

Über die Reduktionsteilung bei der Auxosporenbildung von *Surirella saxonica*.

Von

G. Karsten.

Mit Tafel VII.

Obgleich die Sexualvorgänge bei der Auxosporenbildung der pennaten Diatomeen jetzt ziemlich genau für zahlreiche Formen bekannt geworden sind¹, fehlt es noch an hinreichenden Nachweisungen darüber, ob die Tetradenteilung, welche der Kopulation der Gameten vorausgeht, in der Tat eine Reduktionsteilung ist. Zwar wird es nach den jetzigen Anschauungen und Kenntnissen über Befruchtungsvorgänge schwer, sich ein anderes Verhalten vorzustellen, als daß vor oder nach einem mit Kernverschmelzung verbundenen Sexualvorgang eine Chromosomenreduktion stattfindet. Doch muß dann auch ein direkter Nachweis als notwendige Bedingung für die Feststellung dieser als sicher vorausgesetzten Tatsache gefordert werden. Da ich nun selber mehrfach mit einer vorhandenen Chromosomenreduktion operiert und Schlüsse daraus gezogen habe², so mußte mir daran liegen, den strikten Nachweis möglichst bald zu erbringen.

Die Sachlage ist bei den pennaten Diatomeen bekanntlich die, daß in den beiden sich zusammenlagernden Zellen je eine Tetradenteilung des Kernes eintritt, worauf meist zwei Gameten mit je einem Großkern und einem Kleinkern in jeder Mutterzelle gebildet werden. Der Großkern ist der Sexualkern, der

¹) Klebahn, H., Beitr. zur Kenntnis der Auxosporenbildung I *Rhopalodia gibba* (Ehrbg.) O. Müller. Pringsh. Jahrb. 29, 595. — Karsten, G., Untersuch. über Diatomeen. I—III. Flora. 1896—1897. — Ders., Diatomeen der Kieler Bucht. Wiss. Meeresunters. 4. — Ders., Auxosporenbildung der Gattungen *Cocconeis*, *Surirella* und *Cymatopleura*. Flora. 1900.

²) cf. Indisches Phytoplankton. Deutsche Tiefsee-Expedition. 2, 502ff. und Nußbaum-Karsten-Weber. Lehrbuch der Biologie. 1911. S. 174 u. 289.

mit demjenigen der gegenüberliegenden Gamete verschmilzt, der Kleinkern geht vor oder nach der Kopulation zugrunde. Aus der Zygote wächst die Auxospore heran. Bei *Surirella* gehen aus der Tetradenteilung nur ein Großkern, drei Kleinkerne in jeder Mutterzelle hervor, demnach kann hier nur eine Auxospore gebildet werden.

Bei der Menge der zu gleicher Zeit entstehenden Auxosporen glaubte ich s. Z. in Kiel, daß die Aufgabe, die Reduktionsteilung zahlenmäßig nachzuweisen, bei *Brebissonia Böckii* gelingen müsse, die zu bestimmter Zeit im Sommer diesen Prozeß an den dichten Rasen, die damals (1896—1897) auf Zosterablättern in der Bucht auftraten, innerhalb weniger Wochen so vollständig durchführte, daß nachher die Blätter völlig kahl übrig blieben. Doch scheiterte der Versuch daran, daß die Kerne trotz ihrer ansehnlichen Größe nicht hinreichende Deutlichkeit besaßen, daß ihre Lage neben einem ebensogroßen Pyrenoid Schwierigkeiten verursachte, und daß die bei der Vorbereitung zur Auxosporenbildung gebildete Gallertmasse eine richtige Orientierung der Zellen fast unmöglich machte. So habe ich nach vielen Versuchen an konserviertem Material auf die Lösung der Aufgabe an dieser Form verzichten müssen.

