doch treten bei diesen im Lichte erfolgenden Teilungen gewisse Unregelmäßigkeiten auf, die zeigen, daß die verschiedenen aufeinanderfolgenden Abschnitte der Zellteilung nicht gleichmäßig von dem regelmäßigen Wechsel von Tag und Nacht abhängig sind. Besonders konnte in vielen Fällen beobachtet werden, daß scheinbare Zellteilung vorlag, ohne daß der Kern sich geteilt hätte. Bei genauerer Untersuchung zeigte sich dann, daß die Wandbildung rings vom Rande her eingesetzt hatte, und verschieden weit vorgeschritten war, doch blieb im Zentrum stets noch ein Diaphragma übrig — wenigstens so weit ich beobachtet habe. Daraus geht hervor, daß das Zellplasma den Anstoß zur Einleitung einer Zellteilung gegeben resp. erhalten hatte, und daß die Wandbildung bereits eingeleitet war, daß aber der Einfluß des Lichtes den Kern selbst verhinderte, seinerseits die Karyokinese zu beginnen. Stets lag dann der Kern im Diaphragma oder doch ganz in der Nähe der sich bildenden Querwand. Es ist klar, daß auf diese Weise bei weiterem Fortschreiten der Wandbildung kernlose Zellen neben kernhaltigen entstehen müssen, daß so auch, wenn nach vollendeter Wandbildung die Kernteilung einsetzt, zweikernige Zellen gegeben wären, wie Gerassimoff sie durch nächtliche Abkühlung erhielt. In der folgenden Dunkelperiode, die auf den Tag entfiel, wurden meist solche Unregelmäßigkeiten ausgeglichen.

Als Beleg mag die Kultur 10b dienen.

Am 19. X. angesetzt enthält der Faden 60 Zellen mittlerer Länge.

In den Dunkelperioden treten nach und nach einzelne Teilungen ein, so daß am 23. X. abends 68 Zellen vorhanden sind.

In der Nacht folgen dann trotz Belichtung die so lange zurückgehaltenen Teilungen in großer Zahl. Es wurden am Morgen des 24. X. 95 Zellen gezählt, so daß 27 neue Teilungen stattgefunden haben müssen. Diese 27 sind aber durchweg unvollständig in der oben geschilderten Weise, so daß zwar die Zellteilung deutlich vorliegt, der Kern aber noch ungeteilt ist. In der folgenden Tagesdunkelperiode wird dann die Kernteilung durchgeführt.

Bei diesen zahlreichen Teilungen wurden schließlich die Zellen so kurz, daß der Durchmesser der dicken Fäden länger ist als die Längsstreckung der Zellen. Außerdem ballt sich der Chromatophor wie zum Schutze des Kernes um ihn zusammen (Systrophe). Weitere Kulturen lieferten die gleichen Ergebnisse. Zweikernige Zellen, denen danebenliegende kernlose entsprechen, sind nur dreimal beobachtet worden, da meist der Belichtung früh genug die Dunkelperiode folgte, und damit der normale Zustand hergestellt werden konnte.

Meine Einberufung zum Heere hinderte alsdann die Fortsetzung der Beobachtungen.

Als Ergebnis kann man also feststellen, daß die nächtliche Teilungsweise bei Spirogyra durch den Wechsel von Tag und Nacht bedingt ist, die Zelle assimiliert CO_2 am Tage, vermehrt sich durch Teilung des Nachts. Durch Änderung der Periode, indem man tagsüber die Zellen dunkel hält, sie nachts dagegen intensiv belichtet, lassen sich Teilungen einige Tage hindurch unterdrücken, später aber im Tagesdunkel erzielen, doch braucht die Pflanze einige Zeit (4 bis 5 Tage), bis sie auf die neue Periode eingeht. Der auf die Zellen ausgeübte Zwang, d. h. die Hinderung normaler Teilungen, bringt dann aber früher oder später eine massenhafte Zellvermehrung zustande, die vielfach mehr an der gewohnten Zeit (nachts), als an der Dunkelheit festhält, also auch trotz Belichtung des Nachts erfolgt. Es setzt demnach völlige Regellosigkeit ein und man kann Teilungen zu jeder Tageszeit beobachten. Das abweichende Verhalten der bei Licht erfolgenden Teilungen ist oben genauer geschildert.

