Nachdruck verboten. Übersetzungsrecht vorbehalten.

Seite

Der Formwechsel der pennaten Diatomeen (Kieselalgen).

Von

Lothar Geitler (Wien).

(Hierzu 125 Textfiguren und 17 Kurven.)

Inhaltsübersicht.

Vo	prwort	8
Α.	Einleitung	5
	a) Morphologie und Kernphasenwechsel der Diatomeen.	5
	b) Technik	14
B.	Experimenteller Teil	15
	a) Navicula seminulum	15
	1. Kulturversuche	15
	Allgemeines	15
	Verlauf der Kulturversuche	19
	2) Morphologie	33
	Vegetative Zellen	33
	Sexuelle Fortpflanzung und Auxosporenbildung .	38
	b) Gomphonema parvulum var. micropus aus Lunz.	41
	1. Kulturversuche	41
	Allgemeines	41
	Verlauf der Kulturversuche	42
	2. Morphologie	47
	Vegetative Zellen	47
	Sexuelle Fortpflanzung und Auxosporenbildung	54
	Deutung des Verhaltens der Gameten bei der Copulation	63
	c) Gomphonema parvulum var. micropus aus dem Grunewaldsee (Berlin).	66
	d) Eurotia formica	67
	1. Kulturversuche	67
	Allgemeines	67
	Verlauf der Kulturversuche	71
	2. Morphologie	74
	Archiv für Protistenkunde. Bd. LXXVIII.	

		Seite
	e) Eunotia pectinalis var. minor	86
	1. Kulturversuche	86
	2. Morphologie	86
	3. Anhang	91
С	Freilandheohachtungen	92
0.	a) Vorhemerkung	92
	b) Meridian circulare	93
	c) Openhora Martui	97
	d) Achmanthes lanceolata	
	Append	105
	Admang	105
	c) Achmantheo inflata joyonische Form	107
	a) Coccouncie placentula	100
	g) Cocconers pracentina	109
	1. Aligemeines	. 109
	2. Var. pseudoimeata	111
	3. Var. klinoraphis.	110
	4. Var. lineata	121
	5. Var. tenuistriata nov. var	126
	6. Var. I	127
	7. Var. euglypta	129
	8. Var. II	130
	9. Zusammenfassung über Cocconeis placentula	131
	h) Pinnularia gibba	133
	i) Pinnularia viridis	134
	j) Cymbella lanceolata	135
	k) Cymbella sumatrensis	. 138
	l) Cymbella ventricosa, zwei Varietäten	. 145
	m) Gomphonema olivaceum aus dem Traunsee	148
	n) Gomphonema olivaceum aus Bächen der Umgebung Wiens	153
	o) Amphora ovalis var. pediculus .	. 154
	p) Epithemia zebra var. saxonica	. 158
	g) Denticula Van-Heurckii.	165
	r) Nitzschia fonticola	. 168
	Anhang.	. 172
	s) Melosira nummuloides	173
D	Allgemeiner Teil	174
2.	a) Der Formwechsel im allgemeinen	174
	h) Die Gestalteveränderungen	175
	1 Der normala Entwicklungen	175
	2 Des Verhalten unternormalgraßer" Zellen, Ausnahmafälle: Plastigit	8+
	den Organization	181
	2 Die Verönderung des Velumene. Kritik der Verietöten" Proump?	. 183
	4 Die son Diemerkien under Kollen Inverseholen"	5. 100 194
	4. Die sog. "riasmoulen; panzeriose Zeiten; "innenschalen"	. 104
	o. Gestalisveralderungen und systematische Fraxis	. 100 107
	c) Die Deueutung der Zeilgroße	. 10/
	1. Die Bezienungen zwischen Zeilgroße und Urganisation	. 187
	2. Der Großenfaktor und die Auslösung der sexuellen Fortpflanzung un	na 101
	Auxosporenbildung	. 191

	Seite
d) Sexuelle Fortpflanzung und Auxosporenbildung	196
1. Allgemeines	196
2. Automixis, Apomixis, vegetative Auxosporenbildung	198
3. Das Verhalten der Gameten; die Geschlechtsdifferenzierung und Ge-	
schlechtsbestimmung	201
4. Morphologie der Zygoten und Auxosporen; Typen der Gallertbildung	209
5. Übersicht über die Typen der Auxosporenbildung	212
e) Übersicht über die bisher beschriebenen Fälle von Auxosporenbildung .	214
f) Zusammenfassung einiger spezieller, im allgemeinen Teil nicht ver-	
arbeiteter Ergebnisse	214

Vorwort.