Da kamen mir die Präparate von *Surirella saxonica* wieder in die Hände und sie zeigten alle Einzelheiten der Zellen und Kerne auf das beste erhalten, Zentrosom, Strahlung und Kerninhalt waren so deutlich zu erkennen, als ob die Präparate erst neuerdings angefertigt seien. Ja einige der entscheidenden Stadien waren jetzt durch ein geringes Abblassen der Färbung klarer als vorher zu beobachten, so daß z. B. das, was ich früher für Chromosomen verschiedener Größe hatte halten müssen, sich als Übereinanderlagerung von solchen erkennen ließ, oder als noch unfertige Stadien der Chromosomenbildung erwies. Die Kerne sind außerdem bekanntlich von ganz ungewöhnlicher Größe, so daß eine Zahl von günstigen Bedingungen hier zusammen trifft.

Wie aus der schönen Arbeit von Lauterborn¹ und aus meiner früheren Publikation bekannt ist, besitzen die Kerne

¹) Lauterborn, R., Untersuch. über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig. 1896.

von *Surirella* in der ruhenden Zelle einen nierenförmigen Umriss, mit der Einkerbung gegen das obere breitere Zellende gerichtet. Hier findet sich auch das Zentrosom, das zunächst dem Kernumriß unmittelbar anliegt. Der Kern füllt das mittlere Plasmaband, das zwei große Vakuolen in der Zelle voneinander scheidet, fast vollständig aus. Die Struktur des Kernes ist in diesem Zustande eine fein granulierte, körnige mit einem oder mehreren deutlichen Nukleolen. Dies alles wolle man in der früheren, oben genannten Arbeit vergleichen. Nachdem die beiden mit ihren schmälere Zellenden verbundenen Mutterzellen aufeinander einzuwirken begonnen haben, sieht man zunächst das Zentrosom in dem sich erheblich verbreiternden Plasmaband an eine oberhalb des Kernes gelegene Stelle rücken, die etwa um den halben Kerndurchmesser vom Kernrand entfernt ist. Es beginnt eine deutliche Strahlung auszusenden, die sich einmal gegen den Kern hin richtet, andererseits an das obere wandständige Plasma, wo sie nach beiden Seiten auseinanderspreizt. Der Kern hat unterdes eine kugelfunde Form angenommen.

Die Kernstruktur zeigt die Entwicklung des Kernfadens in Form dicker, perlschnurähnlicher, hin und her gewundener Bildungen, die weder Anfang noch Ende erkennen lassen. Ein Nukleolus ist noch sichtbar. (Fig. 1.) Die weiter folgenden Figuren zeigen, daß Kern und Zentrosom eine sehr verschiedene Lage zueinander annehmen können, sich bald einander nähern, bald auch wieder voneinander entfernen. Während ich das früher als zufällige Verschiedenheiten auffaßte, glaube ich jetzt den Schlüssel dafür in der damit parallel gehenden Strukturänderung des Kernes gefunden zu haben. Um die Lage in der Zelle genau kenntlich zu machen, sind die Ränder der oberen und unteren Vakuole mit in die Figuren eingetragen.

Da erkennt man, daß der Kern in Fig. 2 an die rechte Seite gedrückt ist, und daß seine perlschnurähnliche Fadenstruktur nicht mehr gleichmäßig verteilt, sondern an der dem ebenfalls verlagerten Zentrosom zugekehrten Seite von der Kernmembran zurückgewichen ist. Fig. 3 zeigt ein ähnliches Stadium; doch befindet sich der Kern diesmal auf der linken, das Zentrosom auf der rechten Seite. Das Zurückweichen der

Kernfäden vor der Zentrosom-Beeinflussung ist auch hier deutlich.