2. Desmidiaceen. Es lag nahe, daß nun auch einzellige Konjugaten herangezogen wurden. Über die Teilungszeiten von Desmidiaceen liegen einige Beobachtungen aus neuerer Zeit

vor. So gibt Lutman (4) für Closterium an, daß Teilungen von 10 Uhr abends bis 5 Uhr morgens stattfinden, und daß am Abend 9 Uhr die Tochterhälfte zur Größe der älteren herangewachsen ist, womit die Symmetrie hergestellt wird. Kauffmann (5) führt für Cylindrocystis an: »Die vegetative Teilung findet tags und nachts statt, wenn sie auch nachts, besonders um Mitternacht, weit am stärksten ist.« Eingeschaltet sei auch noch, daß Kurssanow (6) in seiner Zygnemaarbeit angibt, daß bei den zunächst einzelligen Keimlingen alle Teilungen ausschließlich nachts vor sich gehen.

Dank der Freundlichkeit meines Kollegen Professor E. Pringsheim standen mir von seinen Reinzuchtversuchen herstammende Kulturen von Cosmarium Botrytis, Closterium moniliferum und Mesotaenium Endlicherianum zur Verfügung, die sich in geeigneter Kulturflüssigkeit, wie sie von Pringsheim (7) angegeben wird, bis jetzt gut gehalten und üppig vermehrt haben. Sie standen an einem Nordfenster in zahlreichen Kölbchen verteilt und ließen jede Zygotenbildung vermissen.

Bevor ich daran gehen konnte, die am 1. VIII. bis 2. VIII. 1916 entnommenen und fixierten Zeitproben der drei Arten auf ihre Teilungsperiode hin zu untersuchen, mußte ich mir über den Vorgang der Teilung Kenntnis verschaffen, da z. B. bei Cosmarium keine eingehenderen Beobachtungen vorlagen. Auch die Arbeit von Klebahn (8) über die Keimung von Zygoten von Closterium und Cosmarium bot dafür keine Anhaltspunkte.

Die Untersuchung geschah in der Weise, daß die in Flemmingscher Lösung fixierten, in denselben Glasröhrchen ausgewaschenen, mit H_2O_2 gebleichten und in Alkohol aufbewahrten Mengen von Zellen mit Pipetten auf mit Eiweiß bestrichenen Objektträgern verteilt und hier durch Alkohol festgelegt wurden. So konnten die Zellen auf ihren Objektträgern wie Mikrotomschnitte behandelt, gefärbt, gewaschen usw. werden, wie schon Kauffmann (5, S. 724), es angegeben hatte.

Der ruhende Kern von Cosmarium Botrytis (Fig. 1, Taf. I), zeigt in wasserhellem Grunde einen durch Eisenhämatoxylin sich tiefschwarz färbenden Nucleolus von auffallender Größe. Die ersten Anzeichen einer bevorstehenden Teilung bestehen im Auftreten einer mehr oder minder großen Anzahl von Chro-

matinkugeln, die dem Rande des Nucleolus ringsum eingefügt sind (Fig. 1, 2), wodurch er noch ansehnlich an Größe zunimmt. Nach den Angaben von Kauffmann (5, S. 731) liegen diese Chromatinkörner bei Cylindrocystis frei im Plasma, wie er sie auch zeichnet (lc. Fig. 3, *a—d*); ich habe mich davon nicht überzeugen können, fand jedenfalls bei Cosmarium keine so frei und fern vom Nucleolus verteilten Chromatinkugeln in diesem Stadium. Daß aber das Chromatin ursprünglich nur im Nucleolus vorhanden ist, und daß er es ist, der die Chromosomen liefert, geht ja aus den mikrochemischen Nachweisen bei Kauffmann unzweideutig hervor, und da es sich bei Spirogyra, Zygnema usw. ebenso verhält, ist der Schluß von Kauffmann: »Diese Nucleoproteïdnatur der Nucleolen ist nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen für die ganze Klasse der Konjugaten charakteristisch«, jedenfalls als richtig anzuerkennen.

