Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Pyrenoide.

Von
Lothar Geitler (Wien).

(Hierzu 8 Textfiguren.)

Einleitung.

Es ist unmöglich eine klare Definition des Begriffs Pyrenoid zu geben. Oltmanns (12) schreibt: „Mit diesem Namen bezeichnete Schmitz kugelige oder linsenförmige Gebilde, welche an bestimmten Stellen den Chromatophoren vieler Algen eingelagert sind.“ Es ist aber gewiß, daß Pyrenoide sehr verschiedene Gestalten haben können, daß sie nicht an bestimmten Stellen des Chromatophors und sogar überhaupt nicht im Chromatophor liegen müssen und daß sie keine Eigentümlichkeit der Algen sind, da sie auch bei Arten des Lebermooses *Anthoceros* vorkommen. Der Begriff ist im Laufe der Zeiten sehr weit geworden und es stellt sich nun das Bedürfnis nach Unterteilungen ein. Ohne solche kann man morphologisch und auch biologisch heterogene Gebilde nicht auseinanderhalten. Der Wert einer Systematik der Pyrenoide, zu der diese Schrift einen sehr bescheidenen Anfang darstellt, ist einerseits heuristischer Natur und liegt andererseits in der Darstellung der Formenmannigfaltigkeit, die noch wenig bekannt ist.

Einen kurzen historischen Überblick über die Ansichten über Pyrenoide findet man bei Scherrer (14). Es genügt hier hervorzuheben, daß die ursprüngliche Auffassung, es handele sich um kernartige, vorwiegend aus Nucleinen bestehende Gebilde verlassen

werden mußte [1]). Soviel man weiß, sind die Pyrenoide aus Proteinen aufgebaut. Sie geben alle oder einige der gebräuchlichen Eiweißreaktionen, allerdings manchmal nur sehr undeutlich. Verschiedener Meinung kann man darüber sein, ob es sich um kristalloide, tote, oder um lebende Gebilde handelt.

Viele schrecken wohl davor zurück, die Pyrenoide als Kristalle aufzufassen, weil sie dabei an Calciumoxalatkristalle oder ähnliches denken. Wenn man an flüssige Kristalle denkt, gewinnt man gleich ein ganz anderes Bild. Daß die Pyrenoide sich teilen, daß sie manchmal, aber nicht immer Kristallgestalten zeigen und daß sie mehr oder weniger zähflüssig sind, stimmt mit dieser Anschauung gut überein. Gleichzeitig wird die Frage, ob sie lebende oder tote Gebilde sind, gegenstandslos, bzw. wird zu einer Sache des Geschmacks. Daß die Pyrenoide sich vielfach in Gestalten zeigen, die man von flüssigen Kristallen nicht kennt, ist nicht erstaunlich, da sie sich ja in lebenden Zellen und nicht in Retorten befinden.

Nach wie vor bleibt die Erscheinung der Assimilatspeicherung in der Nähe der Pyrenoide ein unklares Problem. Die Physik wie die Physiologie des Vorganges sind unbekannt. Die Vorstellung, daß die Pyrenoide „Kondensationscentren“ darstellen, hat vielleicht einiges für sich.

Technik.

Neben der Lebenduntersuchung und bei Pyrenoiden mit Stärkehülle der Untersuchung in Jodlösungen (geeignet ist verdünntes Jodjodkalium), ist die Färbung fixierten Materials wichtig. Als Fixierungsmitteln sind nebst vielen anderen Sublimatalkohol nach Schaudinn und Flemming-Lösung gut brauchbar. Zur Färbung verwendet man, wenn es sich nur um das distinkte Hervortreten der Pyrenoide handelt, Heidenhain's Eisenalaunhämatoxylin. Zum Studium des Baues zusammengesetzter Pyrenoide ist Hämatoxylin wegen seiner dichten, undurchsichtigen Färbung nicht brauchbar [2]). Die klarsten Bilder erhält man mit Altmann's Säurefuchsin-Methode

---

[1]) In neuerer Zeit hat Mereschkowsky diese Idee von einem neuen Gesichtspunkt aus betrachtet. Er vertritt die Anschauung, daß die Chromatophoren ursprünglich freilebende, nunmehr intracellulär-symbiontische Organismen wären. Vgl. hierüber (11).

[2]) Seine Verwendung ist wohl der Grund, weshalb der Bau der Pyrenoide oft nicht erkannt wurde.

(vgl. 16). Zum Sichtbarmachen der übrigen Zellbestandteile ist Gegenfärbung mit Lichtgrün anzuempfehlen.

Morphologie.

Allgemeines [1]).

Der auffallendste Unterschied im Aussehen der lebenden Pyrenoide ist durch das Vorhandensein oder Fehlen einer Hülle bedingt. Als solche tritt Stärke auf. Sie ist stark lichtbrechend und verleiht dem Pyrenoid einen deutlichen, scharfen Kontur. In Kanadabalsampräparaten erscheint die Stärkehülle als weißer Hof. Nackte Pyrenoide sind dagegen im Leben weit weniger deutlich und oft nur mit starken Vergrößerungen erkennbar. Sie wurden und werden daher häufig übersehen.

Ob ein umhülltes oder ein nacktes Pyrenoid vorliegt, hängt ganz von dem Assimilatstoffwechsel der betreffenden Pflanze ab. Werden die Assimilationsprodukte im Chromatophor abgelagert, wie dies bei der Stärke der Fall ist, so bildet sich um das Pyrenoid eine Hülle aus [2]). Werden die Assimilationsprodukte aber außerhalb des Chromatophors gestappelt (Florideenstärke, Paramylum, Öl), so ist diese Möglichkeit nicht vorhanden und das Pyrenoid bleibt nackt.