In Fig. 4 liegen Kern und Zentrosom nebeneinander auf etwa gleicher Höhe. Der auf die vom Zentrosom abgekehrte Kernseite gewanderte Kernfaden zeigt in einigen vorgestreckten Enden, daß er sehr viel feiner geworden und der Länge nach gespalten ist, wie aus der Lage einiger Stücke zueinander geschlossen werden darf. In Fig. 5 ist die gegenseitige Anordnung noch ähnlich, doch ist die Spaltung des Kernfadens wieder rückgängig gemacht, oder jedenfalls nicht mehr deutlich. Die ganzen Kernfäden sind in die vom Zentrosom abgekehrte Seite zusammengedrängt. Endlich in Fig. 6 ist die anfängliche Stellung des Zentrosoms oberhalb des Kernes, mit starker ihm und den Stützpunkten im oberen Plasma zugekehrter Strahlung wieder hergestellt. Aber der Kern ist tiefgreifend gegen das Ausgangsstadium verändert. Seine Form ist gegen das Zentrosom hin zugespitzt, als ob von dort her ein Zug auf ihn ausgeübt würde. Die ganze obere Kernhälfte erscheint inhaltsleer, alle Kernfadenelemente finden sich im unteren, vom Zentrosom abgekehrten Ende in dickem Klumpen zusammengeballt vor. Es ist das als Synapsis bezeichnete Stadium erreicht.

Aus den verschiedenen Stellungen von Kern und Zentrosom im Zellplasma und der in allen Fällen gleichartigen Reaktion der Kernfadenelemente auf die Lagerung des Zentrosoms, scheint mir hervorzugehen, daß von diesem aus eine Beeinflussung des Kernes angenommen werden muß, die zu der Synapsis führt. Daß der Einfluß des Zentrosoms auf den Kern durch das Näherücken und Umwandern des Kernes im oberen Teile verstärkt werde, dürfte die Bedeutung der verfolgten Lageveränderungen sein, denn daß die zeitliche Reihenfolge etwa so wie die Figurenummern anzeigen, richtig ist, wird durch die fortschreitende Strukturänderung als bewiesen erachtet werden können.

Welche Einflüsse es sonst sind, die an Stelle des hier sichtbaren Zentrosoms auf die einseitige Zusammenlagerung der Kernfäden hinwirken, ist schwer zu sagen.

Gegen den von Tröndle¹ jüngst geltend gemachten Einwand,

¹) Tröndle, A., Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von *Spirogyra* und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. f. Bot. 1911. 3, 593.

daß die Bedeutung der Synapsis weder »für die Mischung väterlicher und mütterlicher Erbsubstanz«, noch »für die Bildung der bivalenten Chromosomen in der heterotypischen Teilung« von Bedeutung sein könne, muß doch einiges Bedenken erhoben werden. Denn es ist recht zweifelhaft, ob man die in den beiden unverschmolzenen Kernen der Zygote vorgehenden Umlagerungen von fadenförmigen Elementen, die er als Hauptgrund seiner Einwendungen anführt, trotz mancher Ähnlichkeiten, einer bisher doch nur in einheitlichen Sexualkernen nachgewiesenen Synapsis überhaupt vergleichen kann. Völlig hinfällig wird aber dieser Vergleich dann, wenn man bedenkt, daß diese fadenförmigen Elemente voraussichtlich überhaupt kaum den Chromosomen entsprechen können, die ja nach allen Nachweisen bei *Spirogyra* lediglich im Nukleolus enthalten sind.

Ein positiver Beweis für die Bedeutung der Synapsis ist damit freilich noch nicht erbracht, immerhin ist es wichtig, daß sie bisher bei jeder heterotypischen Teilung in dieser oder jener Form sich hat feststellen lassen, also mindestens von diagnostischem Werte in zweifelhaften Fällen sein kann. Und es schien mir wichtig, darauf hinzuweisen, daß hier eine nähere Beziehung des Zentrosoms zur Umlagerung der Kernfäden, die zum Synapsisstadium führt, zu erkennen ist.

