Beiträge zur Kenntnis der Physiologie der Desmidiaceen.

Von **Alfred Andreesen.**

(Mit 36 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Die reichhaltige Literatur über die Desmidiaceen beschäftigt sich vorwiegend mit floristisch-systematischen Aufgaben, daneben mit der Erforschung morphologischer und anatomischer Einzelheiten[1]). Über die Physiologie der Gruppe sind wir nur wenig unterrichtet, jedenfalls sehr viel schlechter, als über die Physiologie der meisten anderen Gruppen einzelliger Lebewesen. Der wichtigste Grund dafür liegt offenbar darin, daß die Frage nach der künstlichen Kultur der Desmidiaceen bisher noch keine Lösung erfahren hat. Man kann verschiedene Desmidiaceen, z. B. die widerstandsfähigen Cosmarium-Arten, Desmidien und andere längere Zeit im Laboratorium vorrätig halten und sogar zur Vermehrung bringen, wenn man sie in dem Originalwasser ihrer Fundorte beläßt; aber ihre Kultur auf künstlichen, der Zusammensetzung nach bekannten Substraten ist bisher nicht gelungen. Die in jüngster Zeit an einzelligen Grünalgen gewonnenen Ergebnisse (ich verweise z. B. auf die Forschungen von Artari, O. Richter und anderen[2]) haben zur Genüge gezeigt, daß vor allem die Fragen der Ernährungsphysiologie auch für die Algen nur auf dem Wege der Kultur, insbesondere der Reinkultur und womöglich der von einer Zelle ausgehenden Reinkultur gelöst werden können. Desmidiaceen freilich werden schon wegen ihrer dicken gallertreichen Membranen, die sich praktisch kaum von allen anhaftenden Bakterien reinigen lassen[3]), sich nicht in dem Sinne „rein" kultivieren lassen, wie es Richter bei Diatomeen, Artari, Grintzesko und andere bei einzelligen Chlorophyceen durchführten. Immerhin mußte es wünschenswert erscheinen, bei Desmidiaceen wenigstens zu versuchen, wie weit

---

1) Literatur z. B. bei: Oltmanns, „Morphologie und Biologie der Algen", pag. 89, 1904.

2) Artari, „Zur Ernährungsphysiologie der grünen Algen". Berichte d. D. bot. Ges. 1901, pag. 7.

O. Richter, „Reinkulturen von Diatomeen". Ber. d. D. bot. Ges. 1903, pag. 403.

3) Über die in Algenmembranen sich heimisch machenden Mikroorganismen, die gelegentlich bei den Versuchen, Algen in Reinkulturen zu halten, als Verunreinigungen lästig werden können, vgl. z. B. Růžička's Besprechung von: Dunbar, „Zur Frage der Stellung der Bakterien, Hefen und Schimmelpilze im System". Archiv f. Protistenkunde 1908, Bd. XI, pag. 387.

man mit Hilfe möglichst reiner Kulturen, d. h. solcher, in welchen die unvermeidlichen Bakterien in kaum wahrnehmbarer Weise zur Entwicklung kommen, in der Erforschung der Ernährungsphysiologie unserer Algengruppe kommen kann. Herr Prof. Küster veranlaßte mich daher, die verbreitetsten Formen in Einzelkulturen auf ihr Verhalten verschiedenartigen Nährlösungen gegenüber zu prüfen. Es wurde versucht, Nährlösungen zu finden, in welchen die gewählten Formen, Cosmarium und Closterium und einige andere, am Leben blieben und zu mehr oder minder lebhafter Teilung schritten, und gleichzeitig den Veränderungen des Zellenleibes Aufmerksamkeit geschenkt. Die Untersuchungen wurden im Laboratorium des botanischen Instituts zu Halle im W.-S. 1907/08 und S.-S. 08 unter Aufsicht und Anleitung von Herrn Prof. Küster angestellt, dem ich hierfür zu ganz besonderem Danke verpflichtet bin.

I. Methode.

Es empfiehlt sich aus den verschiedensten Gründen, stets einzelne Individuen in Kultur zu nehmen. Die übliche Methode, mit Hilfe der Koch'schen Platten einzelne Zellen zu isolieren, konnte nicht in Frage kommen, da die Desmidiaceen heißer, flüssiger Gelatine nicht widerstehen, ganz abgesehen davon, daß die Gelatine selbst schon ein Nährmedium ungenügend bekannter Zusammensetzung darstellt und eine Kultur mit Hilfe genau kontrollierbarer Nährmittel illusorisch macht. Auch biologische Isolierungsmethoden und Versuche zur sog. „natürlichen" Reinzucht führten zu keinem Ziel. Auf eine von fremden Organismen völlig freie Kultur mußte daher überhaupt verzichtet werden. Alle Mitteilungen beziehen sich auf Kulturen, in denen das Bakterienwachstum unter dem Mikroskop gar nicht wahrgenommen wurde oder sich in bescheidenen Grenzen hielt; Kulturen mit starker Bakterienverunreinigung wurden abgestellt. Der größte Teil der Versuche wurde in Form von Objektträgerkulturen angelegt: auf den Objektträger wurde die Nährflüssigkeit als Tropfen aufgetragen („stehender Tropfen"); die Kulturen wurden auf einem Drahtgestell untergebracht und in der gewöhnlichen Art durch eine mit Filtrierpapier ausgekleidete Glocke gegen Verdunstung geschützt. Um ein Urteil zu gewinnen, ob vielleicht die abnormen physikalischen Verhältnisse (Oberflächenspannung u. dgl.) in solchen Tröpfchenkulturen irgend welchen Einfluß ausüben konnten, wurden neben diesen zum Vergleich noch häufig Kulturen in Uhrschälchen, die mit größeren Flüssigkeitsmengen beschickt waren, angesetzt. Auch Kulturen auf festen Nährböden, Agar und Gelatine, wurden angelegt; doch bestand den mancherlei Vorzügen gegenüber

der große Nachteil darin, daß es schwer hielt, die Individuen unverletzt wieder auf andere Nährböden umzuimpfen und daß auch Verunreinigungen durch Bakterien und Pilze empfindlicher störten.

Was die Isolierung und Impfung betrifft, so war ich durchaus auf die mechanische Methode angewiesen, die Individuen aus dem Ausgangsmaterial einzeln herauszufischen. Hierzu wurden Glaspipetten benutzt, deren Spitze zu einer sehr feinen Kapillare ausgezogen worden war; mit dieser galt es dann, ein Einzelindividuum unter dem Mikroskop zu fangen; die bei der feinen Kapillare wirksamen Kapillarkräfte genügten, das Individuum in das Röhrchen hineinzutreiben. Um die Alge einigermaßen von anhaftenden Schmutzteilchen, Bakterien usw. zu reinigen, war stets ein längeres Waschen, d. h. ein mehrfaches Übertragen in reines Wasser nötig, bis die Alge schließlich in den Nährtropfen übergeführt werden konnte. Dieses Waschen machte allerdings die Isolierung recht zeitraubend, zumal die Individuen bei dem fortwährenden Übertragen häufig Schaden litten oder sonst verloren gingen. Wurde das Waschen in sterilisiertem Wasser vorgenommen, so ließ sich immerhin eine gewisse Sicherheit dafür erreichen, daß die Kulturen einige Tage rein blieben. — Gelatine und Agar kamen in der Weise zur Verwendung, daß kleine Stückchen einer zerschnittenen Gelatine- oder Agarplatte auf den Objektträger gelegt wurden, und der Inhalt der Kapillarpipette auf die Gallerte entleert wurde. — Über 3000 Individuen wurden auf diese Weise isoliert und in Kultur genommen.

II. Bedingungen der Zellteilung.

Die Aufgabe war, Bedingungen zu finden, auf welche ein isoliertes Exemplar mit Teilung reagierte. Diese Versuche wurden in erster Linie mit Closterium moniliferum und einem Cosmarium, wahrscheinlich C. botrytis (Menegh.), angestellt, sowie auch mit Hyalotheca dissiliens. Die an ihnen gewonnenen Ergebnisse wurden gelegentlich noch an anderen Gattungen, Euastrum, Penium, Micrasterias, geprüft.

A. Anorganische Nährlösungen.

Nachdem im Winter (Mitte November) mehrere Versuche, Closterium und Penium in Knop'scher Nährlösung zu ziehen, völlig resultatlos verlaufen waren, wurden die Versuche im Mai in größerem Umfange unter günstigen Witterungsverhältnissen wieder aufgenommen, und zwar besonders mit Closterium moniliferum und Cosmarium botrytis, die damals gerade in größeren Mengen zur Verfügung standen. Es wurden mit folgenden Nährlösungen Kulturversuche gemacht:

1. Knop'sche Nährlösung und ihre Varianten:

a) Reaktion sauer: Es wurde die von Klebs und anderen bei vielen Algenkulturen erfolgreich angewandte Nährlösung in folgender Zusammensetzung benutzt:

4 Teile CaN_2O_6
1 Teil KH_2PO_4
1 „ KNO_3
1 „ $MgSO_4$

In sämtlichen angesetzten Kulturen wurde dasselbe Ergebnis gewonnen: Closterium ging überall schon nach einem Tage ein; Cosmarium zeigte eine etwas größere Widerstandsfähigkeit; der Tod erfolgt meist nach 3 bis 4 Tagen. Diese Ergebnisse wurden aus je etwa 30 bis 40 Versuchen gezogen, bei welchen die Lösung in den verschiedensten Konzentrationen (von 0,001 % bis 1 %) zur Verwendung gekommen war. Die Knop'sche Nährlösung ist demnach für Closterium wie Cosmarium völlig untauglich. Daß nicht etwa die physikalischen Eigenschaften der Tropfenkultur für den negativen Ausfall verantwortlich zu machen sind, ergibt sich daraus, daß auch einige in Uhrschälchen mit verschiedenen Konzentrationen angesetzte Massenkulturen dasselbe Ergebnis lieferten.

Daß bei Closterium das Absterben schon nach einem Tage, in reinem Leitungswasser dagegen erst nach 4 bis 5 Tagen erfolgte, deutet an, daß nicht Nahrungsmangel, sondern schädliche Einwirkungen der in der Knop'schen Lösung vereinigten Salze in erster Linie dafür verantwortlich gemacht werden müssen. Gegen eben diese schädlichen Einwirkungen zeigte Cosmarium eine größere Widerstandsfähigkeit, während Penium ihnen noch leichter als Closterium erlag.

Vielleicht ging diese Giftwirkung von einzelnen Bestandteilen der Knop'schen Nährlösung aus; es wurde daher die Nährlösung der oben angeführten Zusammensetzung dadurch variiert, daß einzelne Bestandteile aus ihr fortgelassen und gegebenenfalls durch andere ersetzt wurden.

Da für viele torfbewohnende Pflanzen das Kalzium als schädlich erkannt worden ist, war für die Desmidiaceen gleiches zu erwarten. Zunächst wurde daher das Kalziumnitrat fortgelassen, so daß die Nährlösung sich aus

1 Teil KH_2PO_4
1 „ KNO_3
1 „ $MgSO_4$

zusammensetzte. Das Ergebnis war das gleiche: in allen Kulturen in Konzentrationen von 0,02 % bis 0,5 % gingen Closterium wie Cosma-

rium nach wenigen Tagen ein. Dasselbe negative Ergebnis wurde in folgenden Nährlösungen erhalten: Knop'sche Nährlösung:

ohne Nitrate;

Zusammensetzung: 1 Teil KH_2PO_4
1 „ $MgSO_4$

ohne Nitrate mit Zusatz eines Tropfens KCl

Zusammensetzung: 1 Teil KH_2PO_4
1 „ $MgSO_4$
1 Tropfen KCl;

ohne Phosphat;

Zusammensetzung: 4 Teile CaN_2O_6
1 Teil KNO_3
1 „ $MgSO_4$;

ohne Phosphat und Kalziumnitrat;

Zusammensetzung: 1 Teil KNO_3
1 „ $MgSO_4$

ohne Magnesiumsulfat;

Zusammensetzung: 4 Teile CaN_2O_6
1 Teil KH_2PO_4
1 „ KNO_3

ohne Kalisalpeter;

Zusammensetzung: 4 Teile CaN_2O_6
1 Teil KH_2PO_4
1 „ $MgSO_4$.

Auch typische Knoplösungen mit Zusatz von Spuren $FeCl_2$ oder KCl wirkten ebenso. Auch Vertauschung des Kaliumnitrats mit Kaliumnitrit

(4 Teile CaN_2O_6
1 Teil KH_2PO_4
1 „ KNO_2
1 „ $MgSO_4$)

änderte nichts an dem Ergebnis, ebensowenig die Einfügung von phosphorsaurem Ammonium an Stelle der Nitrate

(1 Teil KH_2PO_4
1 „ $MgSO_4$
1 „ $(NH_4)H_2PO_4$).

Immer blieb der Erfolg negativ.

b) Reaktion alkalisch: Bei Verwendung von alkalisch wirkenden Nährlösungen zeigten sich in dem Verhalten von Closterium und Cosmarium bemerkenswerte Unterschiede. Zunächst wurde Knop'sche

Nährlösung von der typischen Zusammensetzung durch einige Tropfen Kalilauge alkalisch gemacht. In dieser Nährlösung ging Closterium wieder in allen Konzentrationen von 0,1 % bis 1 % zugrunde. Dagegen ging Cosmarium meist sofort zu mehrfachen Teilungen über. Dasselbe Ergebnis zeigten auch Nährlösungen, in denen Kaliumnitrat (KNO_3) durch Nitrit (KNO_2) ersetzt war, und die dann gleichfalls durch Kalilauge alkalisiert worden waren. Cosmarium hielt sich in diesen Nährlösungen sehr gut; häufig wurde eine Vermehrung bis auf etwa 100 Individuen und darüber beobachtet. Dieses Ergebnis stimmt mit dem von Treboux[1]) gefundenen überein, der darauf aufmerksam machte, daß salpetrigsaure Salze eine gute N-Quelle abgeben können, solange die Lösung alkalisch reagiert. In saurer Lösung wird salpetrige Säure frei, die stark giftig wirkt; daher stirbt auch Cosmarium in ihr. Closterium ging auch in alkalischer Lösung regelmäßig zugrunde.

Eine Nährlösung, in der die Nitrate, CaN_2O_6 und KNO_3, durch Ammoniak und Kalilauge ersetzt worden waren, und die gleichfalls alkalisch reagierte, war für Closterium wie Cosmarium schädlich.

2. Andere anorganische Nährlösungen.

Die Oehlmann'sche Lösung wird speziell für torfbewohnende kalkfeindliche Algen empfohlen; sie wurde von Senn mit Erfolg für die Kultur von Coelastrum benutzt[2]).

Zusammensetzung: 1 Teil $MgSO_4$
2 Teile NaH_2PO_4
2 Teile KNO_3.

Die von mir angesetzten Versuche fielen für Closterium wie Cosmarium in allen Verdünnungen von 0,01 % bis 0,5 % negativ aus.

In der Beyerinck'schen Nährlösung wird der Stickstoff, der in den bisher genannten Nährlösungen normal nur als Nitrat geboten wurde, als Ammoniumverbindung und zwar als Ammoniumnitrat gegeben, das in doppelter Weise Stickstoff zu bieten vermag.

Zusammensetzung: 1 Teil $CaCl_2$
2 Teile $MgSO_4$
2 Teile KH_2PO_4
5 Teile $(NH_4)NO_3$

(Reaktion schwach sauer). Auch in dieser Nährlösung ging Closterium und Cosmarium in allen Verdünnungen von 0,01 % bis 1 % innerhalb weniger Tage zugrunde, auch wenn das Kalzium in der Lösung fehlte.

---

1) Nach Küster, „Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen", pag. 21, 1907.
2) Nach Küster, a. a. O., pag. 113.