Dabei ist vorausgesetzt, daß die Pyrenoide im Chromatophor eingeschlossen sind, was der Normalfall ist. Es gibt aber auch Pyrenoide, die außerhalb des Chromatophors liegen. Dies ist bei allen Cryptomonaden realisiert. Die Pyrenoide liegen bei ihnen in der Ein- oder Mehrzahl dem mantelförmigen Chromatophor auf seiner Innenseite an und sind von einer Stärkehülle umgeben. Bei den Cryptomonaden, die Florideenstärke (oder doch eine ihr nahestehende Verbindung) bilden und sie wie die Florideen und Bangiaceen außerhalb des Chromatophors ablagern, gibt es dennoch umhüllte Pyrenoide, weil letztere aus dem Chromatophor ausgewandert sind. Daß es sich wirklich um Pyrenoide handelt, ist nach ihrer Morphologie, ihrem Verhalten bei der Teilung und den

---

[1]) Vgl. auch SCHMITZ (15).

[2]) Ausnahmsweise können solche Pyrenoide infolge des Stärkeabbaues und pathologischer Veränderungen keine Stärkehülle besitzen. Man kann dann, um sie von nackten Pyrenoiden zu unterscheiden, von entblößten Pyrenoiden sprechen.

mikrochemischen Reaktionen nicht zu bezweifeln. — Mit sehr großer Wahrscheinlichkeit läßt sich annehmen, daß auch die Pyrenoide der Peridineen umhüllt und außerhalb des Chromatophors gelagert sind (7).

Fraglich erscheint es mir, ob es nackte Pyrenoide außerhalb des Chromatophors gibt. In der Literatur findet sich eine unsichere Angabe für *Geosiphon* (17)[1]).

Es kommt nun aber noch eine weitere Komplikation hinzu. Man unterscheidet mit Recht bei Formen mit umhüllten, im Chromatophor liegenden Pyrenoiden die Stärke, welche die Hülle zusammensetzt, von der Stärke, die ohne Beziehung zum Pyrenoid im Chromatophor verteilt ist. Erstere nennt man Pyrenoidstärke, letztere Stromastärke. Diese Unterscheidung ist nicht nur morphologisch, sondern auch physiologisch begründet: die Pyrenoidstärke verhält sich beim Abbau viel resistenter als die Stromastärke[2]) und zeigt überhaupt ein stabileres Verhalten. Die Pyrenoide stellen für die Stärke offenbar Attraktionscentren dar. Interessanterweise macht sich diese Attraktion auch bei Formen geltend, deren Pyrenoide im Chromatophor liegen, während die Assimilationsprodukte außerhalb derselben gebildet werden. Man kann dann beobachten, daß die Floridieenstärke oder Paramylumkörnchen[3]) sich mit Vorliebe an der Stelle des Chromatophors ansammeln, wo das Pyrenoid liegt. Ist der Chromatophor um das Pyrenoid herum sehr dünn, so scheint die Stärke dem Pyrenoid direkt anzuliegen. Es wird dann ein umhülltes Pyrenoid vorgetäuscht. Solche Fälle sind bei Bangiaceen und Nemalieen nicht selten (vgl. 15 und 4), werden aber bei Eugleninen oft noch auffallender[4]).

Es ist praktisch, auch bei diesen Formen die Begriffe Pyrenoid- und Stromastärke (bzw. -paramylum) zu verwenden. Doch sollte man die Worte nur unter „ “ gebrauchen, da sie sich ja morphologisch und biologisch nicht genau mit den ursprünglichen Begriffen decken. — Die Cryptomonaden (und wahrscheinlich die Peridineen) besitzen (infolge der außerhalb der Chromatophoren liegenden Pyrenoide) Pyrenoidstärke, aber nur „Stromastärke“.

---

[1]) Mereschkowsky erwähnt freie Pyrenoide bei Diatomeen. Es liegt hier eine Verwechslung mit Öltropfen vor.

[2]) Deshalb findet man auch so selten entblößte Pyrenoide.

[3]) Bei Formen mit Ölassimilation wurde noch nie eine Beziehung zwischen Assimilaten und Pyrenoid beobachtet.

[4]) Hier sind es besonders die bekannten „zweischaligen“ Pyrenoide vieler *Euglena*- und *Trachelomonas*-Arten, die zu Täuschungen Anlaß geben.

Nackte Pyrenoide.

Die Morphologie der nackten Pyrenoide erscheint verhältnismäßig einfach; vielleicht aber nur deshalb, weil sie noch wenig untersucht sind. Es handelt sich fast immer um annähernd kugelige oder ellipsoidische, manchmal abgeflachte Gebilde. Kristalloide Gestalten sind selten. Am deutlichsten zeigt solche das Pyrenoid von *Porphyridium cruentum* und *Porphyridium aerugineum*. Alle bisher untersuchten nackten Pyrenoide sind strukturlos. Sowohl im Leben wie bei Färbung nach guter Fixierung erscheinen sie homogen und einheitlich, nie aus mehreren Teilen zusammengesetzt [1]). Als dem wiedersprechend könnte man zur Not *Striatella unipunctata* (15) auffassen. Es handelt sich hier aber um eine Häufung mehrerer einheitlicher Pyrenoide, die bei dichter Lagerung ein einziges, zusammengesetztes Pyrenoid vortäuschen. Auch SCHMITZ faßt die Sachlage so auf. Allerdings kannte er überhaupt keine zusammengesetzten Pyrenoide in dem im folgenden erläuterten Sinn. Was er „zusammengesetzte Pyrenoide" nannte, sind durchwegs eng nebeneinander liegende, einheitliche Pyrenoide.

Gelegentlich kann man in den Pyrenoiden Vakuolisation und emulsionsartige Erscheinungen beobachten. Ich glaube mit SCHMITZ, daß alle derartigen Strukturen pathologisch, bzw. Kunstprodukte sind. Es scheint sich um rein physikalische Veränderungen zu handeln. Sicher aber haben diese Bildungen gar nichts mit den ihrer Organisation nach zusammengesetzten, umhüllten Pyrenoiden, die im nächsten Abschnitt behandelt werden, zu tun.