Im Jahre 1869 begründeten unabhängig voneinander PEITZER und MAC DONALD unsere Kenntnisse vom Formwechsel der Diatomeen durch die Feststellung, daß die Zellen infolge eines eigentümlichen Teilungsmechanismus und infolge des Besitzes verkieselter, nicht wachstumsfähiger Membranen im Lauf der Teilungen an Größe abnehmen und daß diese Verkleinerung durch einen Regulationsvorgang, der in der Bildung besonderer wachstumsfähiger Zellen, der sog. Auxosporen besteht, ausgeglichen wird. Diese Erkenntnis ist seither zum Allgemeingut geworden und erscheint fast selbstverständlich. Auf welchen Umwegen und nach wie vielen mühseligen Irrgängen sie tatsächlich gewonnen wurde, zeigt die sehr lesenswerte historische Darstellung PEITZER'S (1871).

Wenn PEITZER schreibt: "Es ist bekannt, daß das Sammeln und Unterscheiden der Gehäuse von Muscheln und Schnecken schon auf eine hohe Stufe der Ausbildung gelangt war, ehe man daran ging, auch das in der Schale steckende Tier einer genaueren Betrachtung zu unterziehen", so gilt dies in gleicher Weise für die meisten Diatomeen-Untersuchungen, die vor PEITZER und MACDONALD angestellt wurden. Die Entwicklung der Folgezeit zeigt der Hauptsache nach eine Trennung in zwei Arbeitsrichtungen: in eine floristisch-systematische, die nur die "Schalen" berücksichtigt — ein Greuel allen Biologen —, und in die cytologische, für welche die Membran — trotz ihrer Wichtigkeit gerade bei den Diatomeen kein Untersuchungsobjekt ist. Die fast zur Mode gewordene Ablehnung der ersten Richtung von allen jenen, die nicht zur Gilde gehören, ist als Reaktion gegen Auswüchse wohl verständlich, jedoch an sich nicht berechtigt. Wenn auch die Schalen der Diatomeen verkieselt

1*

sind und sich daher ausglühen, präparieren und untersuchen lassen, ohne daß der Beobachter das lebende Objekt überhaupt zu Gesicht bekommt, so sind sie doch tatsächlich das Ergebnis der Lebenstätigkeit des Organismus, aus dem sich nicht wenig über die Lebensvorgänge ablesen läßt. Daß diese Art der Beschäftigung nicht nur praktisch-systematischen Nutzen haben, sondern auch theoretisch wertvolle Ergebnisse zeitigen kann, falls sie richtig vorgenommen wird, beweisen die morphologischen und systematischen Erkenntnisse, die auf Hustedt zurückgehen. Es ist dabei bezeichnend, daß die zwar nicht in allgemeiner Form ausgesprochenen, aber doch aus dem Vorgehen bei der Artenabgrenzung, bei der Einziehung verfehlter Varietäten und Formen u. a. m. deutlich erkennbaren Ansichten Hustedt's mit meinen, auf ganz andere Weise gewonnenen Untersuchungsergebnissen im wesentlichen übereinstimmen. Ich war bestrebt, das Formwechselproblem grundsätzlich von beiden Seiten her in Angriff zu nehmen. Im einzelnen ist es

Ich war bestrebt, das Formwechselproblem grundsätzlich von beiden Seiten her in Angriff zu nehmen. Im einzelnen ist es freilich kaum möglich, beiden Richtungen in gleicher Weise gerecht zu werden. Dies macht sich auch in den Untersuchungen MIQUEL's, des Vorläufers auf diesem Gebiet, bemerkbar. Die Notwendigkeit überhaupt einer neuerlichen Behandlung der Probleme, die PEITZER und MACDONALD vor rund 60 Jahren beschäftigten, wird durch die seither wesentlich veränderten allgemeinen biologischen Fragestellungen nahegelegt; es sei z. B. an die Einführungen der kausalen Betrachtungsweise von Fortpflanzungsvorgängen durch KLEBS hingewiesen, der übrigens an der Richtigkeit des PEITZER-MACDONALDschen Entwicklungsgesetzes der Diatomeen zweifelte.

Bei der Behandlung eines umfangreichen Themas wie das hier in Angriff genommene stellt sich von selbst die Notwendigkeit einer gewissen Beschränkung ein. So wurde die Untersuchung der Centrales überhaupt zurückgestellt; rein physiologische Probleme wurden von der Behandlung ausgeschlossen; experimentelle Beobachtungen konnten nur an einer geringen Zahl von Arten angestellt werden; im Interesse einer eingehenden Verfolgung bestimmter Fragenkomplexe konnten andere nur mehr oder weniger flüchtig gestreift werden. Es folgt daraus, daß manche Mitteilungen und Andeutungen von Zusammenhängen bloß programmatischen Wert besitzen.