Wurde die Beyerinck'sche Nährlösung durch Kalilauge alkalisiert, so vermochte Cosmarium darin längere Zeit, 10 bis 14 Tage, zu leben; Teilung wurde allerdings nicht beobachtet. Auch die von der Crone-sche Nährlösung[1])

(Zusammensetzung: 1 Teil $Ca_3(PO_4)_2$
1 Teil Ferrophosphat
2 Teile $CaSO_4$
2 Teile $MgSO_4$
4 Teile KNO_3)

war in Verdünnungen von 0,05 % bis 5 % im allgemeinen ungeeignet, für Closterium ausnahmslos; bei Cosmarium trat in ganz vereinzelten Fällen zunächst eine Teilung ein; meist ging es jedoch gleichfalls zugrunde.

Zusammenfassung: Aus den bisher geschilderten Versuchen ergibt sich folgendes:

Closterium und Cosmarium sind in ihren Nahrungsansprüchen durchaus verschieden: Closterium geht in allen Kulturen mit rein anorganischer Nährlösung stets zugrunde, während Cosmarium nur bei saurer Reaktion der Lösung gleichfalls zugrunde geht, jedoch in alkalischer Knop'scher Nährlösung stets zu mehrfacher Teilung gelangt, ebenso auch, fast sogar noch intensiver, wenn in dieser das Kaliumnitrat KNO_3, durch Kaliumnitrit, KNO_2, ersetzt wird; in alkalischer Beyerinck-scher Nährlösung hält es sich längere Zeit, doch ohne daß Teilung eintritt, bis schließlich überwuchernde Grünalgen die Kulturen verunreinigen. Außerdem wurde noch für Cosmarium in der von der Crone'schen Nährlösung allerdings nur sehr spärliche Teilung beobachtet. Kurz: Während Closterium anscheinend jede Nahrung in anorganischer Form verschmäht, kann Cosmarium durch gewisse anorganische Nährlösungen, falls sie alkalisch reagieren, zur Teilung gebracht werden.

B. Organische Nährlösungen.

1. Organische Ammoniumsalze.

Da Closterium in allen angesetzten anorganischen Nährlösungen abstarb, so lag die Vermutung nahe, daß es unbedingt organischer Verbindungen, organisch gebundenen Stickstoffs oder des Kohlenstoffes, bedürfte. Da die Desmidiaceen lebhaft grün gefärbte Chlorophyllkörper besitzen und daher zu kräftiger Kohlensäureassimilation befähigt sein dürften, war zunächst an die Unentbehrlichkeit organischer Stickstoffnahrung zu denken. Es wurden daher zuerst Versuche mit

1) Vgl. Küster, a. a. O., pag. 18.

Nährlösungen angestellt, in denen der Stickstoff des anorganischen Ammoniums an organische Säuren gebunden war, also kurz „anorganischer Stickstoff in organischer Bindung“ vorlag.

1. Weinsaures Ammonium: Nährlösungen aus weinsaurem Ammonium ohne weitere Zusätze in verschiedenen Verdünnungen von 0,25 bis 2,5 % waren sowohl für Closterium wie für Cosmarium unbrauchbar. Dieses Verhalten wird auf den Mangel der Lösungen an Mineralbestandteilen zurückzuführen sein. Daher wurde das weinsaure Ammonium mit Knop'scher Nährlösung kombiniert, indem in ihr der Kalisalpeter durch weinsaures Ammonium ersetzt wurde;

Zusammensetzung: 4 Teile CaN_2O_6
1 Teil KH_2PO_4
1 „ $MgSO_4$
1 „ $C_4H_5O_6(NH_4)$.

Auch wurden Nährlösungen angesetzt, die das weinsaure Ammonium in geringerer Konzentration enthielten. In allen diesen Lösungen (in Verdünnungen von 0,1 % bis 1 %) war das Ergebnis dasselbe: Closterium war stets nach wenigen Tagen tot, Cosmarium ging immer zu Teilungen über. Eine Gruppe von Nährlösungen, in denen das Kalziumnitrat fortgelassen worden war, lieferte dasselbe Ergebnis; doch störten hier besonders Bakterienverunreinigungen, die weitere Teilungen verhinderten.

2. Doppelweinsaures Ammonium: Es wurden hier nur Versuche mit Closterium gemacht; sowohl in doppelweinsaurem Ammonium allein, wie in seinen Kombinationen mit Knop'scher Lösung (s. v. unter 1.) ging es in allen Konzentrationen nach 1—2 Tagen zugrunde.

3. Valeriansaures Ammonium: Sowohl allein, wie kombiniert mit Knop'scher Nährlösung zeigte es sich in allen Konzentrationen für Closterium wie Cosmarium unbrauchbar.

4. Weinsaures Ammonium-Kali: Das genannte Doppelsalz hat insofern besonderes Interesse, als mit ihm gleichzeitig Stickstoff und Kali geboten werden, ebenso wie bei dem in der Knop'schen Nährlösung als Stickstoffquelle benutzten Kalisalpeter. Es traten in weinsaurem Ammonium-Kali allein schon einige Teilungen bei Cosmarium auf. Wurde dies Doppelsalz kombiniert mit Knop'scher Nährlösung

(Zusammensetzung: 4 Teile CaN_2O_6
1 Teil KH_2PO_4
1 „ $MgSO_4$
1 „ weins. Ammon.-Kali),

so zeigte Cosmarium stets lebhafte Teilungen.

Zusammenfassung: Alle angewandten organischen Ammoniumsalze versagen für Closterium, dessen Ansprüche an organische Ernährung durch Ammoniumstickstoff nicht befriedigt zu werden scheinen. Anders verhält sich wieder Cosmarium. In den reinen Ammoniumsalzlösungen geht es zwar, wenn auch oft erst nach längerer Zeit, zugrunde, wohl nur aus Mangel an anderen Salzen; in den Lösungen des weinsauren Ammonium-Kali hält es sich längere Zeit, 14—18 Tage, was vielleicht im Gegensatz zu dem einfachen weinsauren Ammonium dem gleichzeitigen Vorhandensein von Kali zuzuschreiben ist; auch Teilung tritt ein, allerdings selten. Gibt man außer den Ammoniumsalzen noch anorganische Salze (Knop), so geht Cosmarium überall ausnahmslos zur Teilung über, die erst durch das Auftreten von Bakterien und anderen Verunreinigungen gehemmt wird. Nur das Ammoniumsalz der Valeriansäure wirkt in allen Konzentrationen und Kombinationen sehr schädlich. Kurz, organische Ammoniumsalze, also „anorganischer Stickstoff in organischer Bindung", genügen für Closterium nicht; dagegen wird Cosmarium bei gleichzeitigem Vorhandensein anorganischer Salze durch sie zur Teilung angeregt; eine Ausnahme macht nur das valeriansaure Ammonium.

2. Kohlehydrate.

Für viele Algen spielen die Kohlehydrate eine wichtige Rolle, da nachgewiesenermaßen in zahlreichen Fällen die Kohlensäureassimilation durch Verabreichung von Kohlehydraten ersetzt werden kann. Über meine mit Desmidiaceen angestellten Kulturen mit Kohlehydraten ist folgendes zu berichten:

1. Rohrzucker: In reiner Rohrzuckerlösung in Verdünnungen von 0,5 % bis 6 % gingen Closterium und Cosmarium schnell zugrunde. In Konzentrationen von 10 % und darüber trat Plasmolyse ein; in plasmolysiertem Zustande wurde Neubildung einer Membran nicht beobachtet. Rohrzucker, kombiniert mit Knop'scher Nährlösung, war für Closterium gleichfalls unbrauchbar; Bakterien störten hier die Versuche sehr, so daß auf vereinzelte bei Cosmarium beobachtete Teilungen kaum Gewicht gelegt werden darf.

2. Maltose: In vollkommen reiner Maltose (0,75 % bis 1,5 %) starben Closterium und Cosmarium sowohl bei Beobachtung in Objektträger- wie auch in Massenkulturen; auch bei Anwendung von Maltose + Knop'scher Nährlösung machten sich Bakterien störend bemerkbar; Teilungen wurden nicht beobachtet.

3. Glukose: Closterium starb in Lösungen von 0,5 % bis 2 % nach wenigen Tagen; Cosmarium hielt sich länger in reiner Glukose,

doch ohne sich zu teilen. Bei Kombination mit Knop'scher Nährlösung traten Teilungen auf.

4. Galaktose: In reiner Galaktose (0,5 % bis 2 %) zeigte Closterium vereinzelte Teilungen; häufiger traten sie bei Cosmarium auf. Bei Kombination mit Knop'scher Nährlösung zeigte sich so starke Bakterienverunreinigung, daß den Kulturen irgend welche Bedeutung nicht beigemessen werden konnte; Cosmarium zeigte in ihnen zunächst einige Teilungen.

5. Stärke: Stärkehaltige Nährlösungen wurden als verdünnter Stärkekleister angesetzt. In allen Verdünnungen gingen Closterium und Cosmarium schon nach einem Tage zugrunde; auch Kombination der Stärke mit Knop'scher Nährlösung hatte dasselbe Ergebnis.

Zusammenfassung: Der Wert der Kulturen in Kohlehydratlösungen wird durch reichliche Entwicklung von Bakterien sehr beeinträchtigt. Daher darf der auch hier auftretende Unterschied in dem Verhalten von Closterium und Cosmarium nicht unbedingt dahin gedeutet werden, daß Zucker u. dgl. auf die beiden Desmidiaceen-Gattungen verschiedenen Einfluß hätte; vielleicht bedingt ungleiche Widerstandsfähigkeit der Desmidiaceen gegenüber den Bakterien ihr unterschiedliches Verhalten in den Kohlehydratlösungen.

Immerhin scheinen von den Zuckerarten Rohrzucker und Maltose weniger brauchbar zu sein als Glukose und besonders Galaktose. Längere Dunkelkultur zwecks Klärung der Frage, ob die Assimilation bei den Desmidiaceen durch Zuckerzufuhr ersetzt werden kann, war leider wegen der Bakterienentwicklung nicht durchzuführen. Stärkekleister erwies sich als unbrauchbar, eine Beobachtung, die auch sonst schon an Algenkulturen gemacht wurde[1]).

3. Alkohole.

Weiterhin wurden Nährlösungen mit verschiedenen mehrwertigen Alkoholen angesetzt:

1. Dulcit: Dulcit ist ein sechswertiger Alkohol; durch Oxydation entsteht aus ihm Galaktose. In reiner Dulcitlösung (0,5 % bis 2 %) sowie auch in ihren Kombinationen mit Knop'scher Nährlösung ging Closterium stets zugrunde. Cosmarium starb gleichfalls in frischer, vollkommen reiner Dulcitlösung in den angeführten Konzentrationen; nur in einer Lösung, die schon über 4 Wochen gestanden hatte, traten vereinzelte Teilungen auf, häufiger bei Kombination mit Knop'scher Nährlösung.

---

1) Oltmanns' „Morphologie und Biologie der Algen", 1905, Bd. II, pag. 156.

2. Sorbit: Closterium wie Cosmarium gingen in allen Kulturen (Verdünnung von 0,5 % bis 2 %) nach 1—2 Tagen ein.

3. Quercit und Mannit: In beiden Nährlösungen starben Closterium und Cosmarium ebenfalls in allen Konzentrationen nach 1 bis 3 Tagen.

4. Glyzerin: Auch in ihm gingen Closterium und Cosmarium bei Konzentrationen von 0,5 % bis 3 % und höher zugrunde. Bei Kombination von Mannit oder Glyzerin mit Knop'scher Nährlösung traten Bakterien sehr reichlich auf; doch schien zum mindesten Closterium sofort einzugehen.

Zusammenfassung: Die genannten mehrwertigen Alkohole scheinen im allgemeinen keine tauglichen Nährlösungen abzugeben. Am besten ist noch Dulcit brauchbar; vielleicht hängt dies mit seiner Beziehung zur Galaktose zusammen, die ja unter den Zuckerarten am günstigsten wirkte. Closterium lehnt wieder weit entschiedener als Cosmarium alle diese Lösungen ab.

4. Amidosäuren.

Sehr viel günstiger gestalteten sich die Kulturergebnisse bei Anwendungen von Lösungen, in welchen der Stickstoff in Form von Amidoverbindungen geboten wurde. Zunächst kamen hier die Amidosäuren in Betracht, Abbauprodukte der Eiweißkörper, die als Nährmittel bei Mikrobenkulturen bekanntlich vielfach vorzügliche Dienste leisten.

1. Asparagin: Bei Kultur in Verdünnungen von 0,1 % bis 1 % zeigte namentlich Hyalotheca lebhafte Teilung, desgleichen Cosmarium; Closterium in geringerem Maße. Das Auftreten von Bakterien war auch hier wieder sehr hinderlich. Um ihre Entwicklung zu hemmen, wurde die Lösung schwach angesäuert; doch zeigten sich die Objekte, besonders Closterium, gegen saure Nährsubstrate sehr empfindlich. Bei Cosmarium wurde in einer mit Phosphorsäure schwach angesäuerten Lösung Teilung beobachtet. — In Asparaginsäure ging Closterium wie Hyalotheca sofort ein; offenbar war die Lösung zu stark sauer.

2. Tyrosin: Tyrosin ist nur sehr wenig in Wasser löslich; Hyalotheca ging darin zur Teilung über.

3. Leucin: Leucin bewährte sich bei Kultur aller untersuchten Desmidiaceen vorzüglich, insofern es die Algen stets zu reichlicher Teilung anregte. Im allgemeinen wurden die Versuche mit Leucin in der Weise angestellt, daß eine sehr kleine Menge Leucinpulver in einem Tropfen Wasser gelöst und in diesen die Desmidaceenzelle übertragen wurde. Die Kulturen erwiesen sich stets als gut entwicklungsfähig:

Hyalotheca: In allen Kulturen schon am ersten Tage Teilung.
Closterium: Meist am zweiten Tage Teilung.
Cosmarium: Stets häufige Teilung; in einer Kultur stieg in 12 Tagen die Zahl der Individuen von 5 auf 150.
Euastrum: Mehrmals Teilung am zweiten Tage.

Selbst degenerierte Exemplare von Closterium moniliferum, deren Chlorophyllkörper schon geschrumpft war, wurden in Leucinlösung zur Teilung angeregt. Von den Lösungen bestimmter Konzentration erwies sich eine

0,5 %ige Verdünnung am brauchbarsten. Hierin zeigten Closterium und Cosmarium lebhafte Teilung (Einzel- wie Massenkulturen). Auch in

0,1 %iger Verdünnung wirkte Leucin noch teilunganregend, doch in weit geringerem Maße. In

0,05 %iger Verdünnung trat nur noch bisweilen ein Ansatz zur Teilung ein, die aber nie vollkommen bis zur Bildung normaler Individuen durchgeführt wurde; meist gingen die Zellen zugrunde.

In gut brauchbarer Leucinlösung trat nach 6 bis 10 Tagen, binnen welchen die Zahl der Individuen meist auf 32, seltener auf etwa 60 stieg, in der Regel eine Pause in den Teilungen ein; ob Erschöpfung der Nährlösung oder Verunreinigung durch Bakterien die Ursache war, wurde nicht ermittelt. Übrigens nahmen letztere in Leucinlösung nicht so sehr überhand wie in vielen anderen organischen Nährlösungen. — Die fördernde Wirkung des Leucin geht auch daraus hervor, daß bei all den behandelten unbrauchbaren anorganischen und organischen Nährlösungen in Parallelkulturen, in denen der Nährlösung etwas Leucin zugesetzt wurde, die Individuen sofort zur Teilung angeregt wurden, falls nicht zu starker Säuregehalt dieses hinderte. Die in ihnen enthaltenen Mineral- und anderen Bestandteile vermögen demnach nicht die Teilung der Desmidiaceen unmöglich zu machen. Es fanden Teilungen statt in Knop'scher und Beyerinck'schen Nährlösung, in Dulcit, Sorbit, Quercit und Maltose, sobald zu den Lösungen geringe Spuren Leucin zugesetzt worden waren.