Alsdann findet man den Kern am oberen verbreiterten Zellende wieder und beobachtet die Umbildung des Zentrosoms zu der merkwürdigen Zentralspindel, die zunächst einen schmalen, sich sehr schnell verbreiternden Reifen resp. Zylinder darstellt und vorerst noch von der Reifenöffnung aus eine schwächere Strahlung erkennen läßt. Fig. 7 und 8. In Fig. 7 liegt die Zentralspindel hinter, aber nicht im Kern. Diese beiden Figuren zeigen nun auch den unter dem Einfluß der Zentralspindel stattfindenden Zerfall des sich stark verkürzenden und verdickenden Kernfadens in einzelne, kurze, stabförmige Chromosomen. Während der noch scharf umrissene Kern völlig farblos und durchsichtig ist, erscheinen die Chromosomen tief tingiert. Da die Zahl der Chromosomen eine sehr große ist, wird eine Zählung recht erschwert und um in den Resultaten sicher zu gehen, bat ich Herrn Dr. Meinhold, die Zählung an den betreffenden Kernen ebenfalls selbständig vorzunehmen. Unsere Resultate lauteten:

über 120, 127, 130, so daß also jedenfalls mehr als 120 Chromosomen zunächst gebildet werden. Es sind in den Figuren nur die optischen Durchschnitte wiederzugeben versucht, da eine genaue Einzeichnung der gesamten Chromosomen ein wirres Durcheinander ergeben hätte.

Das nächste in Fig. 9 wiedergegebene Stadium ließ den Kern wesentlich verschieden, mit weit schärfer markierten, stets paarweise zusammenliegenden Chromosomen in Form sehr kurzer Stäbe erscheinen. Auch hier ist nur der optische Durchschnitt gezeichnet, der immerhin den wesentlich klareren Eindruck eines inhaltärmeren Kernes erkennen läßt. Unsere Kontrollzählungen schwankten von 62—75 Chromosomenpaaren oder Doppelchromosomen; ein präziseres Resultat ließ sich bei der großen Schwierigkeit des Objektes und den mannigfachen möglichen Täuschungen nicht erzielen. Ich halte die Zahl 75 für zu hoch, durch Doppelzählung einzelner Gruppen veranlaßt und möchte annehmen, daß 64 oder 65 der Wahrheit näher kommen.

Damit wären hier 128—130 Chromosomen vorhanden, die sich zu 64—65 Doppelchromosomen paarweise nebeneinander gelagert hätten. Jedenfalls liegt also eine starke zahlenmäßige Reduktion zu Beginn der ersten Teilung vor, die nach allen sonstigen Erfahrungen auf die Hälfte zu veranschlagen ist.

Die weiter folgende Fig. 10 zeigt den Kern bereits völlig zerfallen. An seiner Stelle ist im umgebenden Plasma ein lichter Hof gebildet, in dessen Mitte die etwa dem früheren Kern-durchmesser gleichkommende Zentralspindel liegt. Die Mehrzahl der Doppelchromosomen ist bereits in dem Ring undeutlich geworden, der die Mitte der Spindel als wirrer Knäuel umhüllt. Doch zeigen einige noch frei gebliebene Chromosomen die Paarung außerordentlich deutlich. Wenn es hier unklar bleibt, in welcher Weise die Chromosomenpaare in dem Ringknäuel gelagert werden, so erkennt man an der nächsten Fig. 11, daß die Paare senkrecht auf der Oberfläche der Zentralspindel stehen. Freilich ist nicht zu sagen, ob das für die gesamte Dauer der Teilung gültig sein wird.

Damit entschwindet die Möglichkeit Genaueres über den weiteren Vorgang zu erfahren, denn alsbald verklumpen die Chromosomringe vollkommen und es entstehen, wie früher ge-

schildert, zwei auf der Zentralspindel auseinander weichende ringförmige Chromosomenballen, deren jeder offenbar ein Stück der Zentralspindel umschließt. Als bald sieht man diese in die zweite Teilung eintreten, über die bei der Unmöglichkeit die Chromosomringe zu differenzieren nichts Genaueres ausgesagt werden kann, bis auf das schließliche Resultat, daß vier einander zunächst gleichende Tochterkerne gebildet werden.