Die Untersuchungen wurden teils im Botanischen Institut der Universität Wien, teils während eines Aufenthalts in Berlin-Dahlem vom 1. Februar bis 31. Oktober 1929 im Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Abt. HARTMANN, zum Teil während zahlreicher Besuche an der Biologischen Station in Lunz (Niederösterreich) durchgeführt¹). Mit Dankbarkeit gedenke ich meines verstorbenen Chefs, Herrn Prof. RICHARD VON WETTSTEIN'S, der meine Arbeit in mehr als einer Hinsicht unterstützte. Herr Prof. MAX HARTMANN förderte mich durch Rat und tatkräftige Hilfe; ich verdanke ihm die Arbeitsmöglichkeit an seinem Institut, wo der größte Teil der Kulturversuche durchgeführt und die eigentliche Grundlage der Untersuchungen gewonnen wurde. Herr Prof. FRANZ RUTTNER (Lunz) ist durch seine liebevolle Anteilnahme und als stets bereiter Ratgeber an dem Zustandekommen vieler Ergebnisse mitbeteiligt; außerdem sammelte er für mich auf seiner Sunda-Reise wertvolles Material.

Für Bestimmungen von Arten sowie für spezielle Ratschläge und Hinweise schulde ich Herrn Dr. R. W. Kolbe (Berlin) und besonders Herrn Dr. FRITZ HUSTEDT (Bremen) großen Dank.

Der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft und der Akademie der Wissenschaften in Wien erlaube ich mir auch an dieser Stelle meinen Dank für ihre Unterstützungen auszusprechen.

Des Verlags gedenke ich besonders dankbar für seine großzügige Bereitwilligkeit, trotz der schweren allgemeinen wirtschaftlichen Lage eine Buchausgabe zu veranstalten und sie wunschgemäß auszustatten.

Botanisches Institut der Universität Wien, im März 1932.

A. Einleitung.

a) Morphologie und Kernphasenwechsel der Diatomeen.

In Hinblick auf die ausgezeichnete Darstellung HUSTEDT'S (1927) erübrigt es sich, ausführlich auf die allgemeinen morphologischen Verhältnisse der Diatomeen einzugehen. Ich beschränke mich daher auf die Wiedergabe der für das Verständnis des Folgenden notwendigen Tatsachen. Eine durch die Einbeziehung neuer Erkenntnisse erweiterte Darstellung wird sich im allgemeinen Teil ergeben.

Vorausgeschickt sei, daß die Diatomeen in zwei große systematische Untergruppen zerfallen, die Pennales (pennate Diatomeen) und die Centrales (zentrische Diatomeen). Erstere sind durch zygo-

¹) Einige Teilergebnisse wurden in vorläufiger Form bereits früher veröffentlicht (1930 a, 1930 b).

morphen, letztere durch zentrischen Schalenbau charakterisiert, Dazu kommt, daß manche Centrales zweigeißelige Schwärmer ausbilden, die den pennaten Formen immer fehlen. Der Kernphasenwechsel und damit die wichtigste Grundlage des Formwechsels ist bei den Centrales noch nicht geklärt (vgl. S. 10 ff.). Im allgemeinen Verhalten (Membranbau, Zellinhalt, Teilungsfolge) sind sich die Vertreter beider Gruppen außerordentlich ähnlich. Viele der folgenden Angaben gelten also wohl für beide; es wurde deshalb auch eine zentrische Form (*Melosira*) in die Untersuchung einbezogen.

Die Membran der Zelle besteht aus zwei Teilen, die wie der Boden und Deckel einer Schachtel ineinander greifen (Fig. 1a). Jeder Teil ist zumindest wieder aus zwei Stücken zusammengesetzt: das eine Stück entspricht dem Schachtelboden bzw. der -decke, das andere dem Schachtelmantel. Ersteres nennt man Schale, letzteres da es rundum läuft — Gürtelband¹). Der rechtwinkelig abgebogene Schalenrand, der den Anschluß an das Gürtelband bildet, wird als Schalenmantel bezeichnet. Bei manchen Arten sind zwischen Gürtelband und Schalenmantel noch sog. Zwischenbänder eingeschaltet (bei den im folgenden in Betracht kommenden Formen unterscheiden sie sich nicht wesentlich von den Gürtelbändern).