Darauf geht sehr bald die scharfe Abgrenzung des Kerns verloren und auch der Nucleolus verschwindet; zahlreiche kleine und kleinste Chromatinbröckchen füllen den Ort, wo der Kern lag, gleichmäßig im Plasma verteilt, aus (Fig. 3). Daß sie dem Nucleolus entstammen, ist klar, sie fügen sich dann zusammen und ordnen sich alsbald zu Chromosomen von kurzstäbchenförmiger Gestalt an, deren Zahl überaus groß ist, über 30 konnten gezählt werden (Fig. 4). Diese Stadien finden sich außerordentlich häufig vor, sie sind als Prophasen gezählt. Die eigentliche Metaphase mit in einer Linie angeordneten Chromosomen muß dagegen sehr schnell verlaufen, meist war bereits das Auseinanderrücken der geteilten Chromosomen zu beobachten, so daß die verschiedenen Fig. 5 bis 7 bereits Übergänge zur Anaphase darstellen. Dabei ist die Körnchenplatte zwischen den bis an den Rand der Chromatophoren zurückgewichenen Chromosomen deutlich zu erkennen. Hier erfolgt dann auch die Rekonstruktion der Tochterkerne in eigentümlicher Weise (Fig. 8). Man sieht große durchweg feinst gekörnelte Ballen sich abgrenzen, zwischen denen in der Teilungslinie noch der Körnerstreif erkennbar ist, und in denen eine bisweilen sichtbare schwache Kontur bereits den sich wiederbildenden Nucleolus andeuten möchte. Doch habe ich keinen Fall gefunden, wo nach der Teilung gleich wieder ein einheitlicher Nucleolus auftritt, son-

dern meist waren die auch vor der Teilung häufigen kleineren oder größeren Chromatinkugeln im alsdann wesentlich geschrumpften Kerne in Mehrzahl vorhanden (Fig. 9, 10). Hinzufügen muß ich freilich, daß, so genau auch die Zeichnungen ausgeführt wurden, eventuell die Größenverhältnisse nicht richtig getroffen sind, da sie nicht mit dem Abbe'schen Zeichenapparate ausgeführt werden konnten; nur die Umrisse der Textfiguren sind mit ihm entworfen.

Im Stadium der Anaphase ist das erste Auseinanderweichen der Schalen zu beobachten (Fig. 8), das in der Telophase weitergeht, worauf die Plasmamassen sich sondern (Fig. 9) und mit den einander zugekehrten Kernen an der Front (Fig. 10) zum Auswachsen der Tochterschalen schreiten.

Diese Periode des Auswachsens der Tochterschalen Rücken an Rücken ist für das Leben der Individuen die gefährlichste, da die jungen Schalen weich und wenig widerstandsfähig sind. Es geht ein großer Prozentsatz von Cosmariumzellen während dieser Zeit zugrunde. Ähnlich wie die Häutungsperiode der Krebse sie allen Schädigungen wehrlos preisgibt, ist es auch hier der Fall; die weichen in Bildung begriffenen Schalen gewähren dem Plasma nicht hinreichenden Schutz.

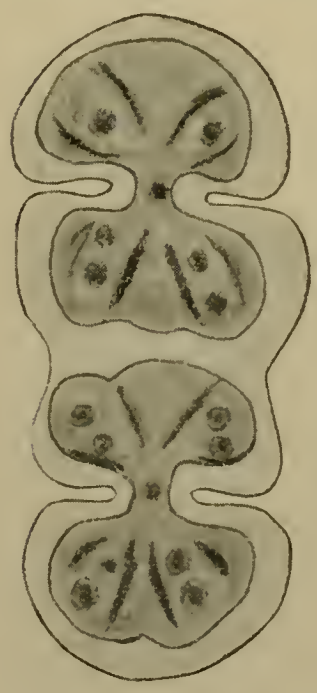

Abb. 1. 666/1.

Abb. 2. 466/1.

Mit diesem Prozeß der Schalenbildung hängen auch einige monströse Formen zusammen, die ich hier beifüge (Abb. 1 und 2). Das Zustandekommen ist ja ziemlich klar. Statt sich zu trennen, bleiben die neuen Schalen aneinander haften und verwachsen völlig zusammen. In Abb. 1 sind beide Zellen vollkommen zur Ausbildung gelangt, nur die Trennung ist unterblieben und die Wandmasse ist an den Grenzstellen der beiden Tochterschalen einheitlich ausgebildet, so daß nur eine geringe Einbuchtung