5. Eiweißstoffe.

Nach den mit Amidoverbindungen erzielten positiven Ergebnissen ließ sich erwarten, daß Zuführung von Eiweißstoffen zu den Kulturen der Desmidiaceen diese ebenfalls und vielleicht noch energischer zur Teilung anregen könnte. Diese Erwartungen ließen sich bestätigen. Zwar wurden die Kulturen, welche Eiweißkörper enthielten, durch Bak-

terien sehr stark verunreinigt; sie durch Säuren fernzuhalten, gelang nicht, da die Desmidiaceen selbst sehr empfindlich gegen sie sind. Nichtsdestoweniger genügte auch hier die übliche Methode, da die Teilungen sehr früh eintraten und erst, wenn die Bakterien üppiger sich entwickelten, gehemmt wurden; schießlich gingen die Algen unter den Bakterienmassen nach 8 bis 14 Tagen zugrunde. Folgende Eiweißkörper wurden zu Kulturversuchen benutzt:

1. Albumin: Sehr geringe Mengen Albumin (aus Eigelb, Blättchenform) wurden durch Kochen in Wasser gelöst. Alle untersuchten Desmidiaceenformen zeigten in der Lösung Teilung:

Closterium: Teilung meist am zweiten Tage.

Cosmarium: Üppige Teilung in allen angesetzten Kulturen.

Hyalotheca: In zahlreichen Kulturen lebhafte Teilungen.

Euastrum: Mehrmals Teilungen.

Micrasterias: Desgl.

Die beiden letzteren zeigten sich sehr empfindlich und ließen sich schwer kultivieren.

Wie Leucin wirkte auch Albumin als Zugabe zu sonst unbrauchbaren Nährlösungen als Teilung anregendes Mittel; diese Wirkung wurde erkennbar, wenn man es zu Knop'scher oder Oehlmann'scher Nährlösung oder anderen zusetzte.

2. Pepton: Während beim Albumin die Bakterienentwicklung noch als erträglich zu bezeichnen war, trat sie in Peptonlösung so massenhaft auf, daß die Kulturen selten noch brauchbar blieben. Mit Sicherheit ließ sich z. B. in einer mit Huminsäure schwach angesäuerten Kultur bei Hyalotheca sofort Teilung der Zellen beobachten, ebenso bei Cosmarium. Auch bei vorgeschrittener Bakterienentwicklung trat häufig noch Teilung auf, die zweifellos auf die Wirkung des Pepton und nicht auf die der immer als schädlich befundenen Bakterien zurückzuführen sind.

3. Kaseïn: Hyalotheca und Cosmarium zeigten in Kaseïn stets lebhafte Teilung, bis die Bakterien allzusehr überhand nahmen.

4. Nukleïn: Cosmarium zeigte auch hier lebhafte Teilung.

Zusammenfassung: Sämtliche angewandten Eiweißstoffe regen die Desmidiaceen zur Teilung an.

6. Lösungen unbekannter Zusammensetzung.

Abkochungen von organischen Substanzen der verschiedensten Art erwiesen sich als kräftig anregend für die Teilung; nach den bisher behandelten Versuchen war dieses Verhalten vorauszusehen, da für die

Dekokte relativ hoher Gehalt an organischen Stickstoffverbindungen sich annehmen läßt. So erwiesen sich als äußerst brauchbar: Abkochungen von Fliegenleibern und Fliegenflügeln, von Torf, Mehlwürmern, Eiweiß und Eigelb aus Hühnereiern; stark verdünnte Milch; Abzug von saurer Milch und Abkochung oder Abzug von Pferdemist. Die zuletzt genannte Lösung konnte sehr verschieden wirken, je nach der Beschaffenheit des Mistes, die bekanntlich sehr vom Futter und von der Verdauung des Pferdes abhängt; häufig zeigte die Lösung zu starke Azidität; in vielen anderen Fällen war sie wieder überaus brauchbar. Abkochungen von Erbsen erwiesen sich als sehr vorteilhaft; Abkochung von Maiskörnern war ebenfalls wirksam, doch in geringerem Maße. Abkochungen von Grau- und Schwarzbrot waren gleichfalls brauchbar. Abkochung von Ameiseneiern war weniger günstig, jedenfalls wegen der starken Azidität, die diese Abkochung wohl infolge von Ameisensäure zeigte.

In diesen Nährlösungen wurden die verschiedensten Desmidiaceen zur Teilung gebracht, so: mehrere Closterium-Arten, Cosmarium, Euastrum, Micrasterias, Penium, Hyalotheca und Desmidium, überhaupt alle Desmidiaceen, die in Kultur genommen wurden. Zuweilen war in ihnen die Vermehrung recht bedeutend; so z. B. stieg in einer Abkochung von Erbsen in 12 Tagen die Zahl der Individuen von 4 auf über 200; d. h. alle 2 Tage war eine Teilung eingetreten. Übrigens zeigten auch Diatomeen in diesen Lösungen meist üppige Teilung.

Kultur auf festen Nährböden: Auch gallertartige Nährböden, Gelatine und Agar, mit zur Teilung anregenden Substanzen wurden angesetzt. Wurden diese Kulturen etwas feucht gehalten, etwa unter einer Glasglocke, so wurden auch hier bei Cosmarium und Closterium Teilung beobachtet. Cosmarium bildete lange Ketten. Closterium zerbrach dagegen meist bei der Teilung wohl deswegen, weil seine empfindliche Membran, besonders in jungem Zustande, die bei der Teilung unvermeidliche Reibung auf der Unterlage nicht vertragen konnte. — Da jedoch diese festen Nährböden bedeutend mehr durch Bakterien verunreinigt wurden und auch das Abimpfen Schwierigkeiten machte, wurden sie nur ausnahmsweise benutzt.

C. Einfluß des Sauerstoffes.

In Kulturen, die in einem sauerstoffreien Raume (Pyrogallol und Kalilauge) untergebracht worden waren, trat auch bei guter Leucinernährung keine Teilung ein. Ohne Sauerstoff vermochten Closterien nur 1—2 Tage zu leben. Ließ man rechtzeitig wieder Luft von normalem

Sauerstoffgehalt hinzutreten, so gingen sie vereinzelte Teilungen ein. Längerer Sauerstoffmangel von 4—5 Tagen führte ihren Tod herbei.

D. Einfluß physikalischer Agentien.

1. Temperatur: Tiefe Temperaturen von nur wenigen Graden über 0° wurden folgendermaßen erreicht: Die Kulturen wurden in Uhrschälchen angesetzt, die auf Eiswasser schwammen; ständige Zugabe von Eis sorgte für Erhaltung der Temperatur des Eiswassers. In Kulturen dieser Art traten in Leucinlösung bei Closterium und Cosmarium keine Teilungen ein; nach längerer Kultur unter den angeführten Verhältnissen (8—10 Tage) degenerierten die Zellen. Closterien, die aus üppig sich teilenden Kulturen entnommen und diesen Bedingungen unterworfen wurden, teilten sich noch in vereinzelten Fällen; aus diesen Teilungen gingen jedoch nur Mißbildungen hervor, von welchen später bei Besprechung der Degenerationserscheinungen die Rede sein wird.

Höhere Temperaturen von 35° und 40° zeigten keinen besonderen Einfluß; höchstens war unter diesen Bedingungen die Teilung in Leucin nicht so üppig, wie bei Zimmertemperatur. Auch direkte Besonnung wirkte nicht fördernd, sondern eher hemmend auf die Teilungstätigkeit der Desmidiaceen.

2. Barometerstand: In Kulturen in stark luftverdünntem Raume (6—7 cm Quecksilberdruck) trat keine Teilung ein; doch blieben Cosmarien 2—3 Tage am Leben. Nach Herstellung der normalen Bedingungen schritten sie wieder zu Teilungen.

3. Licht. Licht war zur Teilung erforderlich; in Kulturen im Dunkeln trat nie Teilung ein, auch nicht in der sonst sehr brauchbaren Leucinlösung. Im Dunkeln wurde die vorhandene Stärke bei Closterium und Cosmarium aufgebraucht, so daß die Individuen schließlich nach 14 Tagen bis 3 Wochen zugrunde gingen. Ernährung mit Leucin vermag daher keinesfalls die Kohlensäureassimilation zu ersetzen. Daraus geht hervor, daß bei den mit Leucin erzielten Ergebnissen der in diesem gebotene Stickstoff das entscheidende ist. Wurden die in Dunkelkultur gehaltenen Individuen wieder ans Licht gebracht, so trat, wenn die Degeneration noch nicht zu weit vorgeschritten war, bei Leucinernährung stets Teilung ein. In Albumin verhielt sich Closterium im Dunkeln anscheinend ebenso wie in Leucin, doch ließen sich die Kulturen nicht solange frei von Bakterien halten, um aus ihnen die oben erwähnten Schlüsse zu ziehen.

E. Mischkulturen mit anderen Organismen.

Um zu untersuchen, wie weit Stoffwechselprodukte anderer Algen und sonstiger Organismen auf das Leben der Desmidiaceen einwirken

können, ob sie vielleicht die Teilung günstig beeinflussen, wurden Mischkulturen der Desmidiaceen mit anderen Organismen angesetzt in schwach saurer Knop'scher Nährlösung von der oben beschriebenen Zusammensetzung, in welcher ohne diese Organismen sowohl Closterium wie Cosmarium zugrunde gingen. Es wurden folgende Kulturversuche gemacht:

1. Mischkulturen mit Pleurococcaceen in Knop'scher Nährlösung: Kleine Pleurococcaceen, die bisweilen massenhaft in anorganischen Nährlösungen als Verunreinigungen auftraten, vermehrten sich sehr rasch in Knop'scher Nährlösung (0,5 % und 0,1 %). Gemeinsam mit ihnen wurden Closterium und Cosmarium kultiviert. Closterium ging in allen Kulturen nach wie vor zugrunde. Bei Cosmarium dagegen trat nach 2—3 Tagen in 4 von 6 angelegten Kulturen Teilung ein; am 4. spätestens am 6. Tage gingen die Kulturen ein. Soweit die angestellten Versuche ausreichen, um eine Deutung der Versuche zu rechtfertigen, mag der Vermutung Raum gegeben werden, daß in den geschilderten Fällen irgend welche von den Pleurococcaceen ausgehende Stoffe den Cosmarien in der sauren Knoplösung einige Teilungen möglich gemacht haben.

2. Mischkulturen mit Oedogonium. Closterium wie Cosmarium gingen in den Kulturen in Knop'scher Nährlösung, in denen gleichzeitig einige Oedogoniumfäden sich befanden, ebenso schnell zugrunde wie in Kulturen ohne Oedogonium.

3. Mischkulturen mit Sphagnum. Gemeinsam mit Closterium und Cosmarium wurden Sphagnumknospen in kalziumfreier Knop'scher Nährlösung kultiviert. Closterium ging auch hier zugrunde und hielt sich höchstens einige Tage länger als ohne Sphagnumknospen. Cosmarium ging in allen Kulturen zur Teilung über und hielt sich auch längere Zeit, bis die Kulturen durch Pleurococcaceen und andere Organismen stärker verunreinigt wurden. Ob man auch hier auf etwa wirksame Stoffwechselprodukte schließen darf oder mit den fast unvermeidlichen Verunreinigungen des Kulturtropfens durch irgendwelche den Sphagnumknospen anhaftende Stickstoffverbindungen zu rechnen hat, muß unentschieden bleiben.

4. Mischkulturen mit Mooskeimlingen. Mooskeimlinge aus Sporen von Polytrichum wurden in Knop'scher Nährlösung von 0,5 % und 0,1 % gezogen, bis sie einige Millimeter Größe erlangt hatten. Dann wurden je ein bis drei Keimlinge mit Closterium und Cosmarium gemeinsam in Knop'scher Nährlösung weiter kultiviert. Auch hier ging Closterium stets zugrunde. Cosmarium zeigte am zweiten Tage

in 7 von 10 Kulturen eine Teilung: einige Tage später ging es jedoch meist gleichfalls zugrunde.

Ergebnis des Kapitels über die Zellteilung der Desmidiaceen.

Bei allen Desmidiaceen, soweit sie bei diesen Versuchen in Kultur genommen wurden, regt in Amido- und Eiweißform gebundener Stickstoff zur Teilung an, sofern nicht sonstige ungünstige Lebensbedingungen, wie Gegenwart von Säuren, Mangel an Sauerstoff oder Licht, anomal niedriger Luftdruck, Giftwirkungen von Bakterien usw., die Teilung unmöglich machen. Manche Desmidiaceen, wie Closterium moniliferum, scheinen vollkommen dieser organischen Ernährung angepaßt und nicht mehr fähig zu sein, sich autotroph zu ernähren. Es muß weiteren Versuchen vorbehalten bleiben, zu ermitteln, ob diese Eigenschaft der ganzen Gattung zukommt oder vielleicht sogar der ganzen Tribus der Closterien im Gegensatz zu der der Cosmarien (vgl. die Einteilung der Desmidiaceen bei Lütkemüller[1]), die in Kulturen noch autotroph sich zu ernähren imstande sind, vorausgesetzt, daß die dargebotene Nährlösung neutral oder schwach alkalisch reagiert. Säure scheint auf alle Desmidiaceen schädlich zu wirken. Die Frage, ob Closterien sich allmählich an das Leben in anorganischen Lösungen gewöhnen lassen (vgl. die Befunde an Flechtengonidien [Artari][2]), konnte bei dem immerhin langsamen Gang ihrer Vermehrung nicht in Angriff genommen werden.

Die Bevorzugung des amidartig gebundenen Stickstoffes scheint im Hinblick auf die Fundorte und die Lebensweise der Desmidiaceen durchaus verständlich. Ihre bevorzugten Standorte sind bekanntlich Moor und Sumpf, Lokalitäten, an welchen organische Substanzen reichlich in Zersetzung übergehen, andererseits Mangel an anorganischen Stickstoffquellen, Nitraten usw., besteht. Insofern mag die Bevorzugung des Amidostickstoffes vielleicht aus der Lebensweise dieser Algen verständlich werden. Mit unserem Ergebnis stimmen auch gelegentliche Befunde am natürlichen Material überein. Bei der Durchsicht von Detritus aus Moorwasser u. dgl. findet man im Innern abgestorbener Protozoen, Krebschen usw., und an irgendwelchen Trümmern tierischer Leichen oft zahlreiche Desmidiaceen, welche, von den organischen Zersetzungspro-

1) „Zellmembran der Desmidiaceen“ (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 1902, Bd. VIII, pag. 407).

2) „Zur Frage d. physiol. Rassen einiger grünen Algen“ (Berichte der D. Bot. Ges., 1902, Bd. XX, pag. 172).

dukten angelockt, diese Fundgruben organischer Stickstoffnahrung aufgesucht und in ihrem Innern zahlreiche Teilungen durchgemacht haben. Auch Reinhardt machte an Ameisenlarven, die im Wasser lagen, ähnliche Beobachtungen[1]). Bekannt ist ferner, daß verschiedene Closterium- und Cosmarium-Arten, darunter auch Closterium moniliferum und Cosmarium botrytis, auch in Wasser, das durch fäulnisfähige Abwässer stark verschmutzt ist, häufig gefunden werden[2]). Alle diese Tatsachen bestätigen das oben ausgesprochene Ergebnis.

III. Versuche zur Herbeiführung der Kopulation.

Die Kopulation der Desmidiaceen wurde von de Bary für Cosmarium, Staurastrum und einige Closteriumarten beschrieben[3]). Die Bedingungen, unter denen Kopulation eintritt, sind nicht bekannt. Ein einziges Mal findet sich in der Literatur eine Angabe, wie Kopulation erreicht werden konnte: Klebs beobachtete im Frühjahr Kopulation bei Kultur in Zuckerlösung; seine späteren Versuche, auf dieselbe Weise Kopulation zu erreichen, schlugen fehl[4]). Es wurden von mir zahlreiche Versuche angestellt, um durch äußere Faktoren Kopulation herbeizuführen. Die Klebs'schen Versuche wurden wiederholt und zahlreiche andere Kulturen unter Variation der physikalischen und chemischen Verhältnisse angesetzt; sie blieben alle erfolglos. Vielleicht hängt die Kopulation in höherem Grade von dem jeweiligen Ernährungszustand des Materiales ab, als die Zellteilung. Nach Angaben in der Literatur[5]) wirkt bei manchen Algen Entzug der Stickstoffnahrung anregend zur sexuellen Fortpflanzung. Es gelang nicht in stickstoffreien Nährlösungen (Kohlehydrate usw.) Desmidiaceen am Leben zu erhalten, geschweige zur Kopulation zu bringen; geringe Mengen organischen Stickstoffes aber veranlaßten immer sofort Zellteilung.