Je nach der Seite, von welcher aus man eine Diatomeenzelle betrachtet, zeigt sich ein recht verschiedenes Aussehen. Die Aufsicht auf die Schalenfläche bezeichnet man als Schalenansicht, im Unterschied dazu die Aufsicht auf das Gürtelband als die Gürtelansicht. In Gürtelansicht betrachtet erscheinen die Zellen fast immer mehr oder weniger rechteckig (Fig. 1a), während sich bei Betrachtung in Schalenansicht die ganze Mannigfaltigkeit der Gestalten und der den Diatomeen eigentümlichen Zeichnungen und Skulpturen kund gibt. Hauptsächlich nach dem Bau der Schalen (zentrisch oder zygomorph) werden ja auch die Gruppen der Centrales und Pennales unterschieden.

Zum Zwecke einer kurzen Verständigung haben sich eigene Bezeichnungen der drei Zellachsen eingebürgert (Fig. 1b): jene Achse, welche die Mittelpunkte der Schalen und Zellen verbindet, heißt Pervalvarachse, die längste Achse der Schale Apikal-, die kürzeste Transapikalachse; bei zentrischen

¹) Doch wird der Kürze des Ausdrucks zuliebe in der nichtsystematischen Diatomeenliteratur unter Schale manchmal auch die Gesamtheit von "Schale" i. e. S. und Gürtelband verstanden. Die termini technici sind Epitheka und Hypotheka (vgl. Fig. 1a).

Formen fällt die Unterscheidung von Apikal- und Transapikalachse naturgemäß weg.

Die Zellteilung findet in der Weise statt, daß die Schalen in der Richtung der Pervalvarachse auseinanderrücken und jede Hälfte eine neue Schale ergänzt. Von wesentlicher Bedeutung ist hierbei, daß die fertigen Schalen verkieselt und daher nicht wachstumsfähig sind¹). Dies hat zur Folge, daß bei der Teilung eine kleinere und eine gleichgroße Zelle entsteht. Nimmt man an, daß sich die auf Fig. 1a dargestellte Zelle teilt, so ergänzt die im Bild obere Hälfte eine Schale, die der im Bild unteren alten Schale in der Größe vollkommen entspricht; diese Tochterzelle besitzt somit die



Fig. 1. a schematischer Längsschnitt durch eine Diatomeenzelle: V_1 und V_2 die beiden Schalen, E die Epitheka (übergreifende Membranhälfte), H die Hypotheka (die übergriffene Membranhälfte), G die Gürtelbänder; b schematische perspektivische Darstellung einer Diatomeenzelle mit den drei Hauptachsen (die Zweiteiligkeit der Membran ist nicht dargestellt; der senkrechte Teil ist der Gürtel, die Zelle liegt auf einer Schale): AA = Apikalachse, TT = Transapikalachse, PP = Pervalvarachse. Nach HUSTEDT, 1930.

gleiche Größe wie die Mutterzelle. Zu der im Bild unteren Schale wird eine Tochterschale ergänzt, die entsprechend kleiner ist. Diese Tochterzelle, deren übergreifende Schale der übergriffenen der Mutterzelle entspricht, ist somit kleiner als die Mutterzelle. Der Längenunterschied ist durch die doppelte Dicke des Gürtelbandes gegeben (in Fig. 1a sind die Gürtelbänder der Deutlichkeit halber etwas auseinandergerückt gezeichnet, in Wirklichkeit berühren sie sich unmittelbar).

Teilen sich die beiden Tochterzellen abermals, so zeigt eine einfache Überlegung, daß von den vier Zellen eine die Länge der Mutterzelle, zwei die Länge der kleineren Tochterzelle der ersten Teilung und eine eine noch geringere (wieder um die doppelte Gürtelbanddicke verminderte) Länge besitzen muß. Bezeichnet man

¹) Nach den Untersuchungen von LIEBISCH (1928, 1929) besitzt die Membran zwei Schichten, eine innere, die aus Pektinen besteht (die sog. "Pektinmembran") und nicht verkieselt ist, und einen äußeren Kieselpanzer ohne organische Grundlage.

mit a, b, c, d, e, f die abnehmenden Längen, so ergibt sich für fünf Teilungen unter der Voraussetzung von Simultanie folgender Stammbaum (nach HUSTEDT):



Wie man sieht, ordnen sich die Frequenzen der Längen nach dem Binomialsatz an. In Kulturen, die zum Ausgang eine einzige Zelle oder mehrere Zellen gleicher Größe haben, lassen sich diese Verhältnisse gut verfolgen. Allerdings sind beim Anwachsen der Zahl der Zellen nur mehr die Mittelklassen erfaßbar. Das weitere Verhalten besteht dann in einem Absinken der mittleren Zellgröße.

nach der 5. Teilung

1 + 5 + 10 + 10 + 5 + 1

Bemerkenswerterweise hat MÜLLER (1883) bei Melosira arenaria eine abweichende Gesetzmäßigkeit der Teilungsfolge gefunden, derzufolge die kleinere Zelle eines Paares sich nach längerer Zeit als ihre größere Schwesterzelle wieder teilt: "die größere Tochterzelle der n ten teilt sich in der folgenden, der n+1ten, die kleinere Tochterzelle dagegen regelmäßig erst in der zweitfolgenden, der n+2ten Teilungsperiode". Diese Regel wurde noch in keinem zweiten Fall bestätigt.