übrig blieb. In Abb. 2 dagegen sind die Zellen nicht völlig ausgebildet. Die Kernteilung mag sich verspätet haben, denn beide Kerne liegen noch unweit voneinander in der einen Hälfte der großen Gesamtzelle. Auch die Chromatophoren sind noch nicht ganz fertig geworden, wie an der Zahl der Pyrenoide kenntlich wird. Solche Mißbildungen sind nun keineswegs etwa selten, sondern, wie aus der Tabelle hervorgeht in jedem Einzelpräparat mehr oder minder häufig vorhanden. Auch kann diese Bildung weitergehen und man findet dann ganze Zellreihen statt der Einzell-Bildung vor. Die Frage, ob etwa hier ein Rückschlag auf frühere Reihenbildung der Desmidiaceen vorliegt, wie wir eine solche ja für Desmidium noch kennen, oder ob die Möglichkeit einer weiteren Entwicklung hierin gegeben wird, ist nicht zu lösen. Im ersteren Falle wäre es denkbar, daß die Reihenbildung an ihrer eigenen Starrheit zugrunde ging, eine Gefahr, der Desmidium durch die Torsion der Fäden um die eigene Längsachse entgehen konnte. Wahrscheinlich ist mir geworden, daß eine abnorme Entwicklung der Kerne die Schuld tragen dürfte, denn in einem Falle konnte überhaupt nur ein Kern festgestellt werden, der in der Mitte der großen, weit über die doppelte Größe normaler Cosmariumindividuen aufgebauchten Mittelzelle lag, der beiderseits die Mutterschalen noch aufsaßen wie in Fig. 2. Jedenfalls sieht man hier einen Fall, der zeigt, daß der Umfang der Form Cosmarium Botrytis weiter ist, als er im regelmäßigen Turnus aufzutreten pflegt; die massenhafte Entwicklung in den Kulturgefäßen bei guter Ernährung sorgte dafür, daß auch solche in der Natur vielleicht seltener auftretenden oder früher zugrunde gehenden Ausnahmeformen bekannt wurden.

Hier mögen nun die Tabellen folgen, die die Zeitperiode der Teilungen von Cosmarium Botrytis nachweisen sollen. Es geht daraus hervor, daß Teilungen abweichend von Spirogyra und Zygnema während des ganzen Tages möglich sind, daß aber ein nächtliches Teilungsmaximum vorhanden ist, welches um Mitternacht etwa liegen dürfte zwischen 11 und 1 Uhr und ihm entspricht ein Prozentsatz von 50, so daß jedes zweite Individuum sich in Teilung befand. Wohlgemerkt wurde der Zustand des Zellauswachsens, wo die Kernteilung vorüber ist, be-

Periodizität der Teilungen von Cosmarium Botrytis. 1. VIII.—2. VIII. 1916. Sommerzeit reduziert auf Normalzeit.

Zeit	Individuenzahl	Ruhe	Prophase	Metaphase	Anaphase	Telophase	Zellauswachsen	Nicht in die Zahlen einbezogene Mißbildungen	Kernteilungssumme	Ruhe : Teilung	Prozentsatz der in Teilung befindlichen Individuen.
9 Uhr vormittags	443	380	7	12	13	18	11	12	50	380 : 50	ca. 11 % in Teilung
11 „ „	544	386	55	8	18	15	62	23	96	386 : 96	ca. 18 % „ „
1 „ mittags	500	404	9	8	4	5	75	7	26	404 : 26	ca. 5 % „ „
3 „ nachmittags	475	382	14	2	3	6	68	10	25	382 : 25	ca. 5,2 % „ „
5 „ „	537	441	54	8	5	4	16	9	71	441 : 71	ca. 13 % „ „
7 „ abends	538	106	67	6	17	18	324	15	108	106 : 108	ca. 20 % „ „ und 60 % in Zellbildung
9 „ „	506	218	148	13	16	7	24	12	184	298 : 184	ca. 36 % in Teilung
11 „ „	509	257	126	37	15	35	39	1	213	257 : 213	ca. 42,6 % „ „
1 „ nachts	484	230	209	5	15	15	10	14	244	230 : 244	ca. 50 % „ „
3 „ „	522	279	62	21	17	38	96	9	138	279 : 138	ca. 26 % „ „ wohl zu niedrige Zahlen; das Gläschen war zeitweise ausgetrocknet gewesen, Kernstadien schlecht zu erkennen.
5 „ morgens	442	212	94	13	16	15	92	10	138	212 : 138	ca. 30 % in Teilung
7 „ vormittags	508	387	33	27	20	28	10	3	108	387 : 108	ca. 20 % „ „
			878	160	159	204	827				