IV. Zellenphysiologische Beobachtungen.

Bei den zahlreichen angesetzten Kulturen ergaben sich manche interessante zellenphysiologische Beobachtungen, die teils frühere Mitteilungen bestätigten, teils Neues bringen.

---

1) „Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachstums der Zellmembran" (Festschrift für Schwendener, 1899, pag. 449).

2) Mez, „Mikroskopische Wasseranalyse", 1898, pag. 547.

3) De Bary, „Untersuchungen über die Familie der Conjugaten", 1858.

4) G. Klebs, „Die Bedingungen der Fortpflanzung bei niederen Algen und Pilzen", 1896, pag. 258.

5) Oltmanns, „Morphol. u. Biol. d. Algen", 1905, Bd. II, pag. 135.

1. Schnelligkeit der Zellteilungen. Die Zellteilungen folgten nicht immer mit gleicher Schnelligkeit aufeinander; einmal war diese abhängig von der betreffenden Nährlösung, andererseits auch von der unkontrollierbaren Beschaffenheit des in Kultur genommenen Individuums. Außerdem ließen selbstverständlich die einzelnen Gattungen Unterschiede erkennen. Wir wollen im folgenden die unter günstigsten Kulturbedingungen beobachtete maximale Teilungsgeschwindigkeit berücksichtigen. Bei optimaler Kultur gingen die Teilungen wohl ebenso schnell vor sich, wie es in der freien Natur der Fall sein mag.

a) Closterium moniliferum: In Leucin wurden für eine vollkommene Teilung zwei bis drei Tage benötigt, in vereinzelten Fällen auch noch etwas weniger. Die Generationsdauer, d. h. die Zeit, die vom Beginn einer Zellteilung bis zum Beginn der nächsten Zellteilung vergeht, beträgt somit für Closterium in Leucin etwa zwei Tage. In Albumin ergibt sich dieselbe Maximalgeschwindigkeit, ebenso in Mistabzug, Erbsenabkochung und anderen organischen Nährböden. Messungen ergaben, daß von der Zeit ab, zu welcher das Mutterindividuum die ersten Einschnürungsphasen aufweist, bis zur Bildung ausgewachsener Tochterzellen ein Tag verstreicht.

b) Cosmarium botrytis: Bei dieser Spezies war die Teilungsgeschwindigkeit bei Verwendung von Nährlösungen mit Amido- bzw. anorganischem Stickstoff verschieden. In alkalischem „Nitritknop“ betrug die Generationsdauer 2,5—3,5 Tage; in denjenigen Kulturen, in denen die Individuen unmittelbar am Rande lagen, nahm die Entwicklung einen rascheren Fortgang, so daß in solchen Kulturen die Generationsdauer nur 2 Tage betrug; offenbar ist für die Beschleunigung der Teilungen die gute Sauerstoffversorgung verantwortlich zu machen. In alkalischem „Nitratknop“ waren für eine vollkommene Teilung durchschnittlich 3 Tage erforderlich; ebenso in Knop'scher Nährlösung, in der das Kaliumnitrat durch Ammoniumverbindungen ersetzt worden war. Für diese ganze Gruppe von Nährlösungen läßt Cosmarium also im Durchschnitt eine Generationsdauer von 3 Tagen erkennen; bei besonders guter Sauerstoffversorgung eine solche von 2 Tagen. In Leucin währt die Generationsdauer 2—2,5 Tage, in Albumin 2—3 Tage, ebenso in Nuklein, Asparagin, Milchabzug, Eigelbabkochung und Mistabzug; in Erbsenabkochung 2 Tage und weniger. In diesen Nährlösungen haben wir also fast durchweg eine Generationsdauer von 2 Tagen zu konstatieren, also eine durchschnittlich etwas kürzere als in Nährlösungen mit anorganischem Stickstoff. In den organischen Nährlösungen dürfte

sie wohl bei einer von Bakterien vollkommen freien Kultur noch etwas kürzer werden.

c) Hyalotheca dissiliens: Bei dieser fadenbildenden Alge teilten sich in den Kulturen niemals alle Zellen des Fadens gleichzeitig. Die Zeit, in welcher die Zellenzahl eines Hyalothecafadens sich verdoppelt, gleichviel ob alle Zellen oder nur wenige durch einmalige oder mehrmals wiederholte Teilungen die Individuenzahl des Fadens vermehren, betrug:

in Albumin	5—7 Tage,
„ Asparagin	3—5 „
„ Milchabzug . . .	etwa 5 „
„ Eigelbabkochung . .	4—5 „

Durchschnittlich sind demnach zur Verdoppelung der Zellenzahl eines Fadens 4—5 Tage nötig. Etwas schneller trat die Verdoppelung in kürzeren Fäden ein; vielleicht vermag die Länge des Fadens den Zustand der einzelnen Zellen zu beeinflussen. Leider war es nicht möglich, die Generationsdauer einer einzelnen Zelle des Hyalothecafadens mit Bestimmtheit zu ermitteln; vermutlich beträgt aber auch bei dieser Gattung die Generationsdauer etwa 48 Stunden. Welche Faktoren darüber entscheiden, welche Zellen eines Hyalothecafadens — gleiche Behandlung aller Zellen als selbstverständlich vorausgesetzt — sich teilen und welche zunächst noch ungeteilt bleiben, war nicht ersichtlich. Eine Bevorzugung der Flanken- oder Binnenzellen war nicht zu erkennen: bald teilten sich diese, bald jene. Die ruhenden Zellen liegen häufig gruppenweise im Faden beieinander zwischen den sich teilenden Zellen.

Ich möchte bei der hier sich bietenden Gelegenheit einige Daten über Teilungsgeschwindigkeit und Generationsdauer verschiedener pflanzlicher Protisten zusammenstellen.

Vibrio cholerae[1])	20 Min.
Bacillus coli communis[1])	25 „
Amöben[1])	10 „
[Staubfädenhaare von Tradescantia[1])	80 „]
Saccharomyces ellipsoideus[1]) . . .	2 Stund.
Saccharomyces cerevisiae[2])	
bei 28°	5,8 Stund.
„ 23°	6,5 „
„ 34°	9 „

1) Fischer, „Vorlesungen über Bakterien“, 1903, pag. 33.
2) Kohl, „Die Hefepilze“, 1908, pag. 202.

Nitzschia (nach Küster)	12 Stund.
Gymnodinium [1])	24 „
Closterium und Cosmarium . . .	48 „

Eine gewisse Zunahme der Generationsdauer mit der Zunahme der Größe und der Kompliziertheit des Zellenaufbaues ist nicht zu verkennen. Am geringsten ist die Generationsdauer bei den kleinen und einfach gebauten Zellen der Bakterien; sie erreicht dann ihren größten Wert bei den Desmidiaceen, die im Verhältnis zu den Bakterien Riesenzellen darstellen und noch dazu im Chlorophyllapparat usw. schon einen komplizierten Zellenaufbau aufweisen. Allerdings sind Größe und weitgehende Differenzierung des Baues nicht allein bestimmend für die Geschwindigkeit der Entwicklung und die Länge der Generationsdauer, wie sich durch mancherlei Beispiele erhärten ließe. Die großen Tradescantiazellen mit ihrer kurzen Generationsdauer fallen z. B. ganz aus der Reihe heraus. Immerhin wird die Größe der Zellen einen der Faktoren darstellen, welche die Generationsdauer in ihrer Länge bestimmen. Gewiß dürfen wir annehmen, daß (wenigstens bei denjenigen Zellen, die auf osmotischem Wege ihren Nahrungsbedarf ihrer Umgebung entnehmen) das Verhältnis zwischen Zellvolumen und Zelloberfläche entscheidet und die Verdoppelung und Vervielfältigung des Zellenvolumens um so schneller fortschreitet, je mehr Oberfläche im Verhältnis zu ihrem Volumen der Zelle zur Verfügung steht.

2. Regeneration und Plasmolyse.

Regeneration an zerbrochenen oder zerrissenen Desmidiaceenzellen wurde niemals beobachtet. Vielmehr zeigte sich besonders Closterium, das daraufhin mehrfach geprüft wurde, gegen Verletzungen jeder Art sehr empfindlich.

Verletzungen, die Closterium durch feine Glassplitter oder durch den Glasrand der Pipette oder auf andere Weise erhielt, wurden in keinem Falle ausgeheilt; vielmehr wurde stets der Inhalt in wenigen Minuten vollkommen ausgepreßt. Einige Closterien waren so empfindlich, daß sie bei Kultur auf Agarnährboden schon durch die Reibung auf der Unterlage bei der Fortbewegung, besonders wenn bei der Teilung die beiden Tochterzellen auseinderrücken mußten, zum Zerbrechen oder Zerplatzen gebracht wurden. Auch die Fähigkeit, die für manche Siphoneen angegeben wird [2]), eine Wunde in der Membran durch einen Plasmapfropfen zu verschließen, scheint ihnen völlig abzugehen.

1) Küster, „Eine kultivierbare Peridinee“ (Archiv für Protistenkunde, 1908, pag. 351.

2) Küster, „Pathologische Pflanzenanatomie“, 1903, pag. 13.

Eine der wesentlichsten Fragen der Regeneration, ist die der Neubildung der Zellhaut nach Plasmolyse, wie überhaupt das Verhalten der ganzen Zelle nach diesem Eingriff. Schon Klebs gibt an[1]), daß die Desmidiaceen nach Plasmolyse keine neue Membran zu bilden vermögen. Die Frage, ob plasmolysierte Zellen, nachdem die Plasmolyse rückgängig gemacht worden ist, wieder zu wachsen vermögen oder noch teilungsfähig sind, wurde zuerst von Reinhardt[2]) auf Grund von Studien an den verschiedensten Versuchsobjekten behandelt; er führt die Störungen im Wachstum der Membran der jungen Zellhälfte nach Plasmolyse bei Cosmarium auf eine Störung der Wechselwirkung zwischen Plasma und Membran zurück.

Fig. 1. Closterium moniliferum, schwach plasmolysiert in 15 %iger Rohrzuckerlösung.

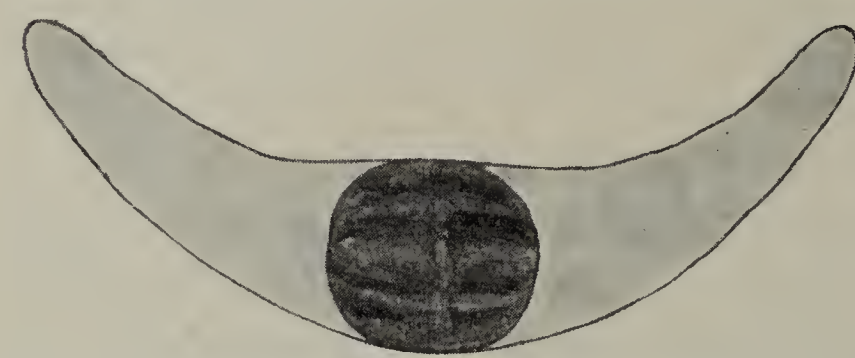

Fig. 2. Clost. mon., stark plasmolysiert in 20 %iger Rohrzuckerlösung.

Von mir wurde Closterium moniliferum zu den plasmolytischen Versuchen verwandt, die einiges ergaben, was zu diesen Fragen klärend beitragen kann. Zur Plasmolyse benutzt wurde Rohrzuckerlösung von 15 % bis 20 %. Bei der Plasmolyse hebt sich das Plasma zuerst an den Enden ab, wie auch Reinhardt bei Cosmarium beobachtete. Allmählich trennen sich auch die mittleren Partien des Plasmas von der Zellwand ab; die Endvakuolen verschwinden dabei. Bei schwacher Plasmolyse bildet der ganze Zellinhalt eine ellipsoidische Masse in der Mitte der halbmondförmigen Zellmembran (vgl. Fig. 1), die aber in ihrer Äquatorebene mit einer ringförmigen Zone mit der Membran in Berührung bleibt. Bei stärkerer Plasmolyse wird das Ellipsoid mehr und mehr zur Kugel (Fig. 2) und schließlich hebt sich dann auch der Mittelring, der mit der Membran noch in Berührung stand, allmählich ab. Closterium zeigte sich sehr empfindlich. Bei starker Plasmolyse

1) „Beiträge z. Physiol. der Pflanzenzelle“ (Untersuch. d. botan. Inst., Bd. II, p. 489 u. ff. Tübingen 1888).

2) „Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachstums der Zellmembran“, (Festschrift f. Schwendener, 1899, pag. 425).

(10 bis 15 Minuten in 20 %iger Zuckerlösung) gingen die Exemplare, nachdem die Plasmolyse allmählich rückgängig gemacht und die Objekte in gute Nährlösung, Leucin, gebracht worden waren, stets zugrunde.

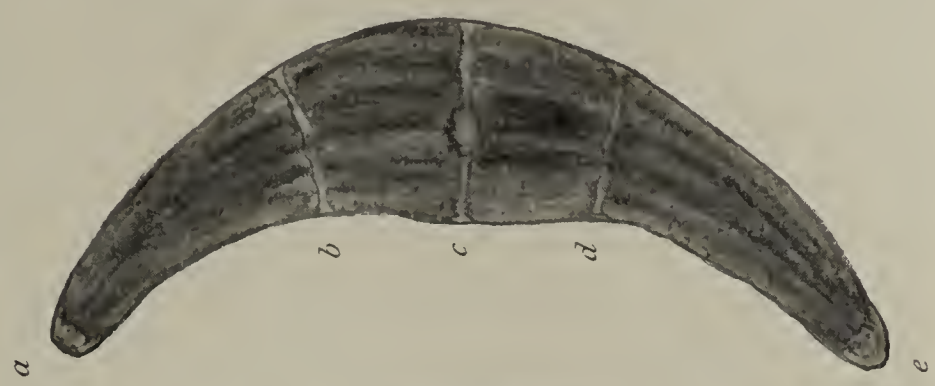

Fig. 3. Clost. mon., schwach plasmolysiert gewesen, dann 8 Tage in Leucin kultiviert; Teilung der Chlorophyllkörper. Maße: a—e 232 μ; a—b 81 μ; b—c 40 μ; c—d 36 μ; d—e 84 μ; Breite in der Mitte etwa 40 μ.

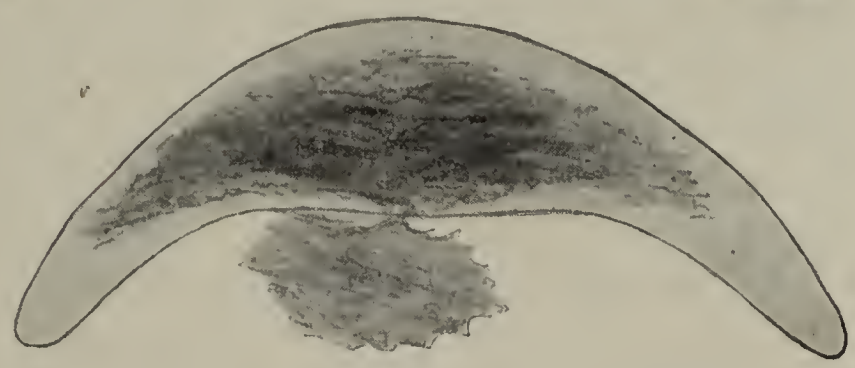

Fig. 4. Clost. mon., schwach plasmolysiert gewesen, dann 6 Tage in Erbsenabkochung kultiviert; Platzen der Membran.