Im Vorkommen sind die nackten Pyrenoide ihrer Definition nach auf Formen mit Ablagerung der Assimilate außerhalb des Chromatophors beschränkt. Unter diesen sind sie weit verbreitet. Sie fehlen keiner Reihe, treten bei den Heterokonten aber nur bei *Botrydium granulatum* auf. Bei den Phaeophyceen sind sie zumindest selten [2]), vielleicht handelt es sich aber überhaupt um irrtümliche Angaben (vgl. 12, S. 32). Häufig sind sie bei Eugleninen, Bangiaceen, Rhodophyceen und Diatomeen. Bei den pennaten Süßwasserformen (*Cocconeis, Diatoma hiemale* und vielen anderen) wurden sie allerdings oft übersehen. Unter den Chrysophyceen besitzen

---

[1]) Bei Eugleninen ist es nicht unwahrscheinlich, daß sich mehrteilige Pyrenoide finden ließen. Hier sind weitere Untersuchungen abzuwarten.

[2]) Dies dürfte mit dem hochentwickelten Chromatophorentypus zusammenhängen. Pyrenoide in kleinen, scheibchenförmigen Chromatophoren sind immer selten.

Pyrenoide *Gloeochrysis* (13) und *Hydrurus*. Da die Existenz eines Pyrenoids bei letzterem angezweifelt wurde, gebe ich eine Abbildung (Fig. 1). Das Pyrenoid ist mit stärkeren Vergrößerungen im Leben gut zu erkennen, wird bei Färbung aber noch deutlicher.

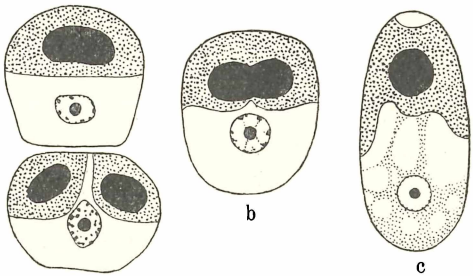

Fig. 1. *Hydrurus foetidus.*
a) Terminale und subterminale Zelle eines Zweiges, in der ersteren Chromatophor und Pyrenoid vor, in der letzteren nach der Teilung; b) Chromatophor und Pyrenoid während der Teilung; c) ruhende Zelle aus einem älteren Thallusabschnitt. Sublimatalkohol, Eisenalaun-Hämatoxylin.

Umhüllte Pyrenoide.

Ihr allgemeines Charakteristikum ist der Besitz einer Stärkehülle [1]). Im einzelnen herrscht entsprechend einer Reihe verschiedener Typen große Mannigfaltigkeit.

Zusammengesetzte, umhüllte Pyrenoide.

1. Zweiteilige Pyrenoide von *Tetraspora* u. a

Das Pyrenoid besteht aus zwei dicht aufeinander gepreßten Scheiben und ist von zwei mehr oder weniger gekrümmten Stärkeschalen, die parallel zu den Pyrenoidscheiben liegen, eingehüllt. Fig. 2 d zeigt ein solches Pyrenoid von der Schmalseite; die Stärkeschalen sind der Deutlichkeit halber etwas weiter auseinander gezeichnet, als sie in Wirklichkeit liegen. Zwischen den grau gezeichneten Stärkescheiben sieht man als feine Linie die Berührungsfläche der Pyrenoidscheiben [2]). In fixierten und gefärbten Präparaten rücken die Pyrenoidscheiben oft

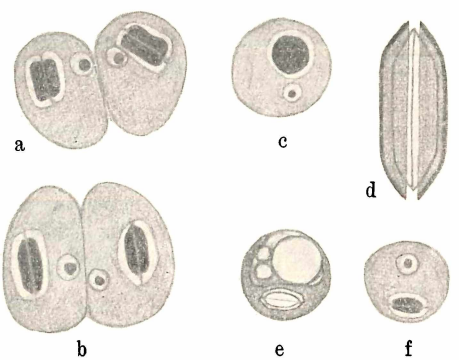

Fig. 2. a—d) *Tetraspora lubrica.*
a—c) ganze Zellen, d) einzelnes Pyrenoid, stark vergrößert; e—f) *Dictyosphaerium pulchellum.* d, e) nach dem Leben, die übrigen fixiert und gefärbt (Sublimatalkohol, Eisenalaun-Hämatoxylin).

[1]) Bei Cryptomonaden handelt es sich wahrscheinlich um eine der Florideenstärke nahestehende Stärkeart.

[2]) Bei richtiger Zeichnung würde diese Linie mit der durch die Berührung der Stärkeschalen gebildeten zusammenfallen.

etwas auseinander und sind dann deutlicher zu erkennen (Fig. 2 a, b). Selbstverständlich ist diese Zusammensetzung des Pyrenoids nur in ganz bestimmten Lagen zu sehen, nämlich dann, wenn man genau auf die Schmalseite aufblickt. Um 90° herumgedreht, also von der Breitseite gesehen, erscheint das Bild der Fig. 2 c: die kreisrunden Scheiben liegen hier übereinander und parallel zur Bildebene. — Die geringen Modifikationen in der Form sind durch die Fig. 2 a u. b unmittelbar anschaulich gemacht.

Gleichgebaute Pyrenoide sind nur bekannt bei *Dictyosphaerium pulchellum* (Fig. 2 e, f), *Enteromorpha compressa* (Fig. 3) und *Stylosphaeridium stipitatum* (vgl. 5). Im Prinzip gleich, aber von mehr kugeliger Gestalt sind die Pyrenoide von *Ulothrix*- und *Cladophora*-Arten. Wahrscheinlich ist dieser Typus weiter verbreitet. Die Beispiele zeigen jedenfalls, daß er bei systematisch ganz verschiedenen Gruppen auftritt [1]).