sonders aufgeführt, und nur die Kernteilung in diese 50 % einbezogen. Binnen welcher Zeit nun die in Kernteilung befindlichen Formen die gefährliche Periode des Zellauswachsens überwinden, geht aus den Zahlen für 7 Uhr abends hervor, wo gar 60 % in der Ausbildung der Tochterschalen begriffen sind. Es dürfte sich also ähnlich verhalten, wie Lutman für Closterium angibt, wo die Zellbildung nach der nächtlichen Kernteilung um 9 Uhr abends vollendet ist. Um diese Zahlen zu gewinnen und dem Prozentsatz eine gewisse Sicherheit zu verleihen, mußte eine möglichst große Individuenzahl zugrunde gelegt werden, doch war es mir nicht möglich mehr als 440—540 für jede zweite Stunde des Tages zu bewältigen. Die Übersicht zeigt nun, daß dem nächtlichen Maximum ein auf die gleichlautenden Tageszeiten fallendes Minimum entspricht, das sich von 12—3 etwa erstrecken dürfte, und von diesem Minimum ab ist ein regelmäßiges Ansteigen von 5% auf den zehnfachen Betrag des Maximums zu beobachten, wie auch wieder der Abstieg bis zum Minimum folgt usw.

Somit gewinnt man den Eindruck, daß tatsächlich der Satz von Sachs (9) vollkommene Gültigkeit besitzt: »Es ist, wie ich glaube ein allgemeines Gesetz, ... daß die chlorophyllhaltigen Assimilationsorgane diejenige Form und Stellung annehmen, durch welche sie für das Auffangen der Sonnenstrahlen in die günstigste Lage versetzt werden, wogegen die zur Neubildung von Organen oder Geweben bestimmten Teile des Pflanzenkörpers sich durch verschiedenartige Umhüllungen gegen den unmittelbaren Einfluß des Lichtes schützen, und wo dieses bei der Einfachheit und Durchsichtigkeit der Pflanze nicht tunlich ist, da scheint in gleichem Sinne eine zeitliche Verteilung derart stattzufinden, daß am Tage die Stoffbildung, in der Nacht die Neubildung der Zellen sich vollzieht,« —. Der erste Teil des Satzes konnte in der früheren Arbeit (1) »Über embryonales Wachstum und seine Tagesperiode« erwiesen werden, hier folgt der Beweis für die Gültigkeit des zweiten Teiles in aller Form.

Um nun nicht auf halbem Wege stehen zu bleiben, wurden in derselben Weise auch Closterium und Mesotaenium herangezogen. Die Zell- und Kernteilung von Closterium ist in der genannten Arbeit von Lutman (4) ziemlich genau beschrieben und meine

Beobachtungen stimmen im Wesentlichen mit den seinigen überein. Fig. 11 zeigt den noch ruhenden Kern, in dem der riesige Nucleolus mit einigen Chromatinauswüchsen am Rande stark zu überwiegen scheint. In Fig. 12 ist der Kern angeschwollen und die Chromosomenbildung eingeleitet, in deren Entwicklung der Nucleolus, ebenso wie bei Cosmarium, Spirogyra, Cylindrocystis u. a. völlig aufgeht. Die Metaphase Fig. 13 zeigt die in der Mittellinie versammelten Chromosomen und die feinen Spindelfasern, die nach dem Auseinanderziehen der Tochterchromosomen noch deutlich bleiben (Fig. 14, 15), und auch die Körnchenplatte in der Mittellinie aufweisen. Die Chromosomen ziehen sich dann an die Grenze der Chromatophoren zurück und in ähnlicher Weise, wie es bei Cosmarium der Fall war, tritt eine sehr feinkörnige Masse als Grundlage der neuen Kerne auf (Fig. 16). Diese verdichten sich alsbald und kehren nach etwaigen Formänderungen, von denen Fig. 18 eine der zur Beobachtung gelangten wiedergibt, in ihre rundlichovale Ausgangsform zurück. Bald nach der Anaphase beginnt entsprechend der Lage der Körnchenplatte das Einschneiden der Trennungswand ringsum (Fig. 16), die alsbald die beiden neuen Zellen voneinander trennt, worauf jede die verlorene Spitze mehr oder weniger schnell zu ergänzen bestrebt ist.