Fig. 5. Clost. mon., nach Plasmolyse in 15 % Rohrzucker in Albumin kultiviert; nach 4 Tagen Einschaltung eines Membranzylinders. Ganze Länge 304 μ; größte Breite 42 μ.

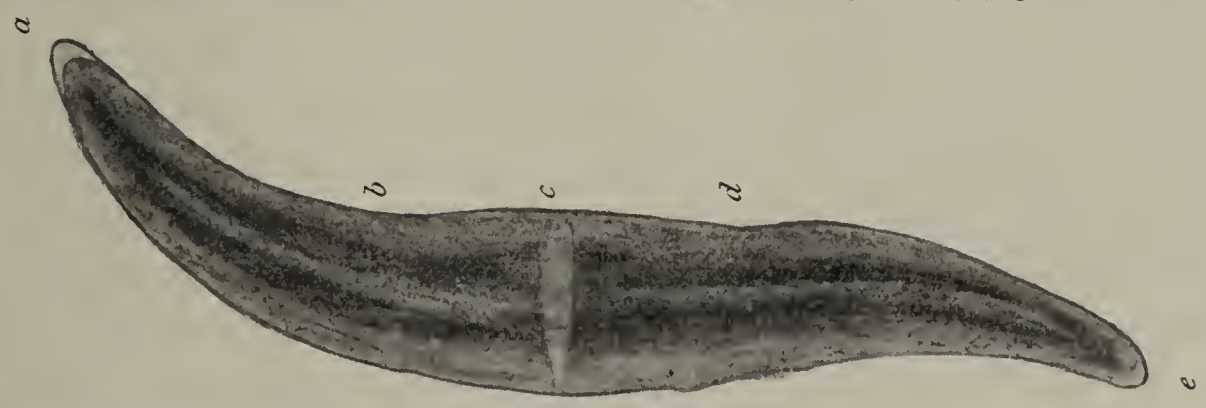

Fig. 6. Clost. mon., nach stärkerer Plasmolyse in 15 % Rohrzucker in Leucin kultiviert; nach 4 Tagen Einschaltung eines Membranzylinders. Maße: a—e 333 μ; a—b 136 μ; b—c 35 μ; c—d 34 μ; d—e 132 μ.

Auch die schwächer plasmolysierten Exemplare, selbst wenn sie völlig ausgewachsen waren, ereilte meistens dasselbe Schicksal, obwohl die Plasmolyse stets ganz langsam rückgängig gemacht wurde. Nur wenige

machten hiervon eine Ausnahme und blieben am Leben. Von diesen kamen weitaus die meisten nicht mehr zur Teilung. Sie hielten sich wohl 14 Tage und länger in Nährlösungen, in denen normalerweise alle 2 bis 3 Tage Teilung eintrat, ohne sich jedoch zu teilen. Dabei degenerierte ihr Inhalt meist in der weiter unten beschriebenen Art. Besonders häufig zeigte der Chlorophyllkörper einen Zerfall in der Weise, daß in ihm auf beiden Zellhälften im Abstande $^1/_3$ seiner Länge von der Zellmitte, wo auch bei der normalen Teilung der Trennungsriß auftritt, ein Spalt sich bildet (vgl. Fig. 3), eine Erscheinung, die jedoch auch unter anderen Umständen beobachtet wurde. Andere Zellen platzten, indem in der Mitte, also wohl an der für die Teilung maßgebenden Ringfurche, der ganze Inhalt der Zelle, Plasma wie Chlorophyll, hinausgepreßt wurde (Fig. 4). Vielleicht trat hier bei der guten Ernährung eine starke Anreicherung des Zellinhaltes an osmotisch wirksamen Sub-

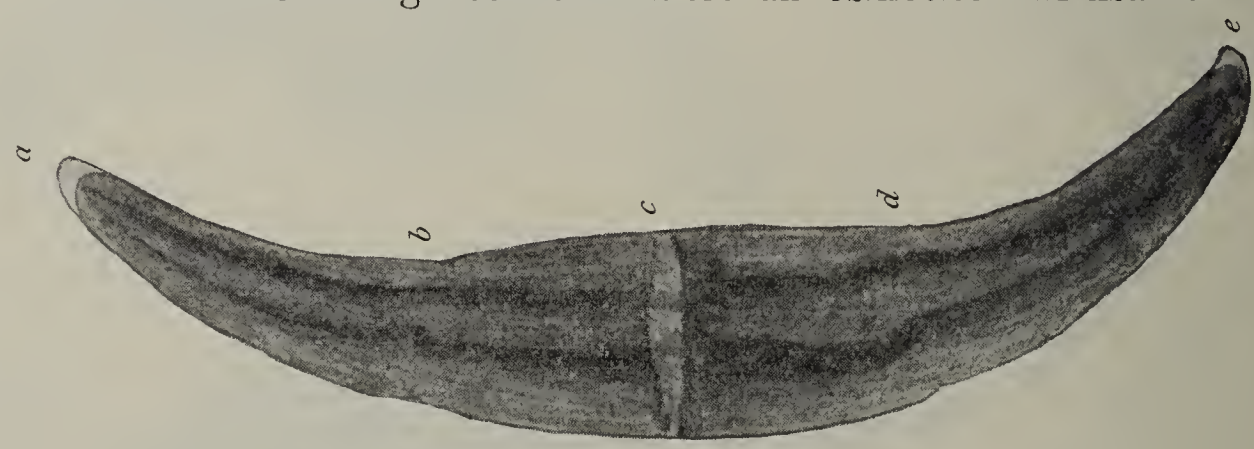

Fig. 7. Clost. mon., dasselbe Individuum, wie in Fig. 6, nach weiteren 2 Tagen; die Form durch Druck des Deckglases verändert. Maße: a—e 380 μ; a—b 130 μ; b—c 62 μ; c—d 60 μ; d—e 132 μ.

stanzen ein, die bei dem Verlust der Wachstumsfähigkeit die Zelle zum Platzen brachten.

Besonders interessant scheinen mir zwei Fälle, in welchen abnormalerweise das Wachstum der Zelle wieder aufgenommen wurde. Diese beiden Exemplare waren mittelstark durch 15 $^0/_0$ige Zuckerlösung plasmolysiert (vgl. Fig. 1) und dann in Leucin resp. Albumin weiter gezüchtet worden. Am 4. Tage wurde in beiden Kulturen eine bedeutende Verlängerung der Zelle meßbar, die dadurch erreicht worden war, daß in der Membran ein Zylinderstück in der Mitte eingeschaltet worden war (vgl. Fig. 5, 6 u. 7). Gleichzeitig waren dabei die beiden Zellhälften gegeneinander um etwa 180° gedreht, so daß die ganze Zelle eine *S*-Form aufwies. Weiterhin war bemerkenswert, daß die Haut der Zellen, zum mindesten die des neu hinzugekommenen Zwischenstückes, leicht deformierbar war; schon das Auflegen eines Deckglases genügte daher, um eine Veränderung der Zellenform hervorzurufen; der Längenzuwachs in 2 Tagen betrug etwa 40 bis 45 μ. Bei Beginn der

Beobachtung maßen die beiden Zellen etwa 240 μ. Nach 6 Tagen hatten sie eine Länge von 380 μ erreicht. Die alten Membranen nahmen bei beiden Zellen offenbar nicht an dem Wachstum teil; denn die Ansatzstellen des neuen Membranringes waren schon an der gebrochenen Randlinie deutlich erkennbar, wobei es sich zeigte, daß der Zuwachs nur auf Kosten des eingeschalteten Membranringes zustande gekommen und die Größe der alten Zellenhälften unverändert geblieben war. Durch diesen Zuwachs erlangten die Zellen eine abnorme Größe; sie waren um mehr als $^4/_3$mal so lang als die normalen Zellen (z. B. 380 μ statt 240 μ). Eine Teilung folgte dem energischen Wachstum nicht.

Teilung wurde überhaupt nur ein einziges Mal nach Plasmolyse beobachtet. Das betreffende Exemplar war schwach plasmolysiert und dann reichlich 14 Tage in guter Nährlösung gezogen worden. Nach Ablauf dieser Zeit vollzog es dann eine Teilung.

Als Ergebnis dieser Beobachtungen wäre folgendes zu verzeichnen:

1. In plasmolysiertem Zustande besitzt die Zelle nicht die Fähigkeit eine neue Membran zu bilden.

2. Die Plasmolyse beeinflußt tiefgehend die Funktionen des Plasmas; der schädigende Einfluß zeigt sich noch lange, nachdem die Plasmolyse rückgängig gemacht worden ist. So verliert die Zelle nach Plasmolyse dauernd oder mindestens auf längere Zeit die Fähigkeit, sich zu teilen. In vielen Fällen führt die schädigende Wirkung der Plasmolyse den Tod herbei oder veranlaßt eine Degeneration des Zellinhaltes (Zerfall der Chlorophyllkörper).

3. Die Eigenschaft der Membranbildung kann nach allmählichem Rückgang der Plasmolyse so weit wieder erworben werden, daß die Zelle an der Ringfurche — vielleicht, weil hier das Plasma mit der Membran im Zusammenhang geblieben war — einen Membranring einzuschalten vermag. Die Bildung der Querwand, die sich sonst an diesen Membranring bei der Zellteilung anzusetzen pflegt, unterbleibt; vielmehr wächst dieser zu einem langen Membranzylinder aus, ohne daß eine Zellteilung erfolgt. Die Zelle macht also nur den Ansatz zu einer normalen Teilung und nimmt dann einen abnormalen Entwicklungsgang. In ganz vereinzelten Fällen kann die Fähigkeit, eine normale Teilung zu vollführen, wieder erlangt zu werden.

3. Abnormale Zellformen und Degenerationserscheinungen des Inhalts.

„Involutionsformen“, Zellen, die in Gestalt und Größe von der normalen Zelle abweichen, wurden zuerst von Nägeli an Bakterien

entdeckt. Vergleichbare abnormale Zellformen, die man ebenfalls als Involutionsformen bezeichnen kann, sind auch für Algen, Hefen, Pilzsporen usw. beschrieben worden. Bei den oben behandelten Kulturversuchen traten Involutionsformen, besonders bei Closterium, ziemlich häufig auf. Mit der Abweichung der Zellform von der normalen ging fast immer deutlich wahrnehmbare Degeneration des Inhaltes, des Plasmas, der Chlorophyllkörper usw., Hand in Hand. Diese Degenerationserscheinungen des Zelleninhaltes werden im zweiten Teil dieses Abschnittes noch näher zu beschreiben sein.

a) Veränderungen der Zellenform.

Involutionsformen wurden an Closterium wie Cosmarium beobachtet.

α) Closterium: Es lassen sich zwei Gruppen unterscheiden:

1. Abnorme Formen, bei denen bei der Teilung die neue Zellhälfte sich normal ansetzt, so daß die Zelle sich zwar aus zwei miteinander kongruenten Zellenhälften zusammensetzt, aber die symmetrische Lage der beiden Zellenhälften verloren geht;

2. solche Formen, bei denen die neue Zellenhälfte verkümmert oder nur schwach ausgebildet wird, so daß die beiden Zellenhälften nicht mehr kongruent sind.

Fig. 8. Clost. mon., Involutionsform nach längerer Kultur in Mist.

1. Beispiele der ersten Gruppe zeigen die Figuren 8 und 10. Sie wurden besonders häufig in Leucinkulturen beobachtet, die durch Bakterien u. dgl. stark verunreinigt waren. Ferner fanden sich ähnliche Formen in alten Kulturen von Pferdemistabkochung, in Asparagin, Galaktose und in anderen Kulturen, die alle Bakterienverunreinigung aufwiesen. Meist traten diese Formen paarweise auf als Ergebnis eines Teilungsschrittes. Auffallend war, daß in vielen Fällen eine Querwand zwischen den beiden Tochterindividuen nicht ausgebildet wurde oder wenigstens die beiden Schwesterzellen anomal lange aneinander hafteten. Beispiele für solche Formen ohne Querwand zeigen Fig. 9 und 11. Diese Formen besaßen eine leicht deformierbare Membran, so daß schon der Druck des Deckglases eine Formveränderung hervorrufen konnte. Besonders interessant war ein in Fig. 9 dargestellter Fall, der in einer alten Kultur von Leucin beobachtet wurde: Es hatten sich bei ihm drei Individuen von normaler Größe und nahezu normaler Gestalt ent-

wickelt, ohne daß eine trennende Querwand zur Ausbildung gekommen wäre, so daß alle drei Individuen miteinander in Plasmaverbindung geblieben waren und das Ganze auch als eine Zelle mit drei Kernen aufgefaßt werden darf. Die Zellhälften des Mutterindividuums, von dem

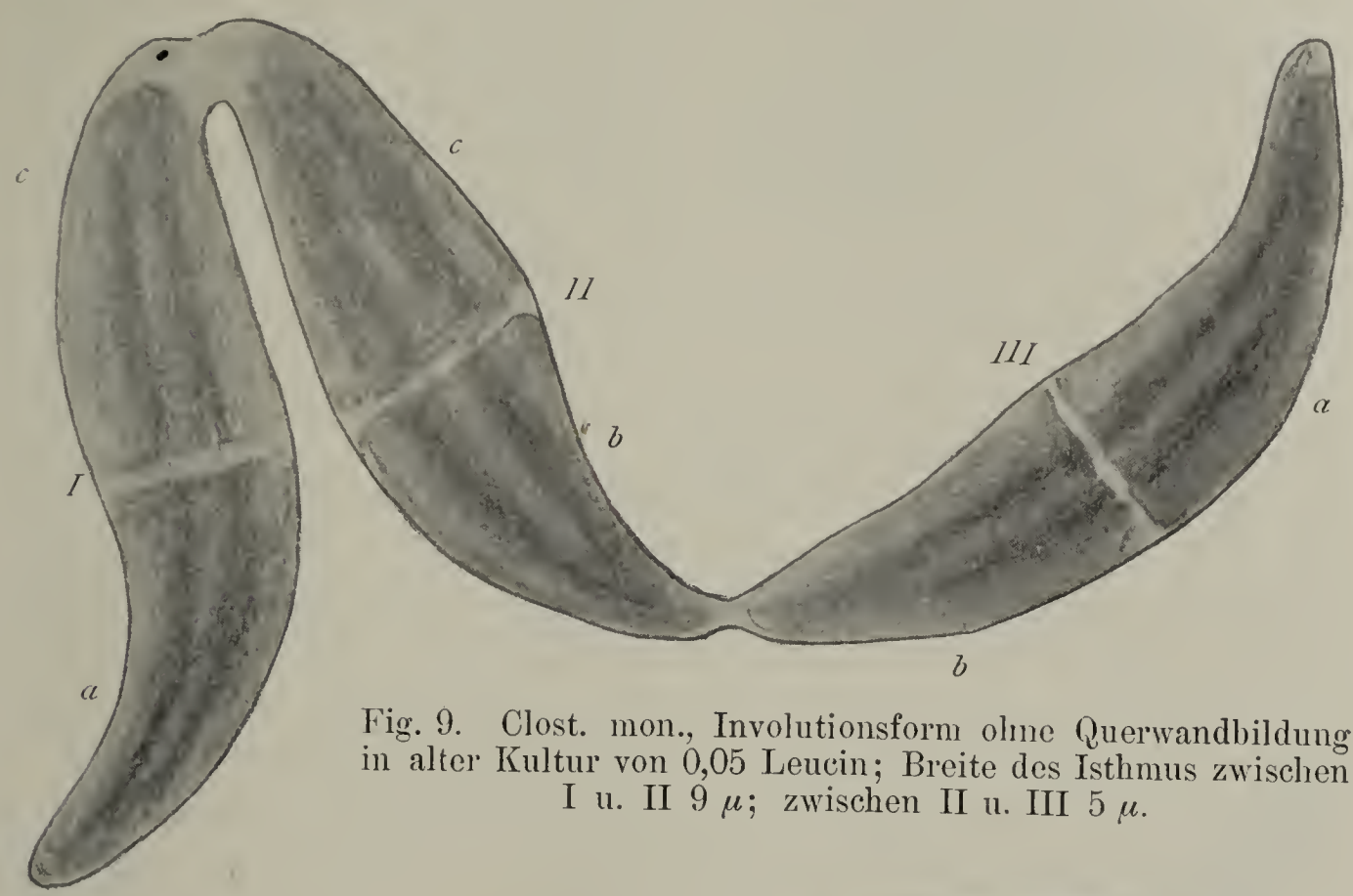

Fig. 9. Clost. mon., Involutionsform ohne Querwandbildung in alter Kultur von 0,05 Leucin; Breite des Isthmus zwischen I u. II 9 μ; zwischen II u. III 5 μ.

sich die in der Figur dargestellte Kettenform ableitet, sind mit *a—a* bezeichnet. Der erste Teilungsschritt, der nur bescheidene Formabweichungen der Zellen vom normalen Typus bringt, lieferte die Zellstücke *b—b*. Bei einer zweiten Teilung entstanden die Zellhälften *c—c*; die beiden daraus entstehenden Tochterindividuen sind auffallend abnorm gestaltet (*S*form, siehe oben).