An *Enteromorpha* kann man beobachten, daß gewisse Schwankungen in der Ausbildung auftreten können. Fig. 3 a zeigt den Normal-

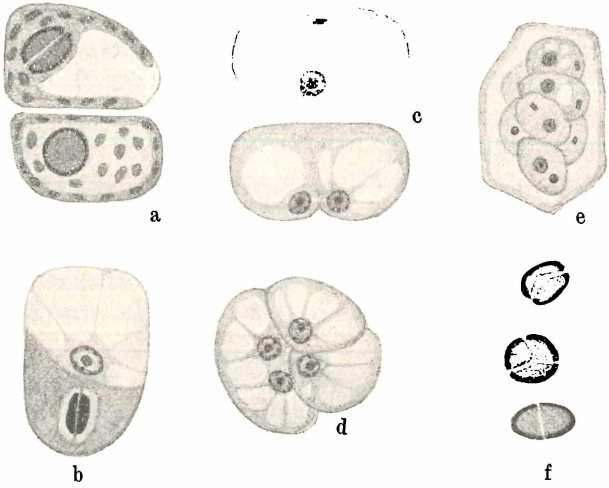

Fig. 3. *Enteromorpha compressa.* a) Zwei ruhende Zellen; Chromatophor mit Pyrenoid und Stromastärke in zwei verschiedenen Ansichten; b—d) Gameten bildung; f) einzelne Pyrenoide mit Stärkehülle. a, f mit Jodjodkalium behandelt, c—d) Sublimatalkohol, Eisenalaun-Hämatoxylin.

typus; in der oberen Zelle ist das Pyrenoid von der Schmalseite, in der unteren Zelle von der Breitseite zu sehen. In Fig. 3 f sind

[1]) Bei Conjugaten glaube ich aber nach vielen eigenen und zahlreichen Literaturangaben das Vorkommen ausschließen zu können.

drei unregelmäßige gebaute Pyrenoide gezeichnet. Interessant ist das mittlere Pyrenoid, das mehr als zwei Teile besitzt. Ähnliches kommt auch bei *Ulothrix* vor.

Solche Unregelmäßigkeiten leiten zum nächsten Typus über. Vor dessen Betrachtung ist zu betonen, daß bei den zweiteiligen Pyrenoiden die Zahlenbeziehung zwischen den Pyrenoidteilen und den Teilen der Stärkeschale sehr deutlich ist: jeder Pyrenoidteil bildet für sich einen Stärkekörper.

2. Vielteilige Pyrenoide von *Pyramidomonas montana* u. a.

Das Pyrenoid besteht aus einer großen Zahl von Teilen (8—20), die man mit Scherrer (14) Pyrenoidkörner nennen kann. Jedes Pyrenoidkorn besitzt mehr oder weniger kegelförmige Gestalt; die meist abgerundeten Spitzen der Kegel sehen nach innen, die Kegel stehen radial und sind zu einer Kugel oder einem ähnlichen, deutlich dreidimensionalen Körper vereinigt. Auf der freien Außenseite des Gebildes wird Stärke gebildet und zwar von jedem Kegel ein Stärkekorn. Die Zahl der Stärkekörner stimmt somit mit der Zahl der Pyrenoidkörner überein [1]).

Fig. 4e zeigt ein solches Pyrenoid ohne eingezeichnete Stärkehülle; Fig. 4f mit Stärkehülle im optischen Durchschnitt (im Innern eine dreieckige Vakuole), Fig. 4g ein gefärbtes Pyrenoid, Fig. 4h die Stärkehülle und Fig. 4i die Pyrenoidkörner mit den dazugehörigen Stärkeschalen. Fig. 4h u. 4i sind nach Druckpräparaten gezeichnet. Die Fig. 4a—d stellen ganze Zellen dar; in Fig. 4a liegen die Pyrenoidkörner sehr dicht, in Fig. 4b—d sieht man sie infolge ungünstiger Kulturbedingungen voneinander entfernt. Gerade diese pathologischen Stadien sind von Interesse, da der Bau des Pyrenoids infolge des Zerfalls in seine einzelnen Teile besonders deutlich wird; die hier wiedergegebenen Figuren stellen jedoch nur die Anfangsstadien dar [2]).

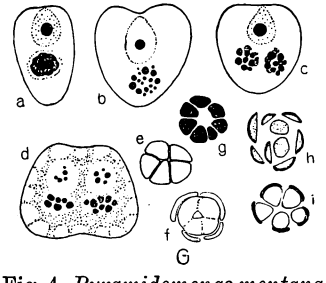

Fig. 4. *Pyramidomonas montana.* a—d) ganze Individuen (d in Teilung), e—i) Details der Pyrenoide. (Nach Geitler.)

Ganz ähnlich gebaute Pyrenoide besitzt die in Fig. 5e—g dargestellte *Chlamydomonas.* Das Pyrenoid von *Chlorogonium elongatum*

[1]) Bei größeren Zahlen handelt es sich allerdings nur um Schätzungen.

[2]) Ausführlich sind diese Vorgänge in 6 geschildert.

verrät seine Zusammensetzung bei der Zellteilung (8). Ein vielteiliges Pyrenoid besitzen ferner die Lebermoose *Anthoceros Husnoti* und *A. punctatus*, die von SCHERRER (14) beschrieben und von mir nachuntersucht wurden. Manche Chlorophyceen (z. B. *Stigeoclonium*) zeigen ähnliche Verhältnisse. Sehr wahrscheinlich ist es, daß alle Conjugatenpyrenoide diesem Typus angehören.