Das erste, deutliche Einzelheiten erkennbar zeigende Stadium ist in Fig. 12 wiedergegeben. Eine Menge gekrümmter gegen früher erheblich verlängerte Chromosomen liegen noch ohne Kernmembran in einem hellen Hofe des Plasmas. Die anderen drei Kerne zeigten keine erheblichen Verschiedenheiten. Es handelt sich jedenfalls um einen unmittelbar nach Durchführung der Teilung liegenden Zustand, in dem die Kerne noch völlig membranlos sind und keinerlei Differenzen untereinander erkennen lassen. Darnach muß jedoch die Differenzierung sehr geschwind vor sich gehen, denn man erkennt in den folgenden Stadien schon überall die Kleinkerne neben dem weit überwiegenden Großkern, wenn auch bisweilen einer der Kleinkerne etwas später seiner Reduktion anheim zu fallen scheint als die übrigen beiden. Eine Begründung dafür, welcher Kern als Großkern übrig bleiben werde, war aus der Struktur gleich nach der Tetradenteilung also nicht zu entnehmen.

Das Ergebnis der Untersuchungen ist nach alledem folgendes. Gleich nach der Chromosomenbildung findet deren paarweise Zusammenlagerung statt, so daß, wenn die Zahl der zunächst vorhandenen Chromosomen, und diejenige der Doppelchromosomen festgestellt werden kann, damit die zahlenmäßige Reduktion hervortreten muß. Wären die Chromosomen im zweiten Teilungsschritt irgendwo kenntlich geworden, so hätten sich ebensoviel einfache Chromosomen ergeben müssen, wie vorher Paare gezählt waren.

Die früheren Versuche, die nachgewiesene Reduktionsteilung zu erweisen, sowohl diejenige von Klebahn¹, wie meine eigenen², waren allzu unvollständig geblieben. Immerhin stimmen sie mit der hier gegebenen Darstellung in mancher Beziehung überein.

¹) Klebahn, H. l. c. S. 632 ff. Taf. X, Fig. 4, 5, 7, 8, 9, 29, 30.

²) Karsten, G. (Kieler Bucht.) l. c. S. 173 u. 174.

Schon in der Arbeit von Klebahn über die Auxosporenbildung von Rhopalodia erscheinen die Chromosomen in der Reduktionsteilung als sehr kurze Stäbchen, während die Lauterbornsche¹ Veröffentlichung für alle untersuchten Arten recht lange Chromosomen in der vegetativen Kern- und Zellteilung gezeichnet hatte. Allerdings gibt Klebahn für seine Form auch den vegetativen Teilungen ähnlich kurze Chromosomen wie den fertilen. Auffällig erscheint die sehr geringe Chromosomenzahl bei Rhopalodia, die nach Klebahn 4 und 8 betragen soll. Freilich hatte ich auch für Brebissonia 8 angenommen, doch scheint mir aus den damaligen Zeichnungen, insbesondere der Polansicht Fig. 193a hervorzugehen, daß es sich nur um 8 Doppelchromosomen, also 16 als diploide Zahl handeln kann, was Surirella gegenüber immer noch sehr bescheiden wäre. Doch sind starke Wechsel in den Chromosomenzahlen ja auch sonst innerhalb so großer Gruppen, wie die Diatomeen darstellen, bekannt.

Wichtiger dürfte sein, daß Klebahn wie ich damals bereits erkannt hatten, daß im ersten Teilungsschritt die Reduktion erfolgen müsse. Bei der vorliegenden Unmöglichkeit über den zweiten Schritt vor seiner Beendigung irgend welche Einzelheiten zu beobachten, ist es ein glücklicher Umstand, daß die Vorbereitungen zum ersten Teilungsschritt ziemlich langsam verlaufen. Für Surirella selbst ist meine jetzige Auffassung derjenigen von Lauterborn erheblich näher gekommen, insofern, als ich die Überzeugung gewonnen, daß doch ein größerer Parallelismus in dem Verhalten von Zentrosom und Kern vorliege, als ich früher finden konnte, wo die Lageveränderungen mehr als zufälliger Art angesehen wurden.