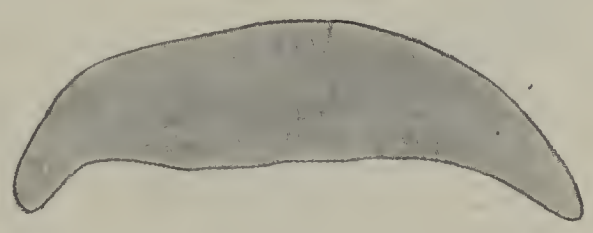

Fig. 10. Clost. mon., Involutionsform nach längerer Kultur in Asparagin.

Fig. 11. Clost. mon., Fehlen der Querwand nach längerer Kultur in Galaktose.

Wie ist das Zustandekommen dieser Involutionsformen nun zu erklären? Die früher und namentlich die zuletzt angeführten Beobachtungen führen zu der Vermutung, daß vielleicht diese Involutionsformen als eine Folgeerscheinung der krankhaften Ausbildung der Membran aufzufassen sind, insofern als die unter bestimmten Bedingungen entwickelten Membranstücke, wie schon oben hervorgehoben, sehr leicht deformierbar sind. Es läßt sich unschwer vorstellen, daß bei der aktiven Bewegung der Zelle, oder auch infolge irgendwelcher passiver Verschiebungen, die Spitze oder ein größerer Anteil einer Zelle verbogen und die ihr aufgenötigte abnormale Form und Lage durch weiteres Wachstum fixiert wird. In letzter Instanz wären also für das Zustandekommen der *S*förmigen und anderen Gestaltsabweichungen mechanische Einflüsse verantwortlich zu machen, welche in Anbetracht der leichten Deformierbarkeit der krankhaften Zellhaut in ganz anderer Weise wirksam werden, als normalen Zellen gegenüber. Fig. 10 stellt ein Individuum dar, das anscheinend durch zweimalige Deformation der weichen Membran seine definitive Gestalt bekommen hat. Das Ausbleiben der Querwand (vgl. Fig. 9 und 11) ist ein Symptom, das nach Einflüssen sehr verschiedener Art sich bemerkbar macht; Individuen, welche in besonders bakterienreichen Lösungen sich entwickeln, erfahren sehr oft die beschriebene unvollkommene Teilung. — Es ist nicht zweifelhaft, daß chemische Einflüsse seitens der Bakterien ursächlich die erste Rolle dabei spielen. Zu erinnern wäre aber hier daran, daß die Querwandbildung auch an denjenigen Individuen wiederholt ausblieb, die nach Plasmolyse Wachstum erfuhren; hier unterblieb allerdings die Kernteilung. — Bedingungen also, welche ein Einschalten eines Membranzylinderstückes, Vermehrung des Plasmas und der Chromatophorensubstanz und Teilung des Kernes gestatten, können, wie daraus hervorgeht, für die Ausbildung des die Zelle septierenden Querwandstückes ungenügend sein. Insbesondere Fig. 9 läßt erkennen, daß auch dann, wenn die Querwandbildung ausbleibt, die Tochterindividuen nicht nur zu normaler Größe gelangen können, sondern auch zur Bildung einer neuen Generation befähigt sind.

2. Unter einer zweiten Gruppe wollen wir die Formen zusammenfassen, die durch abnormales Wachstum einer Zellhälfte zustande kommen (vgl. Fig. 12 und 13). Je nach der Entwicklung der jungen Zellhälfte ist hier eine ganze Skala von Gestaltungen möglich. Solche Formen sind ebenfalls teilungsfähig, so daß bei einer zweiten und dritten Teilung die absonderlichsten Formen, die in ihrem Äußeren kaum noch oder überhaupt nicht mehr den Gestaltcharakter der Gattung erkennen lassen,

entstehen können. Auf solche Weise sind die in den Figuren 14, 15 und 16 abgebildeten Formen, die alle Krüppelformen von Closterium moniliferum darstellen, entstanden zu denken. Der Bildung der in Fig. 14–20 dargestellten Individuen gehen mindestens zwei in ihren Produkten abnormale Teilungsschritte voraus; das in Fig. 14 abgebildete Individuum leitet sich offenbar von einer Form her, die der in Fig. 13 I abgebildeten entsprochen haben mag; das in Fig. 16 abgebildete wohl von einer Form, die der Fig. 12 gleichen mochte. Auch bei einem anderen Closterium (Fig. 22) wurden ähnliche Formen beobachtet: die in Fig. 21 dargestellte Bildung ist wohl so entstanden zu denken, daß das Ganze das Ergebnis zweier vollständiger Teilungen ist, ausgehend von einem normalen Individuum; das Ergebnis der ersten Teilung

Fig. 12. Clost. mon., Involutionsform nach Kultur in Dulcit mit Leucinzusatz

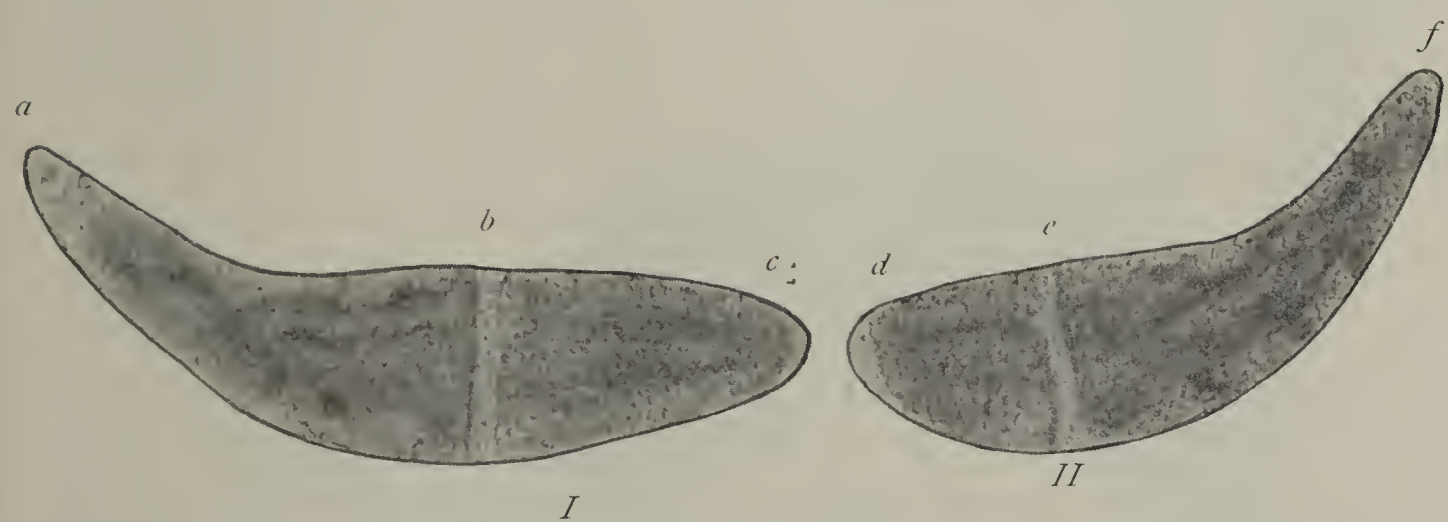

Fig. 13. Clost. mon., Involutionsformen, entstanden durch Teilung eines degenerierten Exemplares. Maße: a—b 112 μ; b—c 80 μ; d—e 44 μ; e—f 116 μ.

Fig. 14. Clost. mon., Involutionsform aus einer Kultur in 2 % Dulcit und 0,05 % Leucin; Hemmungsbildung. Maße: a—c 164 μ (normal etwa 230—240 μ); a—b 86 μ; b—c 80 μ.

Fig. 15.

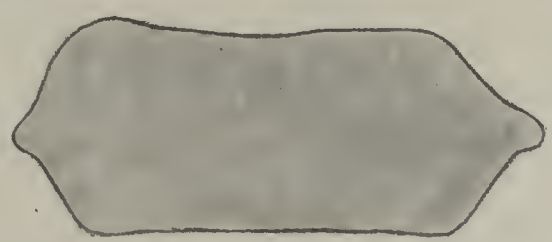

Fig. 16.

Fig. 15 u. 16. Clost. mon., Involutionsform durch Hemmung nach Kultur in Leucin auf Eis.

waren zwei Involutionsformen mit unvollkommen ausgebildeter junger Zellhälfte; trotzdem trat eine zweite Teilung ein, bei der die ursprünglichen normalen Zellenhälften (I und II) zugrunde gingen. Fig. 22 zeigt ein normales Individuum in gleichem Maßstabe zum Vergleich.

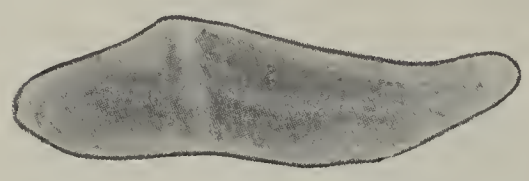

Fig. 17. Clost. mon., Involutionsform durch Hemmung in Dulcit mit Zusatz von Leucin.

Die hier behandelten Formabweichungen konnten sich noch mit den als erste Gruppe geschilderten (Fehlen der Querwand, falsche Krümmung der neuen Zellenhälfte usw.) verbinden. Setzt sich z. B. die neue abnormal gestaltete Zellhälfte schief an, so entstehen Formen, wie die in Fig. 17 dargestellte. Bleibt auch noch die Querwand aus, so entstehen abenteuerliche Gestalten, wie sie in den Figuren 18, 19 und 20 dargestellt sind;

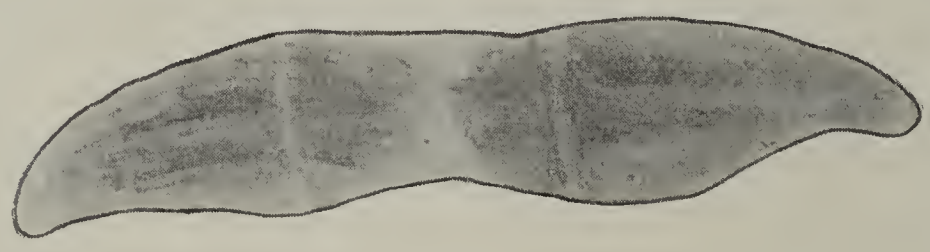

Fig. 18.

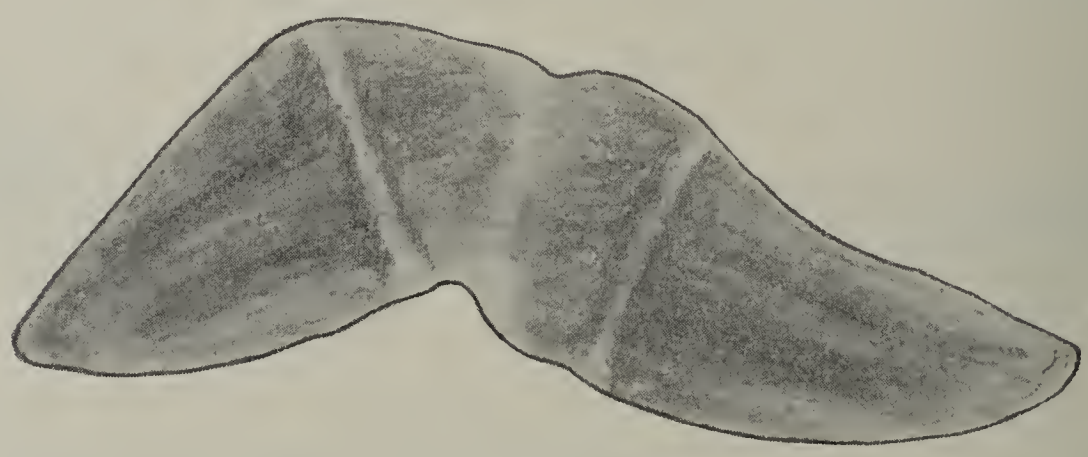

Fig. 19.

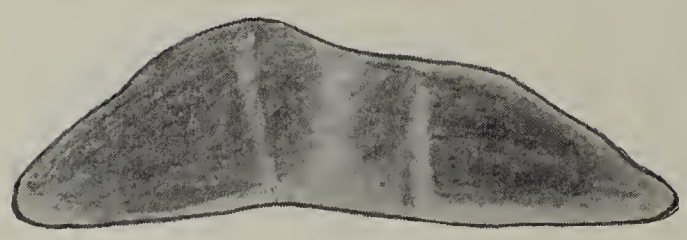

Fig. 20.

Fig. 18, 19 u. 20. Clost. mon., Involutionsformen, Hemmungsbildung und Fehlen der Querwand, gezüchtet in 2 % Maltose nach Vorbehandlung in Leucin (stärker vergrößert).

ihre Entwicklungsgeschichte läßt sich leicht aus den Figuren herleiten. Wodurch wurden nun diese Involutionsformen der zweiten Gruppe hervorgerufen?

Offenbar dürfen wir alle als Hemmungsbildungen ansprechen, d. h. ein in allen wesentlichen Stücken normaler Entwicklungs- und Wachstumsvorgang wird vorzeitig sistiert. Hemmungsbildungen der geschilderten Art traten auf in Dulcit, Rohrzucker, Maltose und anderen

in Konzentrationen von 2—6 %, denen entweder Leucin in geringen Mengen zugesetzt worden war, oder bei Kultur von Individuen, die zunächst in Leucinlösung zu üppiger Teilung angeregt und aus ihr in die eben angeführten Dulcit- und anderen Nährlösungen übertragen worden waren. Bei den im ersten Abschnitt behandelten Kulturversuchen hatten sich Dulcit und die Zuckerlösungen im wesentlichen als unbrauchbar erwiesen (s. oben). In Lösungen, welche außer ihnen noch geringe Mengen Leucin enthielten, traten aber, wie wir sahen, noch Teilungen ein. Ernährt man die Desmidiaceen mit gleichen Leucinmengen ohne Verabfolgung von Dulcit usw., so fallen die Teilungen der Desmidiaceen normal aus. Unsere Versuchsergebnisse wären demnach dahin zu deuten, daß nicht die geringen Mengen des dargebotenen Leucin die Hemmung der Entwicklung bedingen, sondern die gleichzeitig dargebotenen Kohlenstoffverbindungen (Dulcit, Rohrzucker usw.) dafür verantwortlich zu machen sind. Mit großer Wahrscheinlichkeit dürfen wir diese Wachstumshemmung auf die durch Beigabe von Dulcit usw. bedingte Steigerung des osmotischen Druckes im Nährlösungstropfen zurückführen. Es ist bekannt, daß bei Organismen der verschiedensten Art Erhöhung des osmotischen Druckes die Wachstumsgeschwindigkeit herabsetzt und den Umfang der Zellen bescheidener ausfallen läßt, als die Behandlung mit Lösungen von geringerem osmotischen Druck. An dieser Stelle mag darauf verwiesen sein, daß ganz ähnliche Krüppelformen Klebs bei Kultur von Euastrum in Rohrzuckerlösung erhielt[1]).