Erschwerend für die Erkennung der vielteiligen Pyrenoide ist das Fehlen eines wirklich zuverlässigen Kriteriums. Häufig sind die Pyrenoidkörner nicht sichtbar. So sieht z. B. das Pyrenoid von

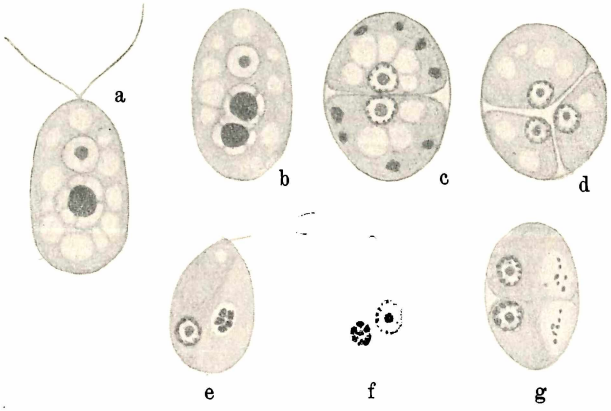

Fig. 5. a—d) *Chlamydomonas* sp. I, Teilung; in b Zweiteilung des Pyrenoids, in c Zerfall, in d vollkommene Auflösung der Pyrenoide; e—g) *Chlamydomonas* sp. II mit deutlich vielteiligem Pyrenoid. Sublimatalkohol, Eisenalaun-Hämatoxylin.

Chlorogonium elongatum (8) in der ruhenden Zelle ganz einheitlich aus; bei der Zellteilung wird es aufgelöst, zerfällt aber vorher in einzelne Körner, wodurch seine Natur zutage tritt. Da die Stärkehülle aus Körnchen besteht, die in der Zahl mit den Pyrenoidkörnern übereinstimmen, kann man wohl nicht umhin anzunehmen, daß wirklich ein vielteiliges Pyrenoid vorliegt. Auch bei *Pyramidomonas montana* fand ich Exemplare, die ein scheinbar einheitliches Pyrenoid führten. Bei den Conjugaten sehen die Pyrenoide in der Regel einfach aus. Doch fehlt es nicht an Angaben in der Literatur (10), daß an gefärbten Präparaten Risse und Spalten, die das Pyrenoid in mehrere Teile zerlegten, sichtbar wurden. Da diese Pyrenoide immer viele Stärkekörner führen, kann man auch hier annehmen, daß die Zusammensetzung zeitweise nicht sichtbar ist. SCHERRER weist darauf hin, daß bei *Anthoceros punctatus* die Pyrenoidkörner bedeutend dichter als bei *Anthoceros Husnoti* liegen. Das zeigt, daß Übergänge möglich sind.

Es ist gut vorstellbar, daß die Pyrenoidkörner zusammenfließen und so ein einheitliches Pyrenoid vortäuschen können[1]). Als Kriterium bleibt dann die Zusammensetzung der Stärkehülle.

Einheitliche Pyrenoide.

Dies wären Pyrenoide, die nicht nur einheitlich aussehen, sondern auch nie in Teile zerfallen können und deren Stärkehülle einheitlich ist. Diesen Typus glaube ich bei Protococcaceen (*Pediastrum, Sorastrum, Ankistrodesmus* u. a.) gesehen zu haben. Die Stärkehülle macht bei diesen Formen einen einheitlichen Eindruck; ein Zerfall des Pyrenoids in Teile ist nie zu beobachten.

Vergleich der drei Typen umhüllter Pyrenoide.

Wie bereits angedeutet wurde, kommen vom Typus abweichende Pyrenoide vor, z. B. bei *Enteromorpha.* Dies zeigt, daß Übergänge existieren und die Typen nicht starr sind. Es handelt sich vielleicht um eine ganz kontinuierliche Reihe. Jedenfalls sind aber für bestimmte Arten bestimmte Punkte fixiert. So kann *Tetraspora* niemals vielteilige und niemals einheitliche Pyrenoide, *Anthoceros* nie zweiteilige bilden usw.

Die Verteilung der Typen verläuft ganz unabhängig von der Systematik.

Polare Pyrenoide.

Es wurde bei der Besprechung der drei Typen umhüllter Pyrenoide angenommen, daß sie keine Polarität erkennen lassen. Dies ist meistens, aber nicht immer der Fall. *Acanthosphaera Zachariasi* besitzt einen muldenförmigen Chromatophor, in dem ein — nach der Stärkehülle beurteilt — vielteiliges Pyrenoid liegt. Dieses bildet die Stärke nur an der nach außen gekehrten Seite. Gegen das Zellinnere zu wölbt das Pyrenoid den Chromatophor leicht vor, ist hier aber immer frei von Stärke (Abb. siehe bei 3).

Anhang.

Es sei hier eine Form erwähnt, deren Pyrenoid recht auffallend von den bisher besprochenen Typen abweicht, die ich jedoch nicht

---

[1]) Dies dürfte sogar der Normalfall sein. Das Sichtbarwerden der Körner scheint immer mit Auflösungen oder pathologischen Vorgängen einherzugehen. Nur bei *Anthoceros* erscheint das Pyrenoid nie einheitlich. Scherrer meint, daß es hier — als Übergang zu den typisch-pyrenoidlosen Cormophyten — auf dem Wege der phylogenetischen Auflösung begriffen ist. — Sicher nicht pathologisch sind die zweiteiligen Pyrenoide.

eingehend studieren konnte. Es handelt sich um eine *Chlamydomonas*, auf die mich Herr Doz. SCHUSSNIG in freundlichster Weise aufmerksam machte und von der mir seine Präparate vorlagen. Das Pyrenoid

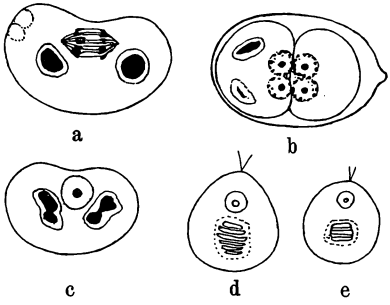

Fig. 6. a—c) *Carteria* sp.
a) Erste Teilung, b) vierkerniges Stadium, c) abnorme zweimalige Zweiteilung des Pyrenoids; d, e) *Chlamydomonas* sp. mit einem aus Scheiben zusammengesetzten Pyrenoid. a—c) Sublimatalkohol, Eisenalaun-Hämatoxylin, d, e) nach einem ungefärbten Glyceringelatine-Präparat.

ist aus mehreren (3—8) parallel liegenden Kreisscheiben zusammengesetzt. Fig. 6 d, e gibt hiervon den optischen Durchschnitt. Die Stärke dürfte in Form von Kreisringen entwickelt sein. Leider ließen die Präparate keine sichere Entscheidung zu.