Vergleichen wir hier noch die letzthin mehrfach untersuchten Konjugaten!: In bezug auf den ersten und zweiten Teilungsschritt scheinen sich diese verschieden zu verhalten; bei Spirogyra sah ich die untersuchte Sp. jugalis bereits im ersten Teilungsschritt die paarweise Anordnung ihrer Chromosomen ausführen und ebendasselbe stellte Tröndle für Sp. neglecta fest. Beide Arten gleichen darin also den Diatomeen. Dagegen fand Tröndle für Sp. calospora und Sp. longata ein abweichendes

¹) Lauterborn, R. l. c.

Verhalten. Auch bei ihnen findet zwar eine diploide Teilung im ersten Teilungsschritt statt, doch fehlt die paarige Zusammenlagerung in den Spindeln und erst in der homöotypischen Teilung sieht man die haploide, reduzierte Zahl von Chromosomen in Erscheinung treten. Zygnema verhält sich nach der Arbeit von Kurssanow¹ ähnlich wie *Sp. jugalis* und *Sp. neglecta*; die Reduktion tritt im Verlaufe der ersten Teilung auf. Doch ist die Abweichung zu bemerken, daß die haploide Zahl nicht wie bei den beiden Spirogyren in der Diakinese, sondern erst in der Prophase auftreten, worin eine geringe Neigung zur Verschiebung beachtenswert ist, da man damit noch ein weiteres Übergangsstadium zu denjenigen Spirogyren erhält, die erst in der homöotypischen Teilung die haploide Zahl aufweisen.

Es ist von großem Interesse, daß in dieser äußerlich so einheitlich erscheinenden Gruppe der Konjugaten so starke Verschiedenheiten im Verhalten der Kerne bei den Reduktionsteilungen auftreten. Tröndle weist schon ganz richtig darauf hin, daß die Typen von *Spirogyra jugalis* und *neglecta* sich dem Verhalten der höheren Pflanzen nähern gegenüber dem Verhalten von *Sp. calospora* und *longata*; *Zygnema* steht zwischen beiden. Der entscheidende Schritt liegt aber doch auf der Grenze der Konjugaten zu den Diatomeen hinüber, wo die Reduktionsteilung vor den Sexualakt gesetzt wird; die Diatomeen haben eben diploide Vegetationszellen. Somit knüpft sich das höchste Interesse jetzt an die Frage, wie verhalten sich die Mesotaeniaceen, die den pennaten Diatomeen in Formen wie *Spirotaenia* so nahe zu stehen scheinen, und wie stellen sich die abweichenden Gattungen *Mesotaenium* und *Cylindrocystis* dazu, über die das Dunkel ihrer intimeren Entwicklungsvorgänge immer noch nicht gelüftet werden konnte. Annehmen müßte man ja, daß *Spirotaenia* sich etwa an *Surirella* und *Brebissonia* anschließen wird, während *Mesotaenium* und *Cylindrocystis* noch weitere Modifikationen in der Reduktionsteilung aufweisen dürften.

¹) Kurssanow, L., Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei *Zygnema*. Flora. 1911. 104, 65 ff.

Figurenerklärung.

Fig. 1—13. *Surirella saxonica*. Reduktionsteilung. Zeiß. 2 mm. oc. 8 = $\frac{1}{1000}$. Fig. 7—9 und 12. oc. 12 = $\frac{1}{1500}$. Die Lage ist stets durch die Umrisse der beiden Vakuolen oder durch Andeutung von Schale resp. Gürtelband angegeben.

Fig. 1—6. Kernstruktur ändert sich unter dem Einfluß des seine Lage stetig wechselnden Zentrosoms bis zur Synapsis.

Fig. 7—8. Erste Entwicklung der Zentralspindel und Sonderung der Chromosomen.