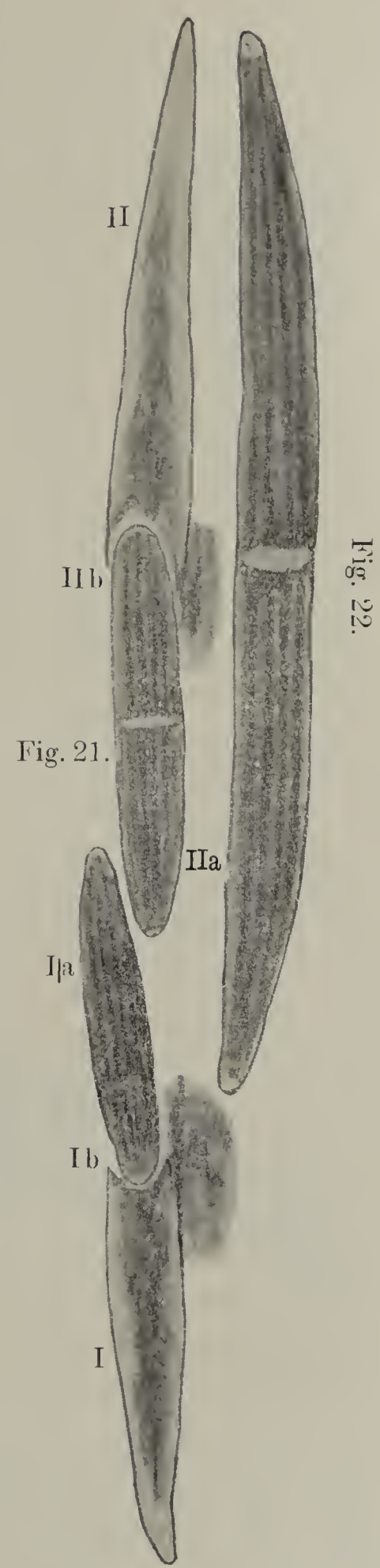

Fig. 21. Closterium acerosum Ehrl., Hemmungsbildung nach längerer Kultur in Leucin.
Fig. 22. Clost. acerosum, normales Exemplar.

1) Klebs a. a. O., Bd. II, pag. 547.

Eine andere Art der Entstehung derselben abnormalen Formen ist die folgende: Wurden Exemplare, deren Zellinhalt unter dem Einfluß starker Bakterienverunreinigung der Kulturen stark degeneriert war (Schrumpfung der Chloroplasten usw.; siehe den zweiten Teil dieses Kapitels), in gute Nährlösung, Leucin, übertragen, so kamen sie bisweilen zur Teilung, brachten aber meist nur noch unvollkommene Tochterindividuen hervor (Fig. 13). Hier besitzt also die unter ungünstigen Bedingungen degenerierte Zelle nicht mehr die Fähigkeit, normale Individuen hervorzubringen.

Fig. 23. Cosmarium botrytis (Menegh.), normales Exemplar.

Gleiche Effekte ließen sich erzielen, wenn die Kulturen auf Eis gestellt wurden. Die niedrigen Temperaturen schlossen weder Wachstum noch Teilung aus; doch stellten die Tochterhälften, ähnlich wie bei dem in Fig. 13 dargestellten Zellenpaare, ihr Wachstum vorzeitig ein.

Fig. 24.

Fig. 25.

Fig. 26.

Fig. 24, 25 u. 26. Cosm. botr., Hemmungsbildungen in Rohrzucker und Leucin.

β) Cosmarium: Cosmarium ist der Ausbildung von Involutionsformen weniger günstig. Doch wurden auch bei ihm Formen, die der soeben behandelten zweiten Gruppe bei Closterium entsprechen, mehrfach beobachtet. Man vergleiche Fig. 23, 24, 25 u. 26. Auch diese Formen wurden erhalten in einer Kultur von 5 % Rohrzucker mit Leucinzusatz, d. h. in einer Lösung hohen osmotischen Druckes bei Gegenwart eines zur Teilung anregenden Stoffes. Ursächlich ist ihre Entstehung wohl ebenso zu deuten, wie die der entsprechenden Formen von Closterium. Bei der Ausbildung solcher unsymmetrischen Formen, wie z. B. Fig. 25 eine darstellt, mag vielleicht der an den verschiedenen Stellen des Kulturtropfens nicht immer gleiche osmotische Druck als Ursache mit in Betracht kommen; bei intensiver Besonnung dürften Konzentrationsunterschiede der Lösung in Uhrschälchenkulturen wohl gar nicht so unerheblich sein, wie man aus den beim Schütteln sichtbaren Schichten und Schlieren schließen kann.

Unter den Involutionsformen von Cosmarium fand sich auch eine merkwürdige Form, die in Fig. 27 dargestellt ist. Die Form ist dadurch interessant, daß hier durch Umstände, über deren Natur ich nichts näheres angeben kann, ein Stück der Zellhaut zum Wachstum gebracht wurde, das normaler Weise nicht mehr zum Wachstum hätte kommen sollen. Auch von andern Konjugaten wissen wir, daß durch Reize, welche auf die ganze Oberfläche der Zelle wirken oder nur bestimmte Teile von dieser treffen, lokalisiertes Flächenwachstum der Membran hervorgerufen werden kann. Um nur ein Beispiel zu nennen, erwähne ich, daß Borge[1]) bei Kultur fadenbildender Konjugaten in Zuckerlösungen die Zellen an eng lokalisierten Stellen zu rhizoidenartigen Gebilden auswachsen lassen konnte.

Fig. 27. Cosm. botr., merkwürdige Degenerationsform, in Rohrzucker und Leucin erhalten.

b) Degenerationserscheinungen des Zellinhaltes.

Folgende Degenerationserscheinungen kamen besonders häufig zur Beobachtung:

1. Degeneration des Zytoplasmas: Weitaus am häufigsten wurde bei dem Zytoplasma eine körnige Degeneration beobachtet; es bildeten sich Niederschlagspartikelchen, so daß die ganze Zelle granuliert und dunkler als unter normalen Verhältnissen erschien, eine Degenerationserscheinung, wie sie schon oft beobachtet worden ist[2]). Diese Granulierung wurde bei Closterium und Cosmarium beobachtet und zwar nach längerer Kultur in organischen Nährlösungen wie Leucin, Albumin, Mistabkochung u. dergl. Ob diese Erscheinung der organischen Er-

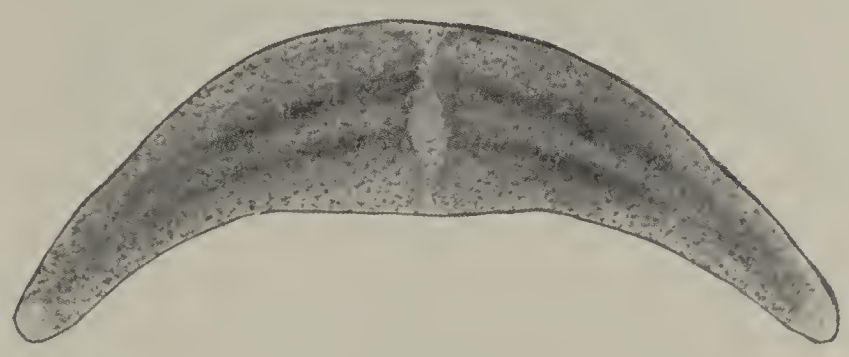

Fig. 28. Closterium moniliferum, körnige Degeneration des Zytoplasmas nach längerer Mistkultur.

1) „Über die Rhizoidenbildung bei einigen fadenförmigen Chlorophyceen". Upsala 1894.

2) Küster, „Neue Ergebnisse auf dem Gebiete der pathol. Pflanzenanatomie" (Ergebnisse der allgem. Pathol. u. pathol. Anat. d. Menschen und der Tiere, 1907, XI. Jahrg.).

nährung oder der Wirkung von Bakterienverunreinigungen zuzuschreiben ist, muß dahingestellt bleiben. Diese Niederschlagspartikelchen färbten sich mit Jod gelbbraun. Die Granulation trat bisweilen so massenhaft auf, daß die Umrisse der Chlorophyllkörper und des sonstigen Zellinhaltes undeutlich wurden (vgl. Fig. 28). Diese Degenerationserscheinung verband sich oft mit anderen Degenerationserscheinungen. Bei Dunkelkulturen im Leucin wurde diese Granulation nicht beobachtet.

Eine weitere Degenerationserscheinung des Zytoplasmas war seine „vakuolige Degeneration". Sie wurde bei Individuen beobachtet, die aus Nahrungsmangel schließlich zugrunde gingen, z. B. an Closterien, die in Knop'scher Nährlösung eingingen; auch in Knop'scher Nährlösung, kombiniert mit Rohrzucker, zeigte sich dieselbe Erscheinung. Auch für andere Objekte wurde (Küster a. a. O.) vakuolige Degeneration des Zytoplasmas als Hungererscheinung beschrieben. Die Wiedergabe eines vakuolig degenerierten Closteriums findet sich in Figur 29. Dasselbe wurde in einer Kultur beobachtet, in der die Individuen bei Leucinernährung im Dunkeln schließlich aus Nahrungsmangel zugrunde gingen. Der Beginn der vakuoligen Degeneration macht sich meist an dem Größerwerden der Endvakuolen bemerkbar; die Gipskriställchen ballen sich dabei zusammen und verschwinden. Mit der vakuoligen Degeneration des Zytoplasmas kombiniert sich stets eine Degeneration der Chlorophyllkörper, offenbar eine weitere Folgeerscheinung des Hungerzustandes.

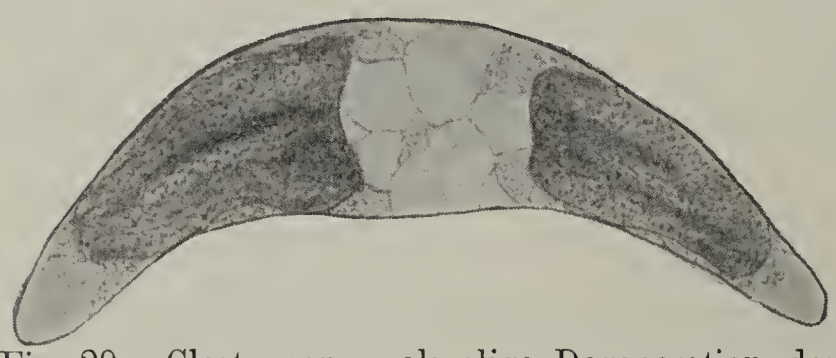

Fig. 29. Clost. mon., vakuolige Degeneration des Zytoplasmas in Knopscher Nährlösung mit Zusatz von Rohrzucker.

2. Degeneration der Chlorophyllkörper: Sie wurde bei Closterium moniliferum besonders gut beobachtet; die Art der Degeneration war sehr verschieden. Sehr häufig war ein Abblassen der Chlorophyllkörper bei Closterium und Cosmarium erkennbar, das bei Kultur in Leucin im Dunkeln eintrat. Auch bei Kulturen unter normalen Lichtverhältnissen trat ein Abblassen der Chloroplasten ein, wenn die Desmidiaceen in organischen Lösungen, wie Mist, Leucin usw. längere Zeit gezogen wurden. Daß organische Ernährung die Chloroplasten von Algen zur Rückbildung bringen kann, ist bekannt[1]). Wahrscheinlich

1) Zumstein, „Zur Morphol. u. Phys. d. Englena gracilis" (Jahrb. für wissensch. Bot., 1900, Bd. XXXIV, pag. 149). — Artari, „Über d. Bildung d. Chlorophylls durch grüne Algen" (Ber. d. D. Bot. Ges., 1902, Bd. XX, pag. 201).

ist aber für unseren Fall, daß die reichliche Teilung und die starke Volumenzunahme der Chloroplasten zu dieser Erscheinung beitrug. Eine vollkommene Entfärbung wurde weder hier, noch bei Dunkelkultur erreicht.

Unter ungünstigen Bedingungen zeigte sich ungemein häufig bei Closterium eine Degeneration der Chloroplasten darin, daß sie in jeder Zellhälfte in zwei Teile zerfielen, so besonders in Kulturen, die durch Bakterien verunreinigt waren. Merkwürdig war dabei, daß immer an derselben Stelle dieser Zerfall eintrat, und zwar im Abstande ein Drittel der Länge der Zellhälfte von der Mitte der Zelle. Die einzelnen Teile jedes Chlorophyllkörpers verhielten sich also wie 1 : 2. So wurden z. B. an verschiedenen Exemplaren für die Länge der Teile des Chlorophyllkörpers während dieses Zerfalles folgende Maße, ausgedrückt in μ gefunden: 76 : 37; 76 : 38; 72 : 36; 72 : 37; 69 : 35; 66 : 35. Diese Stelle des Chlorophyllkörpers ist also bei dieser Degeneration besonders ausgezeichnet; es ist dieselbe Stelle, an der auch nach erfolgter Zellteilung die Teilung der Chlorophyllkörper vor sich geht[1]). Offenbar hat diese Stelle eine besondere Struktur, so daß hier der Zerfall leicht eintritt. In dem Zerfallsvorgang eine unvollkommene Teilung des Zellinhalts zu sehen, halte ich nicht für zulässig, da der Vorgang durch den ihm

Fig. 30.

Fig. 31.

Fig. 32.

Fig. 30, 31 u. 32. Verschiedene Stadien des Zerfalles der Chlorophyllkörper nach längerer Kultur in Mistabzug.

1) A. Fischer, „Über Zellteilung der Closterien“ (Bot. Ztg., 1883, p. 224).

bald folgenden Tod der Zelle sich als Degenerationsvorgang zu erkennen gibt. Die Figuren 30, 31 und 32 geben verschiedene dieser Zerklüftungsstadien wieder. Nach dem Zerfall kontrahieren sich die Chloroplasten nicht unerheblich (Fig. 32) bis zum Tode der Zelle. Häufig ist damit die vakuolige Degeneration des Cytoplasmas verbunden. Bisweilen tritt übrigens die Kontraktion der Chlorophyllkörper auch ohne vorangehende Zerklüftung ein. Die Vorgänge der Kontraktion stellen im Grunde nichts anderes dar, als was Moore[1]) und andere unter dem Einfluß direkter Besonnung oder bei Kultur im Dunkeln an Algenchromatophoren beobachtet haben.

Fig. 33. Clost. mon., Schrumpfung des Chlorophyllkörpers nach längerer Kultur in Leucin bei Gegenwart von Bakterien.

Eine weitere Art der Chloroplastenkontraktion, bei welcher die Farbstoffträger ihrer ganzen Länge nach wellige Umrisse annehmen, ist in Fig. 33 dargestellt.

Über die Regeneration degenerierter Chloroplasten, über die wir noch sehr wenig orientiert sind, konnte ich nur soviel mit Sicherheit ermitteln, als es bei Closterium festzustellen gelang, daß Zellen mit kontrahierten Chloroplasten sich teilen und normale Chromatophorensubstanz produzieren konnten (vgl. Fig. 13). Allerdings erreichten in beiden Fällen, in welchen Zellen mit kontrahiertem Chloroplasten zur Teilung kamen, die Tochterindividuen nicht die normale Größe (vgl. Fig. 13).

Die hier angeführten Fälle erschöpfen natürlich die Pathologie der Desmidiaceen keineswegs. Da aber eine eingehende Behandlung dieser zellenphysiologischen Fragen nicht beabsichtigt wurde, so blieben manche anderen Degenerationserscheinungen, wie die des Zellkerns usw., unberücksichtigt. Eine eingehende Bearbeitung der Pathologie dieser Gruppe dürfte für die Lehre von der Zelle noch manchen Gewinn bringen.