Entwicklungsgeschichte.

Die Pyrenoide entstehen entweder durch Teilung oder durch Neubildung. Beide Entstehungsarten können (aber müssen nicht) bei derselben Art verwirklicht sein. Die Pyrenoide mancher Formen, z. B. von *Chlamydomonas* (1) sind teilungsfähig, werden aber bei der Fortpflanzung aufgelöst und in den Tochterzellen neugebildet. Dagegen dürften die Pyrenoide der Bangiaceen und Conjugaten ausschließlich durch Teilung entstehen. In den Zygoten der letzteren kommt es zwar zu einem Abbau der Pyrenoidsubstanz (9), ganz ähnlich, wie auch die Chromatophoren in diesem Stadium reduziert werden, es erfolgt aber keine vollständige Auflösung. Von Formen, die den ganzen Lebenszyklus leicht überblicken lassen, zeigt deutlich die Kontinuität der Pyrenoide *Chlorogonium euchlorum* (Fig. 7). Hier werden die Pyrenoide sowohl bei der agamen, wie auch bei der sexuellen Fortpflanzung übertragen, sie vermehren sich nur durch Teilung und Neubildung fehlt [1]).

Ob es Typen gibt, deren Pyrenoide ganz teilungsunfähig sind, also ausschließlich durch Neubildung entstehen, ist fraglich. Sicher

[1]) Das ganz nahe verwandte *Chlorogonium elongatum* besitzt diese Kontinuität nicht (8).

aber gibt es viele Arten, bei welchen im normalen Lebenszyklus keine Pyrenoidteilung erfolgt (*Pediastrum*, *Sorastrum*, *Scenedesmus* u. a.).

Verschieden von der Neubildung der Pyrenoide bei der Fortpflanzung ist die Neubildung, die sich in ruhenden Zellen abspielen kann. Ich folge hier SCHMITZ (15, S. 63), da mir eigene Erfahrungen fehlen. *Nemalion multifidum* und *Helminthocladia purpurea* besitzen in jeder Zelle einen sternförmigen Chromatophor, dessen Mittelstück dem einen Zellende nahe gerückt ist; nach dem anderen Ende strahlen lange Bänder aus. Anfangs besitzt der Chromatophor nur ein einziges Pyrenoid, welches im Mittelstück gelagert ist. Später können in den Bändern fern vom Pyrenoid des Mittelstücks kleine Pyrenoide auftreten, die allmählich heranwachsen.

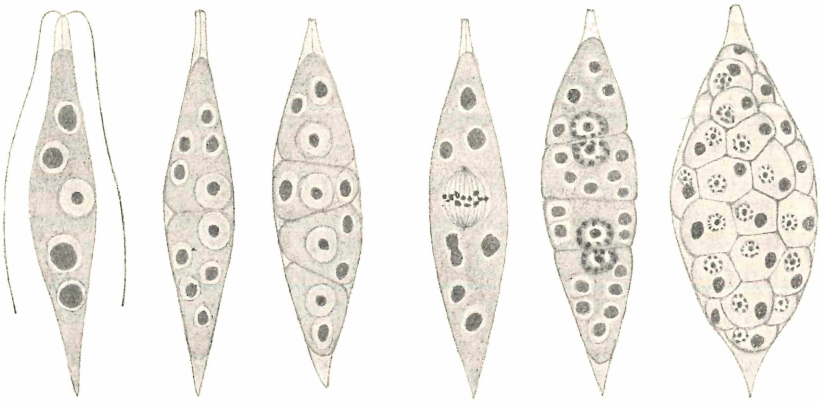

Fig. 7. *Chlorogonium euchlorum.* a—c) Agame Fortpflanzung, d—f) Gametenbildung. Sublimatalkohol, Eisenalaun-Hämatoxylin.

Der strenge Beweis, daß es sich in diesen Fällen um Neubildung handelt, ist naturgemäß sehr schwer zu führen. Es bleibt die Möglichkeit bestehen, daß es sich um Abspaltung kleiner Pyrenoidteile handelt, was sich an vielen Objekten auch wirklich beobachten läßt [1]). Da man die kleinen Pyrenoide aber nie auf der Wanderung gesehen hat, so ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß es sich um Neubildung handelt.

Teilung.

Das Pyrenoid streckt sich, schnürt sich dann ein und zerfällt schließlich in zwei Teile (Fig. 1). Besitzt es eine Stärkehülle, so

[1]) Für solche Beobachtungen sind Conjugaten und Protococcaceen günstig.

wird diese ebenfalls in zwei Hälften zerrissen. An der Berührungsstelle der jungen Tochterpyrenoide fehlt sie anfangs und wird erst beim späteren Auseinanderweichen und Wachstum wieder ergänzt (vgl. 15). Bei zweiteiligen Pyrenoiden erfolgt die Teilung quer zur Längsachse. so daß die Tochterpyrenoide von vornherein wieder zweiteilig sind.

Ist ein einziges Pyrenoid im Chromatophor vorhanden, so läuft seine Teilung in der Regel synchron mit der Chromatophorenteilung ab (Fig. 1). Besonders sinnfällig zeigen dieses Verhalten die Pyrenoide der scheibchenförmigen Chromatophoren von *Biddulphia*. Seltener eilt das Pyrenoid etwas voraus. In den Fällen, wo sich das Pyrenoid ganz unabhängig vom Chromatophor teilt, kommt dieser Teilung keine Bedeutung für die Übertragung der Pyrenoide auf die Tochterchromatophoren zu. So führen die *Chlamydomonas*-Arten in der Regel nur ein Pyrenoid. Manchmal (besonders in Kulturen bei üppiger Ernährung) teilt sich das Pyrenoid, so daß im Chromatophor zwei Pyrenoide nebeneinander liegen. Bei der Tochterzellbildung werden aber beide Pyrenoide (wie im Normalfall das einzige) aufgelöst; in jeder Tochterzelle wird ein neues Pyrenoid gebildet (vgl. Fig. 5a—d). Ähnliche Fälle gibt es viele (*Pediastrum* u. a.).