Es erfolgt somit im Laufe der Teilungen eine dauernde Zellverkleinerung (die hierbei zu beobachtenden Veränderungen werden im allgemeinen Teil besprochen. Bei *Melosira arenaria* wird die Verkleinerung etwas verzögert. MIQUEL (1892) konnte zudem zeigen, daß allgemein die Verkleinerung dadurch etwas "gebremst" wird, daß die Dicke der Gürtelbänder allmählich abnimmt. Letzten Endes muß aber der Zellverkleinerung doch eine ausgleichende Regulation gegenüberstehen. Als solche ist seit langem die Auxosporenbildung bekannt. Das Wesentliche des Vorganges besteht darin, daß die Zelle ihre Panzerhülle abwirft und der befreite Protoplast heranwächst. In vielen Fällen (bei den Pennales anscheinend den meisten) ist mit der Auxosporenbildung ein Sexualakt verbunden: die Auxospore entsteht aus der Zygote¹).

Bei der sexuellen Auxosporenbildung der Pennales legen sich zwei Mutterzellen (Gametangien) aneinander und bilden je einen oder zwei Gameten. Die Gameten werden nicht frei, sondern copulieren innerhalb einer zu Beginn des Aneinanderlegens der Mutterzellen ausgeschiedenen Gallerte oder mittels eigener Copulationsschläuche. Die Bewegung erfolgt anscheinend aktiv-amöboid, doch sind auch Quellungsvorgänge in der umgebenden Gallerte mitbeteiligt²).

Die durch die Verschmelzung der Gameten entstandene Zygote stellt, wie CHOLNOKY (1927 a) gezeigt hat, ein eigenes Stadium dar; aus ihr geht erst nach einer kurzen Ruhepause und meist unter Sprengung der Membran eine wachstumsfähige Zelle, die Auxospore hervor. Die ihr eigentümliche, zunächst unverkieselte Membran wird als Perizonium bezeichnet. Das Perizonium ist bei vielen Arten glatt, bei anderen besitzt es nach KARSTEN's Beobachtungen "wellblechartigen" Bau³). Nach Beendigung des Wachstums kann es verkieseln und den vegetativen Schalen ähnliche Zeichnungen ausbilden.

Die Kenntnisse der feineren cytologischen Vorgänge bei der sexuellen Auxosporenbildung der Pennales und damit die Aufklärung des Kernphasenwechsels gehen auf die klassischen Untersuchungen KLEBAHN'S (1896) und vor allem KARSTEN'S (1899, 1912) zurück. Sie zeigten, daß bei der Gametenbildung die Reduktionsteilung abläuft. Der Kern der Mutterzelle macht eine hetero- und

¹) Die Kenntnisse dieser Verhältnisse gehen auf die Untersuchungen W. Smiths', Thwaites', Lüders' u. a. zurück.

²) PASCHER hat neuerdings in den Gameten kontraktile Vakuolen nachgewiesen, womit der Beweis erbracht ist, daß die geißellosen Gameten phylogenetisch auf monadoide Zellen zurückgehen. Kontraktile Vakuolen kommen nach Korschikow (1930) auch bei *Attheya* und *Rhizosolenia* (zwei zartwandigen, schwach verkieselten zentrischen Formen) in den vegetativen Zellen vor.

³⁾ Vgl. aber das bei Epithemia Gesagte.

homöotypische Teilung durch, von den vier Tetradenkernen degenerieren drei oder zwei, die anderen werden zu den Gametenkernen ¹). Bei den Formen, wo zwei Gameten in jeder Mutterzelle gebildet werden, sind diese wohl allgemein Enkelzellen (ihr Kern geht auf je einen Tochterkern der beiden homöotypischen Spindeln zurück). Nur bei Anomoeoneis sculpta (CHOLNOKY, 1928 b) sind sie Schwester-zellen: eine homöotypische Spindel degeneriert, die Tochterkerne der anderen werden zu den Gametenkernen. Spätere Untersucher (CHOLNOKY, GEITLER) konnten die Reduktionsteilung in zahlreichen anderen Fällen nachweisen und einige Ergänzungen bringen. So ergab sich z. B. bei Cocconeis und Navicula seminulum (die nur einen Gameten in jeder Mutterzelle bilden) das Auftreten eines Richtungskörpers, wie er für die tierische Eireifung charakteristisch ist. Das zur Zeit in cytologischer Hinsicht am eingehendsten untersuchte Objekt ist Cymbella lanceolata (GEITLER, 1927 a), bei welcher die Prophase der heterotypischen Teilung eine sehr weitgehende Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei den höheren Pflanzen und Tieren zeigt ("Synapsis", Pachytän, Strepsitän, Diakinese).