4. Beobachtungen über die Gallerte der Desmidiaceen.

Unter den Desmidiaceen ist bekanntlich eine ganze Reihe von Formen durch eine ständige Gallerthülle ausgezeichnet. Diese wurde ebenso, wie die bei manchen Formen festgestellte Bewegungsgallerte,

1) „Studies in vegetable biology, IV“ (Linn. Journ., 1888, T. XXIV, pag. 351).

zuerst von Klebs eingehend beschrieben, der nachwies, daß sie nicht durch Verschleimung der Membran, sondern durch Ausscheidungen des Cytoplasmas entsteht[1]). Die Art der Ausscheidung wurde dann von Hauptfleisch[2]) und Lütkemüller[3]) klargestellt, indem der eigenartige Porenapparat, der bei den meisten Formen festgestellt wurde, und seine Funktion richtig gedeutet wurde. Ist somit die Art der Entstehung für die Gallerte bekannt, so ist jedoch ihre physikalisch-chemische Beschaffenheit noch wenig erforscht. Jedenfalls weist sie große Abweichungen auf gegenüber den sonst im Pflanzenreich durch Membranverschleimung gebildeten Schleimen und Gallerten. Klebs gibt in seiner Abhandlung einige charakteristische physikalische Eigenschaften an, wie die Abstoßung von eingelagerten Niederschlägen usw.; auf Grund dieser Beobachtungen kommt er hinsichtlich der Struktur der Gallerte zu der Anschauung, daß diese aus einer zarten, schwach lichtbrechenden Grundsubstanz, die Farbstoffen und Reagentien gegenüber sich sehr indifferent verhält, und einem zweiten Hauptbestandteil besteht, der in Stäbchenstruktur eingelagert ist und verschiedene charakteristische Eigenschaften aufweist, wie Verquellung nach Einlagerung fester Niederschläge, lebhafte Färbbarkeit usw. Diese Anschauung wird von Hauptfleisch auf Grund seiner anatomischen Studien nicht geteilt, so daß die Frage noch als wenig geklärt zu betrachten ist.

Gelegentlich der hier behandelten Versuche wurde nun ein merkwürdiges Verhalten der Hüllgallerte von Hyalotheca dissiliens gegenüber einigen Fermenten beobachtet, das im folgenden geschildert werden mag, ohne daß auf eine Deutung eingegangen werden soll.

Die Hüllgallerte, die ja nur sehr schwach lichtbrechend ist, wurde durch chinesische Tusche unter dem Deckglas sichtbar gemacht und der Umriß mit dem Zeiss'schen Zeichenapparat gezeichnet. Dann wurde die Tusche fortgewaschen und 5—10 Minuten eine Lösung von Diastase durchgesogen und schließlich zur Sichtbarmachung wieder Tusche zugesetzt. Jetzt zeigte sich eine starke Quellung um das vier- bis sechsfache der Breite der Gallerte. Je nach Beschaffenheit des Fadens konnte die Quellung verschieden ausfallen; begünstigt wurde sie anscheinend, wenn man das Objekt in der Diastaselösung auf 5—10 Minuten in einen Thermostaten von 30° bis 35° brachte. Fig. 34 zeigt

1) „Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten". Unters. aus d. bot. Inst. Tüb. 1886/88, Bd. II., pag. 333.

2) „Zellmembran und Hüllgallerte der Desmidiaceen", Dissert. Greifsw. 1888.

3) „Die Zellmembran der Desmidiaceen", Beitr. z. Biol. d. Pfl. (Cohn), 1902, Bd. VIII, pag. 347.

einen normalen Faden von Hyalotheca; die eben erst durch Teilung entstandenen Zellhälften zeigten einen heller gefärbten Inhalt als die älteren ruhenden; dementsprechend veranschaulichen die dunkel schattierten Stellen in der Figur die älteren Zellhälften, die also auch alte Gallertprismen besitzen. Die mittleren Zellen haben erst eben eine Teilung vollendet, wie an den gerade sich bildenden Gallertprismen zu erkennen ist, die durch Methylenblau, Neutralrot usw. leicht nachweisbar sind. Fig. 35 zeigt den Faden nach 5 Minuten langer Diastasebehandlung. Aus der Figur geht hervor, daß die Gallerte über den verschiedenen Zellen sich verschieden verhält: die älteren Zellhälften sind von einer viel stärkeren Hülle umgeben als die jungen, bei denen sich eben erst eine Gallerte bildet oder gebildet hat. — Dieselbe Quellungserscheinung wurde auch nach Behandlung mit Invertin beobachtet.

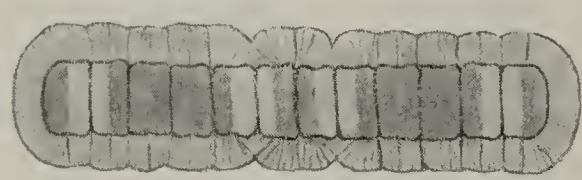

Fig. 34. Hyalotheca dissiliens, normale Gallert; Stäbchenstruktur durch Färben mit Neutralrot sichtbar gemacht.

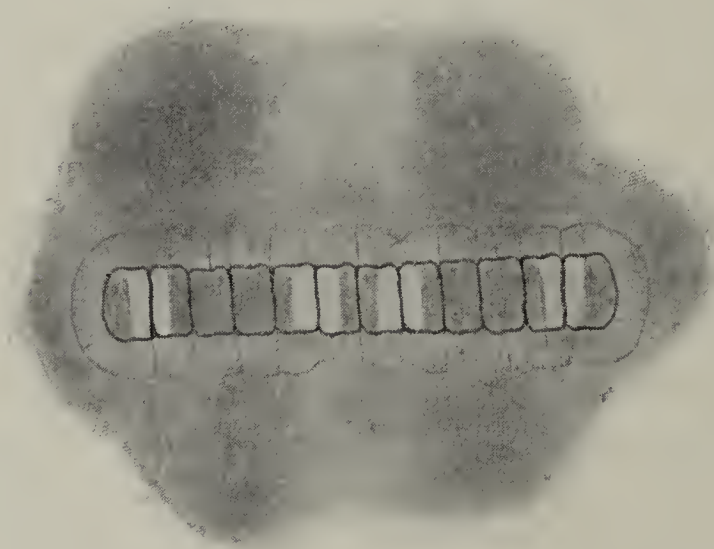

Fig. 35. Hyaloth. dissil., Quellung nach Behandlung mit Diastaselösung.

Im Gegensatz zu ihrem Verhalten in Fermenten erfuhr die Gallerte in manchen Farbstofflösungen, wie Neutralrot, Methylenblau, intensive Schrumpfung. Längere Wirkung ließ die Gallerte zu einer ganz dünnen Schicht, vielleicht nur $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{10}$ so breit wie zu Beginn des Versuches zusammensinken. Durch Auswaschen des Farbstoffes wurde die Schrumpfung wieder vollkommen rückgängig gemacht. Bei schwacher Färbung trat die Stäbchenstruktur deutlich hervor.

Läßt man nun diese Farbstoffe auf die durch Diastasebehandlung gequollenen Gallertmassen einwirken, so tritt auch hier sofort eine Schrumpfung ein. Dabei zeigt sich, daß in dieser gequollenen Masse eine Schicht von der ursprünglichen Breite der Gallerte unverändert deutliche Stäbchenstruktur zeigt, so daß also die Quellung nicht auf Kosten der Stäbchen geschehen ist. Ist sie überhaupt der Gallerte zuzuschreiben, so wird man also wohl einen zweiten Bestandteil, vielleicht den, der von Klebs als homogene Grundsubstanz angesehen wurde,

für die Quellung verantwortlich zu machen haben. Die zurückgebliebene Stäbchengallerte zeigte genau, wie vorher, bei stärkerer Einwirkung des Farbstoffes Schrumpfung, die auch durch Auswaschen wieder rückgängig gemacht werden konnte. Beim Durchsaugen von Wasser ging die geschrumpfte Quellmasse, bei der die Schrumpfung nicht zurückging, in Fetzen mit davon, so daß die Zelle anscheinend wieder eine ganz normale Hüllgallerte mit Stäbchenstruktur besaß, der man irgendwelchen Verlust infolge der vorgenommenen Prozedur nicht ansehen konnte. Welcher Art die bei Diastasebehandlung sich zeigende Quellmasse ist, ob sie überhaupt ein Quellprodukt der Gallerte ist und nicht etwa aus der Zelle selbst stammt, wurde nicht festgestellt. Manches spricht für die zweite Möglichkeit. Versuche mit der Gallerthülle abgestorbener Zellfäden würden hierüber auch schwerlich Klarheit bringen, nachdem die Klebs'schen Versuche gezeigt haben, daß die Gallerte der toten Zellfäden von Zygnema ganz andere physikalische Eigenschaften besitzt als in lebendem Zustande, indem sie gegenüber verschiedenen Reagentien die Quellbarkeit verliert. Beachtenswert ist noch die Beobachtung, daß bei Anwendung eines Gemisches von Diastaselösung und Neutralrot die Stäbchenstruktur wellig wurde, d. h. die Gallertprismen sich krümmten; wurde die Färbung nach längerer Einwirkung intensiver, so trat Schrumpfung ein. Bei dieser Prozedur trat im ersten Augenblick eine Quellung auf, die dann aber unter der Wirkung des Farbstoffes sofort wieder zurückging. Fig. 36 stellt einen so behandelten Faden dar.

Fig. 36. Hyaloth. dissil., Krümmung der Gallertprismen bei Behandlung mit einer Mischung von Neutralrot und Diastase; schwache Quellung.

Ferner trat auch bei Behandlung mit Osmiumsäure Quellung ein, ebenfalls unter Erhaltung der Stäbchenstruktur; auch hier bewirkte dann die Anwendung von Neutralrot Schrumpfung der Quellmasse.

Der Vorrat des verfügbaren Materials gestattete leider nicht, die geschilderten Versuche nach allen Seiten hin fortzuführen und auszubauen. Immerhin glaubte ich, die angeführten Experimente hier nicht unerwähnt lassen zu sollen, da Vorgänge der geschilderten Art für Desmidiaceen nicht bekannt zu sein scheinen.

Die Annahme, daß die Quellmasse aus dem Innern der Zelle stammt, wird schon dadurch diskussionsfähig, daß bei Organismen verschiedenster Art ähnliche Ausscheidungen von Substanz, welche zweifellos dem Zellinnern entstammt, festgestellt worden sind. So beobachtete

Schütt bei der Peridinee Podolampas bipes[1]), daß durch Reizwirkungen, z. B. Druck des Deckglases, veranlaßt, aus dem Hinterende ein Bündel von Plasmafäden herausschoß, die die Membran mit einer solchen Geschwindigkeit passierten, als ob sie ihnen kein Hindernis böte; offenbar nahm es durch die Poren in der Membran seinen Weg. Ein ähnlicher Prozeß wurde ferner von ihm bei der gepanzerten Peridinee Ceratium tripos[2]) und anderen beobachtet, wo unter der Einwirkung von Fixierungsmitteln der verschiedensten Art aus der Geißelspalte Plasma zu einem Plasmawulst herausquoll.

Zusammenstellung der Ergebnisse.

1. Die Teilung der Desmidiaceen wird durch amidartig gebundenen Stickstoff besonders gefördert.

2. Voraussetzung für die Teilung sind, auch bei organischer Ernährung, normale Luftdruck- und Lichtverhältnisse.

3. Gewisse Formen, so das behandelte Closterium moniliferum, erweisen sich bei künstlicher Kultur als vollkommen an organische Ernährung angepaßt.

4. Die Generationsdauer bei den Desmidiaceen beträgt unter günstigen Umständen etwa 48 Stunden.

5. Plasmolysierte Zellen bilden keine Membran aus; nach Rückgang der Plasmolyse können die Zellen noch einen Membranzylinder in der Ringfurche ausbilden.

6. Nach Plasmolyse verliert ferner das Plasma dauernd oder vorübergehend die Fähigkeit der Teilung; unter günstigen Bedingungen kann sie wieder erworben werden.

7. Unter ungünstigen Bedingungen unterbleibt bei der Teilung von Closterium häufig die Querwandbildung; hierdurch wird die Ausbildung abnormaler Zellformen begünstigt.

8. Bei Kultur in Lösungen starken osmotischen Druckes entstehen, wenn durch Vorbehandlung oder durch Zusatz von Stoffen, welche die Teilung anregen, die Zellen zur Teilung gebracht werden, Hemmungsbildungen, die weiterer Zellteilungen fähig sind. Ähnliche Erfolge ließen sich auch durch Kultur bei niederen Temperaturen erzielen.

9. Bei längerer Kultur in organischen Nährlösungen bildet sich bei Closterium und Cosmarium ein körniger Niederschlag im Zytoplasma.

10. Organische Ernährung vermag bei den Desmidiaceen die Assimilation des Kohlenstoffes anscheinend nicht zu ersetzen.

---

1) Ergebnisse der Planktonexped. d. Humboldtstiftung, Bd. IV: „Die Peridineen der Planktonexped.“, pag. 135 (auch in Schütt, „Zentrifugales Dickenwachstum d. Membran und extramembranöses Plasma“, Pringsh. Jahrbücher, 1899, pag. 618).

2) A. a. O., pag. 101.

11. Unter ungünstigen Bedingungen zeigen die Chlorophyllkörper von Closterium bemerkenswerte Degenerationserscheinungen, wie Schrumpfung und Zerfall. Bei letzterem scheint eine bestimmte Stelle im Abstande $\frac{1}{3}$ der Zellhälfte von der Mitte besonders leicht der Zerklüftung anheimzufallen. Zellen mit geschrumpften Chloroplasten sind noch teilungsfähig.

Nachtrag.

Nach Abschluß der Arbeit kam mir noch ein Artikel aus dem soeben erschienenen Buche: „Recueil de l'institut botanique, publié par L. Errera", Brüssel 1908 in die Hand, betitelt: „Recherches au sujet de l'influence de la température sur la marche, la durée et la fréquence de la caryocinèse dans le règne végétal" von E. de Wildeman, in welchem Verf. auch einige Beobachtungen über Desmidiaceen mitteilt. Er beobachtete bei Cosmarium[1]) abnormale Zellenformen, die durch Ausbleiben der Querwandbildung entstanden waren, Formen, die den von mir bei Closterium moniliferum beobachteten ganz analog sind. Er erzielte diese Formen in Kulturen bei einer Temperatur von wenigen Graden über Null. Diese Entstehungsursache für abnormale Formen von Closterium wurde auch von mir in einzelnen Fällen festgestellt (vgl. pag. 404).

Den Verlauf einer vollständigen Teilung hat de Wildeman weder bei Cosmarium noch bei Closterium beobachtet; er hat daher auch die optimale Generationsdauer nicht feststellen können. Nur für einzelne Phasen des Teilungsvorganges konnte er die Kardinalpunkte der Temperatur, Maximum, Minimum und Optimum, bestimmen.

Häufig beobachtete Verf. eine Einschnürung der Chlorophyllkörper[2]), während der Kern sich ohne Anzeichen einer beginnenden Teilung in der Mitte der Zelle befand. Er faßt dies als den Beginn einer Teilung auf. Nach den Untersuchungen von Fischer[3]) tritt der Zerfall der Chlorophyllkörper bei der Teilung jedoch erst unter dem Einfluß der beiden Tochterkerne ein. Wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, ist die von de Wildeman beobachtete Erscheinung ein Zeichen der Degeneration der Zelle; diese Einschnürung ist der Beginn des Zerfalls der Chlorophyllkörper. Auf eine Degeneration deutet auch das von ihm beobachtete Auftreten von Mikrosomen hin, welches wahrscheinlich mit der von mir als „körnige Degeneration des Zytoplasmas" bezeichneten Erscheinung identisch ist. Von dem Zerfall der Chlorophyllkörper bei der Teilung ist diese Art des Zerfalls als Degenerationserscheinung zu unterscheiden.

1) A. a. O., pag. 381.
2) A. a. O., pag. 392.
3) A. Fischer, Über Zellteilung der Closterien (Bot. Ztg., 1883, pag. 224).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: 99

Autor(en)/Author(s): Andreesen Alfred

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis der Physiologie der Desmidiaceen 373-413