Verschieden hiervon sind die Fälle, wo im Chromatophor mehrere Pyrenoide liegen. Hier teilen sie sich selbständig in den Interphasen der Chromatophorenteilungen. Es handelt sich dabei um eine wirkliche Übertragung auf die Tochterchromatophoren. So verhalten sich *Haematococcus*, *Spirogyra*, *Mougeotia*, *Eremosphaera*, *Ulothrix*, *Oedogonium*, *Rhodochorton*, *Diatomeen* und viele andere.

Von den eigentlichen Teilungen kann man den Zerfall in zwei ungleiche Teile oder in mehrere Stücke unterscheiden [1]). Fast immer zeigen sich dabei unregelmäßige, oft bizarre Gestalten. Bei umhüllten Pyrenoiden kann man manchmal ein Verhalten beobachten. das rein äußerlich betrachtet an Sprossung erinnert: das Pyrenoid streckt an einer Seite einen Zipfel durch die Stärkehülle hindurch, der heranwächst und sich schließlich als entblößtes Pyrenoid abgliedert. Alle diese Vorgänge scheinen bei Stoffwechselstörungen der Zelle aufzutreten und machen einen pathologischen Eindruck.

Auflösung und Neubildung bei der Fortpflanzung.

Daß bei der Fortpflanzung Auflösung und Neubildung der Pyrenoide vorkommt, ist durch zahlreiche Beobachtungen [2]) sicher-

[1]) Die Erscheinung ist oft bei langgestreckten Desmidiaceen mit normalerweise einem einzigen Pyrenoid im Chromatophor auffallend (*Netrium*, *Penium*).

[2]) Vgl. die Angaben bei OLTMANNS (12), p. 28f. und 2, 3, 5.

gestellt, wird aber noch immer vielfach bezweifelt. Die Entscheidung der Frage ist begreiflicherweise von Wichtigkeit, da die Existenz einer Auflösung und Neubildung der Ansicht von der Lebendigkeit der Pyrenoide widerspricht. SCHMITZ hat in diesem Sinne die Frage verneint. In neuerer Zeit trifft man die Annahme, daß die Pyrenoide bei Lebendbeobachtung schwer sichtbar werden und bei Tinktion bloß schwerer färbbar sind, daß sie aber in Wirklichkeit doch nicht aufgelöst werden.

Daß diese Annahme nicht richtig ist, zeigt z. B. *Enteromorpha* (Fig. 3). Sowohl im Leben wie bei Färbung sieht man die Pyrenoide deutlich kleiner werden. Dabei wird die Zweiteiligkeit gut sichtbar. Gleichzeitig nimmt die Färbbarkeit ab. Schließlich ist vom Pyrenoid überhaupt kein Rest mehr vorhanden. In den Gameten spielt sich der Vorgang in umgekehrter Reihenfolge ab. — Ähnlich verhalten sich *Chlamydomonas*-Arten (Fig. 5). Besonders bei *Chl.* II, die ein deutlich vielteiliges Pyrenoid besitzt, ist die Auflösung durch das Kleinerwerden der auseinanderweichenden Pyrenoidkörner deutlich. — Nach dem gleichen Schema gehen viele [1]) Protococcaceen (2).

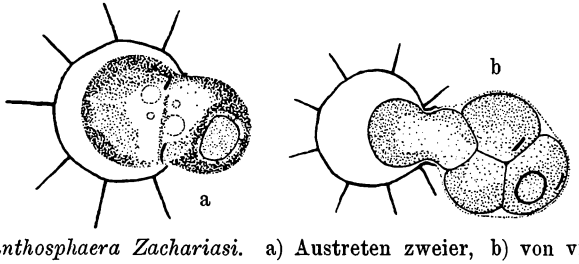

Fig. 8. *Acanthosphaera Zachariasi.* a) Austreten zweier, b) von vier Zoosporen aus der Mutterzelle. Das Pyrenoid ist in eine Tochterzelle eingegangen und wird später aufgelöst. Nach dem Leben. b) halbschematisch (nach GEITLER).

Unklarheiten treten häufig durch vorauslaufende Pyrenoidteilungen, die mit einer Übertragung nichts zu tun haben, auf. Dies wurde bereits weiter oben für *Chlamydomonas* angedeutet. Einen instruktiven Fall stellt die in Fig. 6 abgebildete *Carteria* dar. Bei ihr kommt es häufig vor, daß bei der Bildung der vier Tochterzellen sich das Pyrenoid zweimal nacheinander teilt, wodurch jede junge Tochterzelle ein Pyrenoid mitbekommt. Diese Pyrenoide werden aber aufgelöst, bevor die Tochterzellen frei werden. Manchmal erfolgt auch nur eine Teilung (Fig. 6 b) [2]).

[1]) Aber nicht alle! Bei *Chlorella*, *Eremosphaera* u. a. besteht Kontinuität der Pyrenoide.

[2]) Bei *Sorastrum spinulosum* tritt in der Regel eine frühzeitige Auflösung des Pyrenoids ein. Bei Kultur auf Agar kann man aber ausgiebige Teilung des

In den Fällen, wo eine Teilung des Pyrenoids unterbleibt, zeigt sich ein verschiedenes Verhalten insofern, als der Zeitpunkt der Auflösung wechselt. Manchmal verschwindet es gleich zu Beginn der Schwärmerbildung, manchmal wird es durch alle Teilungen mitgeschleppt, z. B. konstant bei *Acanthosphaera* (Fig. 8).