Aus diesen Untersuchungen folgt, daß die pennaten Diatomeen reine Diplonten sind: haploid sind ausschließlich die aus den Tetraden hervorgehenden Gameten. Hierin herrscht also volle Übereinstimmung mit dem Kernphasenwechsel der Metazoen²).

Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Pennalen ist der Kernphasenwechsel der Centrales kaum geklärt (vgl. GEITLER, 1931; KARSTEN'S Darstellung 1928 und 1931 ist irreführend). Obwohl dieses Thema nicht unmittelbar mit den im folgenden behandelten Problemen zusammenhängt, sei es hier nicht nur aus Gründen seiner allgemeinen Wichtigkeit, sondern auch deshalb behandelt, weil sich durch die unten mitgeteilten brieflichen Angaben F. W. WENT's neue Gesichtspunkte ergeben. Von wesentlicher Bedeutung ist die Bewertung der Schwärmer, der sog. Microsporen. Sie entstehen zu vielen (bis zu 128) in einer Mutterzelle. P. SCHMIDT (1927) und

¹) Die zugrunde gehenden Kerne wurden früher als "Kleinkerne" im Gegensatz zu den überlebenden "Großkernen" bezeichnet. Da diese Ausdrücke bei den Ciliaten in einer ganz anderen Bedeutung gebraucht werden, sind sie bei den Diatomeen besser zu vermeiden.

²) Derartige Verhältnisse finden sich in keiner anderen Pflanzengruppe; bei den sonst häufig in etwas irreführender Weise als Diplonten bezeichneten Angiospermen laufen noch einige haploide vegetative Teilungen im Embryosack bzw. in den Pollenkörnern ab, die den Rest einer haploiden Generation darstellen. Das gleiche ist z. B. bei *Fucus* und den meisten, oft als Diplonten bezeichneten Chlorophyceen der Fall; nur *Cladophora glomerata* ist (nach SCHUSSNIG) rein diploid.

in überzeugender Weise HOFKER (1928) versuchten an Biddulphia bzw. an Coscinodiscus den Nachweis zu erbringen, daß bei ihrer Bildung die Reduktionsteilung abläuft. Beide Autoren fassen die Microsporen als Gameten (Isogameten) auf; doch wurde ihre Copu-lation niemals (auch nicht von früheren Beobachtern) gesehen; ihre Weiterentwicklung ist überhaupt vollkommen dunkel. Nach der Auffassung Schmidt's und Hofker's, der sich auch KARSTEN anschloß, würde im Unterschied zu den Pannales die sexuelle Fortpflanzung n icht mit der Auxosporenbildung zusammenfallen, sondern an einer ganz anderen Stelle der Entwicklung (bei der Microsporenbildung) eintreten; die Auxosporenbildung wäre ein rein vegetativer Vorgang. Dagegen gibt PERSIDSKY (1929) für zwei Chaetoceras-Arten an, daß zu Beginn der Auxosporenbildung eine zweimalige Kernteilung erfolgt, daß von den vier, als Tetradenkerne einer Reduktionsteilung auf-zufassenden Kernen zwei zugrunde gehen, während die anderen beiden miteinander verschmelzen. Die Auxospore wäre somit das Ergebnis einer Autogamie (ähnliches kommt bei manchen Pennalen vor). Diese einander vollkommen widersprechenden Auffassungen finden vielleicht ihre Aufklärung durch die folgende briefliche Mitteilung F. W. WENT's aus Buitenzorg vom 20. Oktober 1931, deren Verwendung mir von WENT gestattet wurde 1):

"Am 14. Juli 1923, auf einer Reise nach Surinam, waren wir im Atlantischen Ozean ungefähr 8—9° nördl. Breite und 52° westl. Länge. Während der ganzen Reise hatte ich Plankton untersucht, das mitten im Ozean ziemlich spärlich war. Auch am genannten Tage. Von Diatomeen waren nur zwei Formen von *Chaetoceras* da, welche sich vor allem in ihrer Größe unterschieden. Sonstige Diatomeen kamen mir an dem Tage nicht zu Gesicht. Bei der großen Form waren alle Zellen in Microsporenbildung begriffen, viele waren schon halb oder ganz entleert. Normale ungeteilte Zellen sah ich nicht von dieser Form.