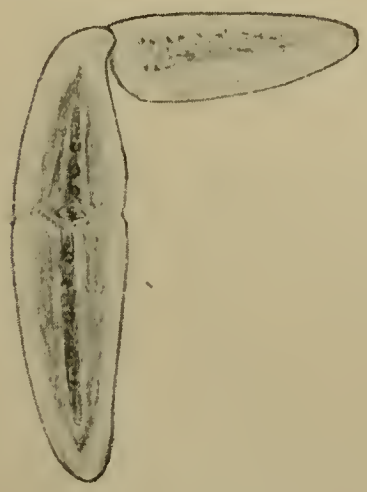

Abb. 3. 500/1.

Merkwürdigerweise ist auch in diesem Falle eine auf das unregelmäßige Verhalten der Kerne zurückführbare abnorme Entwicklung zu beobachten, die freilich nicht zu weitergehenden Formen zu führen vermag. Es ist in zahlreichen Fällen beobachtet, daß die Trennung der Zellen auf Schwierigkeiten stößt und sie lange aneinander hängen bleiben, wobei dann eine leichte Umbiegung der Spitze vorkommt (Abb. 3). Dabei geht aber stets die eine der beiden Tochterzellen zugrunde, nur eine von ihnen kommt also bei der Teilung zur Entwicklung. Die Ursache dafür dürfte in ungleicher Teilung der Chromatinmasse des Kernes liegen, wie eine solche in Fig. 17, Taf. I,

Periodizität der Teilungen von Closterium moniliferum, 1. VIII. zu 2. VIII. 1916. Sommerzeit reduziert auf Normalzeit.

Zeit	Individuenzahl	Ruhe	Prophase	Metaphase	Anaphase	Telophase	Zellauswachsen	Mißbildungen	Kernteilungssummen	Ruhe : Teilung	Prozentsatz der in Teilung befindlichen Zellen
8 Uhr vormittags	513	412	14	4	1	3	79	1	22	412 : 22	22 : 513 = 4,4 %
10 „ „	509	407	6	5	2	5	84	1	18	407 : 18	18 : 509 = 3,6 %
12 „ mittags	425	353	8	8	2	2	52	—	20	353 : 20	20 : 425 = 4,8 %
2 „ nachmittags	507	359	7	1	—	—	140	—	8	359 : 8	8 : 507 = 1,6 % Maximum des Zellauswachsens 140 : 507 = 27,6 %
4 „ „	529	435	3	2	—	1	88	—	6	435 : 6	6 : 529 = 1,1 %
6 „ „	527	476	10	3	3	4	31	—	20	476 : 20	20 : 527 = 3,8 %
8 „ abends	557	485	20	4	2	4	42	—	30	485 : 30	30 : 557 = 5,4 %
10 „ „	525	457	30	1	2	5	30	1	38	457 : 38	38 : 525 = 7,2 %
12 „ nachts	554	457	31	15	1	7	43	1	54	457 : 54	54 : 554 = 9,7 %
2 „ „	451	363	20	5	2	6	55	1	33	363 : 33	33 : 451 = 7,3 %
4 „ „	556	468	25	7	2	4	47	—	38	468 : 38	38 : 556 = 6,9 %
6 „ morgens	433	363	16	7	3	1	44	—	27	363 : 27	27 : 433 = 6,4 %

dargestellt wird. In der Anaphase ist hier zu erkennen, daß die überwiegende Chromatinmasse der einen Tochterzelle zufällt, während die andere nur etwa $^1/_4$ davon erhalten dürfte. Darauf glaube ich das häufige Fehlschlagen einer der Tochterzellen zurückführen zu können. Eine bleibende Veränderung, wie bei Cosmarium, konnte also hier nicht eintreten.

Die umstehende Tabelle zeigt nun die Verteilung der Teilungen auf die verschiedenen Tages- und Nachtzeiten. Die Gesamtzahl der Teilungen ist in diesen Kulturen zur gleichen Zeit, wo Cosmarium so zahlreiche besaß, verhältnismäßig gering, doch läßt sich das nächtliche Maximum auch hier auf 12 Uhr feststellen, während das tägliche Minimum auf 2 Uhr entfällt. An- und Absteigen ist von auffallender Regelmäßigkeit. Teilungen fehlen also zu keiner Tageszeit ganz, aber das nächtliche Überwiegen, wie es schon Lutman betont hatte, ist recht charackteristisch. Gerade zur Zeit des Minimums der Kernteilungen ist dagegen das Maximum von in Ausbildung ihrer einen Hälfte begriffenen Zellen zu beobachten, die ja nach Lutman's schon aufgeführten Angaben bis abends 9 Uhr ihr Wachstum vollenden werden.