Die Stärkehülle zersplittert bei der Auflösung der Pyrenoide. Ihre einzelnen Körnchen oder Platten sieht man kreuz und quer in der Nähe des Pyrenoids, selten weiter von ihm entfernt, liegen. Sie sind an ihren Krümmungen, häufig auch an ihrer bedeutenden Größe noch längere Zeit als Pyrenoidstöcke zu erkennen. Später verlieren sie sich in der allgemeinen Bewegung, die das Plasma bei den Fortpflanzungsvorgängen ergreift.

Zusammenfassung.

Das wesentliche Ergebnis der bisherigen Betrachtungen ist die Feststellung einer großen Mannigfaltigkeit von Pyrenoidtypen. Es ist deutlich, daß sie in ihrem Auftreten keine Abhängigkeit von bestimmten systematischen Gruppen zeigen, sondern daß die gleichen Typen bei verschiedenen Gruppen vorkommen und umgekehrt. Nur die Gesamtheit der nackten Pyrenoide einerseits und der umhüllten andererseits ist ihrer Begriffsbestimmung zufolge auf bestimmte Gruppen verteilt.

Das gleiche chaotische Durcheinander zeigt sich im Verhalten bei der Fortpflanzung. Nahe verwandte Arten (*Chlorogonium euchlorum* und *Chl. elongatum*) können ein gerade entgegengesetztes Verhalten zeigen. Vielleicht kommen sogar Schwankungen innerhalb einer Art vor.

Es ist kaum mehr möglich, die Pyrenoide als lebende Gebilde zu betrachten. Daß es sich aber um einfaches Reserveeiweiß handelt, wie man angenommen hat, ist nicht gut einzusehen. Die Auflösung der Pyrenoide bei der Bildung von Fortpflanzungszellen scheint zwar dafür zu sprechen. Wenn man aber bedenkt, daß z. B. bei *Acanthosphaera* das Pyrenoid unangetastet in eine Tochterzelle eingeht, um dann in ihr aufgelöst zu werden, so verliert die Annahme sehr an Wahrscheinlichkeit. Sehr dagegen spricht auch die Reduktion der Pyrenoide in Dauerzellen und Zygoten mit Dauerfunktion, wo man gerade eine Speicherung von Reservestoffen erwarten muß. Ferner kann man gerade dann eine Vermehrung der Pyrenoide be-

Pyrenoids beobachten; sie kann so weit gehen, daß jede junge Tochterzelle ein Pyrenoid führt. Ich habe früher angenommen (2), daß diese Pyrenoide erhalten bleiben. Jetzt erscheint es mir wahrscheinlicher, daß eine späte Auflösung erfolgt.

obachten, wenn die Zellen ihre Reservestoffe abbauen und hohe Teilungsfrequenz besitzen.

Eine befriedigende Erklärung der Pyrenoide fehlt. Was ihre Morphologie anlangt, so sind die derzeitigen Kenntnisse wahrscheinlich unvollkommen und provisorisch. In diesem Sinn ist auch die folgende Übersicht zu betrachten.

Nackte Pyrenoide. *Chrysophyceen, Botrydium, Eugleninen, (Dicranochaete?), Diatomeen, Bangiaceen, Florideen, (Phaeophyceen?).*

I. Im Chromatophor gelagert.

II. Außerhalb des Chromatophors gelagert (*Geosiphon?*).

Umhüllte Pyrenoide. *Volvocalen, Chlorophyceen, Cryptomonaden, (Peridineen?), Conjugaten, Anthoceros*-Arten.

I. Im Chromatophor gelagert.

1. Einheitliche.
2. Zusammengesetzte.
   a) zweiteilige,
   b) vielteilige,
      α) polare,
      β) nicht polare.

II. Außerhalb des Chromatophors gelagert (*Cryptomonaden* und wahrscheinlich *Peridineen*).

Literaturverzeichnis [1]).

1) Dill, E. O.: Die Gattung Chlamydomonas. Pringsheim's Jahrb. 1895.
2) Geitler, L.: Die Entwicklungsgeschichte von Sorastrum spinulosum und die Phylogenie der Protococcales. Arch. f. Protistenk. 1924.
3) —: Über Acanthosphaera Zachariasi usw. Österr. Bot. Zeitschr. 1924.
4) —: Über einige wenig bekannte Süßwasserorganismen usw. Revue algolog. 1924.
5) —: Beiträge zur Kenntnis der Flora ostholsteinischer Seen. Arch. f. Protistenk. 1925.
6) —: Zur Kenntnis der Gattung Pyramidomonas. Ibid. 1925.
7) —: Über Chromatophoren und Pyrenoide bei Peridineen. Ibid. 1926.
8) Hartmann, M.: Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels (Entwicklung, Fortpflanzung, Befruchtung und Vererbung der Phytomonadinen. I. Ibid. 1918.
9) Kauffmann, H.: Über den Entwicklungsgang bei Cylindrocystis. Zeitschr. f. Bot. 1914.
10) Lutman, B. F.: Cell structure in Closterium. Bot. Gaz. 1910.

[1]) Hier sind nur die im Text erwähnten Arbeiten berücksichtigt.

11) Mereschkowsky, C.: Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. Biol. Zentralbl. 1905.
12) Oltmanns, F.: Morphologie und Biologie der Algen. Bd. 3, II. Aufl. Jena 1923. Daselbst weitere Literaturangaben.
13) Pascher, A.: Die braune Algenreihe der Chrysophyceen. Arch. f. Protistenk. 1925.
14) Scherrer, A.: Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren usw. Flora 1915.
15) Schmitz, F.: Die Chromatophoren der Algen. Bonn 1882.
16) Schneider-Zimmermann: Botanische Mikrotechnik. Jena 1922.
17) Wettstein, F.: Geosiphon Fr. Wettst., eine neue interessante Siphonee. Österr. Bot. Zeitschr. 1915.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1926

Band/Volume: 56_1926

Autor(en)/Author(s): Geitler Lothar G.

Artikel/Article: Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Pyrenoide. 128-144