Die andere Form hatte also kleinere Zellen, welche ganz normal aussahen, mit Plasma und Chromatophoren. Das Merkwürdige war aber, daß alle diese Zellen von flagellatenartigen Gebilden umschwärmt wurden, etwa 5—10 pro Zelle, vor allem in der Nähe der Einpflanzung der Chaetae. Meine mikroskopische Ausrüstung an Bord des kleinen Personendampfers war nur sehr dürftig, so daß ich nichts Näheres über diese Schwärmer aussagen kann. Es fiel mir aber sehr stark auf, weil man im Plankton selten von Parasiten

¹) Eine kurze, allgemein überschene Notiz brachte WENT in Nederlandsch Kruidkundig Archief 1924, Amsterdam 1925, p. 75.

befallene Diatomeen findet, und dann auch kann man die Schwärmer von Parasiten nicht in solchen Mengen erwarten. Das Merkwürdigste aber war, daß die Schwärmer in ihrer Größe genau den Microsporen der größeren Form entsprachen. Ich kam also zu dem Schlusse, daß die Microsporen der größeren Form als Microgameten aufzufassen seien, welche die kleinere Form, als Macrogameten oder Eizellen aufzufassen, befruchten sollten."

Nimmt man dies als richtig an, so erscheinen PERSIDSKY'S Angaben in etwas anderer Beleuchtung. Seine Fig. 8 und die entsprechende Textstelle scheinen zu zeigen, daß von den vier Tetradenkernen drei zugrunde gehen ¹). Tatsächlich ist seine Beweisführung für das Vorkommen einer autogamen Kernverschmelzung nicht überzeugend. PERSIDSKY hätte also die Reduktionsteilung in Q Zellen beobachtet. Kommt eine derartige Eibefruchtung auch bei anderen Objekten vor, so wird es verständlich, warum niemand die Copulation der Microsporen (die ja als Spermatozoiden aufzufassen wären) beobachten konnte.

Falls dies alles richtig ist (was aber erst durch Lebendbeobachtungen bewiesen werden müßte), wäre eine "störende" Ungleich-mäßigkeit im Verhalten der Pennales und Centrales ausgeglichen: die Auxosporen würden sich in beiden Fällen aus einer Zygote entwickeln. Das weitere Verhalten der Pennales wäre dann als Reduktion verständlich: die Zahl der Gameten nimmt ab, sie verlieren ihre Beweglichkeit; an Stelle der Gametencopulation tritt Gametangiencopulation.

Spezielle morphologische Eigentümlichkeiten werden im folgenden bei den betreffenden Formen erörtert. Hier sei noch auf daß bei den Pennalen verbreitete Vorkommen einer sog. Raphe hingewiesen (die Centrales besitzen niemals eine Raphe). Es handelt sich um einen Spalt oder eigentlich um ein Kanalsystem in der Schale, in welchem nach einer allgemein angenommenen Theorie das Plasma zirkuliert und zum Teil an die Oberfläche tritt, wo es bei Aufliegen auf einer festen Unterlage infolge seiner Reibung eine Fortbewegung der Zelle bewirkt. Diese Kriechbewegung ist unter anderem von Bedeutung für das Einander-Aufsuchen der Partnerzellen vor der Copulation²).

 ¹) Auf der Fig. ist deutlich zu sehen, daß drei Kerne kleiner sind. Im Text wird diese Tatsache im Sinn eines Geschlechtsdimorphismus interpretiert.
²) Es scheint, daß Fremdbefruchtung nur bei rapheführenden, also aktiv be-

weglichen Arten vorkommt.

Manche Formen besitzen auf jeder Schale eine Raphe, die als in der Mediane verlaufende in der Mitte unterbrochene feine Linie sichtbar ist (z. B. Navicula, Gomphonema); bei anderen bildet nur eine Schale eine Raphe, die andere an ihrer Stelle einen strukturlosen Streifen, die sog. Pseudoraphe (z. B. Cocconeis, Achnantes). Besondere Verhältnisse zeigt Nitzschia, bei welcher die Raphe in einem vorspringenden Kiel liegt, der von einer Reihe auffallenden Punkte oder Striche begleitet wird, und Eunotia (vgl. diese).