Endlich stand noch Mesotaenium Endlicherianum zur Verfügung. Die Zellen sind zylindrisch, meist leicht gekrümmt, sie besitzen zwei Chromatophoren in Form median gestellter Platten, die ebenso wie bei Mesocarpus nach der Lichtintensität ihre Lage um die Längsachse drehen können Fig. 19, 20, 21. Jeder Chromatophor enthält meist ein großes Pyrenoid. Der Kern liegt in der Zellmitte zwischen beiden Chromatophoren, er ist kugelrund und führt einen verhältnismäßig kleinen Nucleolus. Auch hier findet eine, wenn auch spärlichere Vermehrung der Nucleolussubstanz vor Beginn der Teilung statt (Fig. 20, 22). Metaphase und Anaphase (Fig. 23, 24) zeigen nichts besonderes. Die Chromatophoren beginnen schon früh mit ihrer Verlängerung und schieben über einander hinaus, den Kern aus der Mitte verdrängend (Fig. 20). Es tritt dann auch bald Verdoppelung der Pyrenoide ein und die Zellen schnüren sich in der Mitte ringsum durch. Nur der Kern hält noch während der beginnenden Telophase zusammen, die Chromatinmassen liegen einander genähert (Fig. 25). Sobald die neuen Kerne ihre Mem-

Periodizität der Teilungen von Mesotaenium Endlicherianum Näg. 1. VIII.—2. VIII. 1916. Sommerzeit reduziert auf Normalzeit.

Zeit	Individuenzahl	Ruhe	Prophase	Metaphase	Asaphase	Telophase	Zellenpaare	Mißbildung	Teilungen und Zellenpaare	Ruhe, Teilungen	Prozentsatz der in Teilung befindlichen Zellen
8 Uhr morgens	510	505	3	—	1	—	1	1	6	505: 6	510: 6 = 1,18%
10 „ „	532	527	1	—	—	1	3	1	6	527: 6	532: 6 = 1,11%
12 „ mittags	581	579	—	—	—	—	2	—	2	579: 2	581: 2 = 0,34%
2 „ nachmittags	535	528	—	2	—	1	3	1	7	528: 7	535: 7 = 1,3%
4 „ „	522	520	1	—	—	1	—	—	2	520: 2	522: 2 = 0,38%
6 „ „	521	517	—	—	—	—	4	—	4	517: 4	521: = 40,76%
8 „ abends	541	519	10	—	—	—	21	—	31	519: 31	541: 31 = 5,7%
10 „ „	576	473	55	—	—	—	47	1	103	473: 103	576: 103 = 18,19%
12 „ nachts	522	504	3	4	—	—	11	—	18	504: 18	522: 18 = 3,46%
2 „ „	509	485	2	—	—	—	22	—	24	485: 24	509: 24 = 4,71%
4 „ „	590	574	—	—	—	1	15	—	16	574: 16	590: 16 = 2,71%
6 „ morgens	521	479	3	—	2	4	15	—	24	497: 24	521: 24 = 4,6%

bran geschlossen haben, fallen die Zellen auseinander. Von eigentlichem Zellauswachsen kann hier demnach kaum mehr die Rede sein, in den großen Zellmengen am Boden der Kulturgefäße liegen alle möglichen Größen durcheinander. Der ganze Teilungsvorgang spielt sich hier in sehr kurzer Zeit ab und Bilder, wie Fig. 25, müssen mit in die Teilungsschritte einbezogen werden. Die folgende Tabelle gibt die Teilungsperiodizität wieder und zeigt, daß bald nach Sonnenuntergang der Prozeß einsetzt und in kurzer Zeit den Höhepunkt schon um 10 Uhr abends erreicht, bis nachts 2 Uhr und bis zum Hellwerden hält dann die stärkere Teilungsneigung unter starken Schwankungen an, um am ganzen übrigen Tage auf einem Minimum zu verharren. Das Licht wirkt hier also stärker hemmend ein als bei irgendeiner anderen der beobachteten Formen der Desmidiaceen.

Weitere Versuche, die Teilungszeiten zu verschieben, sind bei Desmidiaceen nicht angestellt. Da bei allen Formen die Teilungen sich über den ganzen Tag, wenn auch in stark vermindertem Maße, erstrecken, so wäre es natürlich möglich gewesen, durch Änderungen der Belichtungs- und Verdunkelungszeiten eine Verschiebung des Teilungsmaximums zu erzielen, da es sogar bei der am meisten an die bestimmte Zeit um Mitternacht gebundenen Spirogyra erreicht werden konnte; doch war Neues demgegenüber nicht zu erwarten.