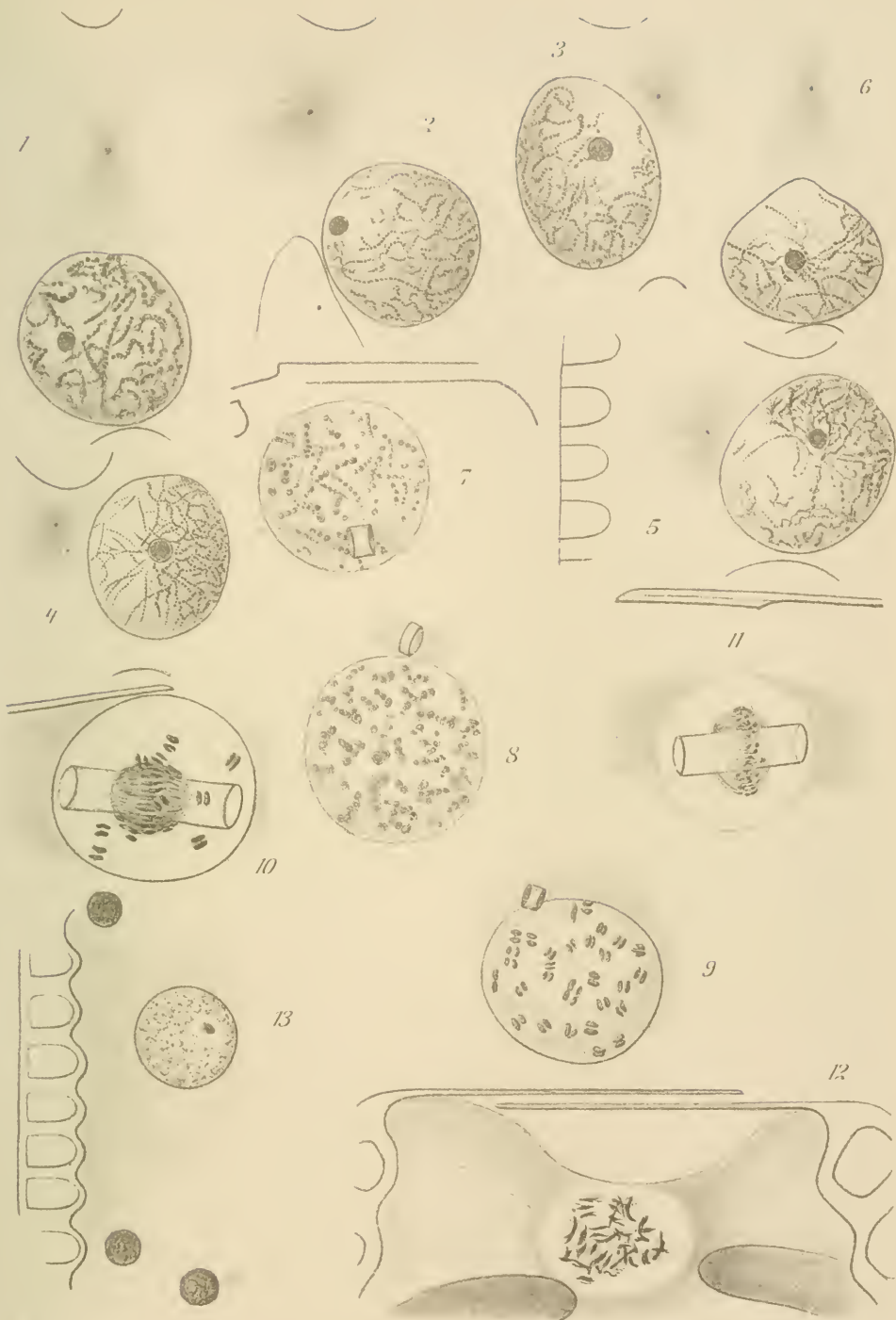
Fig. 9. Chromosomenpaarung und Reduktion.

Fig. 10—11. Anordnung der Chromosomenpaare um die lang ausgezogene Zentralspindel.

Fig. 12. Einer der vier Enkelkerne im noch unfertigen Zustand.

Fig. 13. Großkern mit drei Kleinkernen.





Harsten u. Th. Meinhoid gez.

E. Laue lith. Inst. Berlin

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [4](#)

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

Artikel/Article: [Über die Reduktionsteilung bei der Auxosporenbildung von *Surirella saxonica*. 417-426](#)