Man wird das Resultat verallgemeinern dürfen und ohne Übertreibung sagen können, daß (mindestens bei den gesamten Konjugaten) die vegetativen Zellen sich derart angepaßt haben, daß sie, solange das Tageslicht ihnen zu Gebote steht, den Zellmechanismus einseitig auf Assimilation der CO_2 und Aufspeicherung chemischer Energie verwenden, die sie in der Nacht zum großen Teil zum Zwecke ihrer Vermehrung wieder ausgeben müssen. Sie sind auf diesen Wechsel ihres Betriebes derart eingestellt, daß das Tageslicht die Zell- oder besser die Kernteilung hemmt, die nächtliche Dunkelheit sie befördert. Das allgemeine Gesetz, wie Sachs es formuliert hat, dürfte damit in weiterem Rahmen endgültig bewiesen sein.

Halle, September 1917.

Literatur.

1. Karsten, G., Über embryonales Wachstum und seine Tagesperiode. Zeitschr. f. Bot. **7**, 1. 1915.
2. Strasburger, E., Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl. 1880. S. 171.
3. Gerassimoff, J., Über die kernlosen Zellen bei einigen Konjugaten. Bull. de la soc. imp. des Naturalistes de Moscou. 1892. 1.
4. Lutman, B. F., Cell and nuclear division in Closterium. Bot. gaz. 1911. **51**, 401.
5. Kauffmann, H., Über den Entwicklungsgang von Cylindrocystis. Zeitschr. f. Bot. **6**, 712. Jena 1914.
6. Kurssanow, L., Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei Zygnema. Flora. N. F. **4**, 65. Jena 1911.
7. Pringsheim, E., Kulturversuche mit Chlorophyllführenden Mikroorganismen. F. Cohn's Beitr. z. Biologie d. Pflanzen. **11**, 405. 1913.
8. Klebahn, H., Studien über die Zygoten I. Keimung von Closterium und Cosmarium. Pringsh. Jahrb. **22**, 415. 1891.
9. Sachs, J., Experimentalphysiologie in Hofmeisters Handbuch der physiolog. Botanik. **4**, S. 30. Leipzig 1865.

Tafelerklärung.

Die Figuren sind, wo es nicht anders bemerkt ist, mit Zeiß Apochromat 2 mm Oc. 12 beobachtet worden.

Fig. 1—10. Cosmarium Botrytis.

1. Kern in Ruhe mit großem Nucleolus.
2. Kern mit zahlreichen Chromatinkörnern am Nucleolus.
3. Schwinden der deutlichen Kerngrenze und Verbreitung kleinerer Chromatinkörnchen im mittleren Plasmaraum der Zelle.
4. Sammlung der Chromatinkörnchen zu Chromosomen und Beginn der Metaphase.
5.—6. Stadien der Metaphase und Anaphase. 5. Apochr. 2 mm oc. 8.
7. Kernplatte.
8. Anaphase. Feinstverteiltes Chromatin im ganzen stark angeschwollenen Tochterkern. Lockerung der Schalenhälften.
9.—10. Telophasen. Chromatin in Körnergruppen. Beginn des Auseinanderweichens der Schalenhälften. 10. Apochr. 2 mm oc. 18.

Fig. 11—18. Closterium moniliferum.

11. Kern in Ruhe mit viel Chromatinkörnern im Nucleolus.
12. Chromosomenbildung.
13.—15. Meta- und Anaphasenstadien. 13. Apochr. 2 mm oc. 18.
16. Bildung der Tochterkerne, Beginn der Telophase mit noch deutlicher Kernplatte.

17. Unregelmäßige Anaphase, cf. Textbild 3.
18. Telophase und Wandbildung.

Fig. 19—25. Mesotaenium Endlicherianum.

19.—20. Zelle in Ruhe.
21. Querschnitt der Zelle mit Chlorophyllplatte in der Mediane.
22. Beginn der Chromosomenbildung.
23.—24. Metaphasenstadien.
25. Anaphase, Übergang zur Telophase, Zelltrennung bis auf die Kerne bereits durchgeführt.

G. Karsten, gez. H. Lange Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: 10

Autor(en)/Author(s): Karsten George

Artikel/Article: Über die Tagesperiode der Kern- und Zellteilungen. 1-20