Die Diatomeen sind typischerweise autotroph und besitzen gelbe bis braune Chromatophoren. Nur einzelne Arten sind apochromatisch und heterotroph, so die im Allgemeinen Teil besprochene *Nitzschia putrida*. Assimilationsprodukt ist allgemein Öl; außerdem kommt Volutin und nach KORSCHIKOW (1930) Leukosin vor. Die Ablagerung der Assimilate erfolgt ausnahmslos außerhalb der Chromatophoren. Häufig enthalten die Chromatophoren Pyrenoide, die zufolge der im Chromatophor fehlenden geformten Assimilate hüllenlos sind¹).

Manche Formen bilden im vegetativen Zustand reichlich Gallerte, die zu Polstern oder Stielen geformt ist und der Befestigung dient. Hierüber hat CHOLNOKY (1924, 1927b) eingehende Untersuchungen angestellt.

Spezielle kerncytologische Probleme werden im folgenden nicht behandelt. Der Vollständigkeit halber sei auf die grundlegenden Untersuchungen LAUTERBORN'S (1896), auf mein Sammelreferat 1928 c und auf meine Darstellung 1929 hingewiesen. Ausnahmslos für alle Diatomeen charakteristisch ist die Zentralspindelmitose (etwa nach dem Typus *Salamandra*); in der Metaphase entsteht also keine Chromosomen platte, sondern ein Chromosomen ring (vgl. die Bilder von *Cymbella sumatrensis*)²).

²) Die Diatomeen zeigen in ihrem cytologischen Verhalten in 3 Punkten Übereinstimmung mit den Tieren: 1. Kernphasenwechsel, 2. Spindel, 3. Ausbildung von Richtungskörpern bei der Reifeteilung (*Cocconeis, Navicula seminulum*). Der Kuriosität halber sei erwähnt, daß BÖRNER (1923!) die Pennales als Tiere betrachtet.

¹) Der Besitz einer Hülle kann nicht als Kriterium für die Pyrenoidnatur gelten, obwohl die bekannten Pyrenoide der Chlorophyceen eine Stärkehülle aufweisen. Dies ergibt sich z. B. aus dem Vergleich der Pyrenoide der Cryptomonaden und Rhodophyceen, die zwar beide Stärke bilden, jedoch nicht im, sondern außerhalb vom Chromatophor. Bei den Cryptomonaden liegen die Pyrenoide im Plasma, besitzen daher eine Stärkehülle, bei den Rhodophyceen sind sie im Chromatophor eingebettet und daher nackt (vgl. GEITLER, 1926). Da die Diatomeen die Assimilate im Plasma stapeln und Stärke überhaupt nicht bilden, ergibt sich ein von dem gewohnten Bild der Chlorophyceen abweichendes Verhalten (genau so verhalten sich übrigens auch die Chrysophyceen).

b) Technik.

Da ich mich meist nur bekannter und in jedem technischen Hilfsbuch auffindbarer Untersuchungsmethoden bediente, können hier einige allgemeine Hinweise genügen. Besondere Fälle werden im Zusammenhang mit ihrer Anwendung bei den betreffenden Formen besprochen.

Für die Lebendbeobachtung bewährt sich die schon von KARSTEN bevorzugte O bjektträgermethode. Besonders die Arten schnell fließenden Wassers lassen sich durch Auslegung von Objektträgern an Ort und Stelle auf diese Weise in großen, detritusfreien Mengen gewinnen und sehr einfach für die cytologische Untersuchung weiterbehandeln (über die Methodik im einzelnen vgl. GEITLER, 1927 d).

Für die Anlegung von Kulturen ist Agar allen flüssigen Medien weit überlegen. Peinliche Sauberkeit der Glasgefäße (Jenaer Glas), tadelloses destilliertes Wasser und reinste Chemikalien sind die notwendigen Voraussetzungen für ein gutes Gelingen. Bei allen von mir gezogenen Formen wirkt starke Beleuchtung, z. B. Aufstellung der Kulturen während der Sommermonate unmittelbar an einem Nordfenster, ausgesprochen schädlich.

Als Universalfixierungsmittel kann SCHAUDINN's Sublimatalkohol dienen. Die Kernstrukturen sind allerdings nicht immer einwandfrei erhalten. Für spezielle cytologische Zwecke, wo es auf eine tadellose Erhaltung aller Inhaltsbestandteile ankommt, empfiehlt sich die Verwendung des Gemisches von FLEMMING-BENDA (= "starker Flemming" fast ohne Essigsäure).

Die beste Übersichtsfärbung gibt Safranin-Lichtgrün (konz. wässerige Safraninlösung, Differenzierung in alkoholischer Lichtgrünlösung). Copulationen fallen unmittelbar schon bei schwächster Vergrößerung durch die lebhafte Orange- bis Rotfärbung der Gallerte (Pektin!) auf. Außerdem färben sich Pyrenoide, Nucleolen und Chromosomen rot, alles andere grün, so daß die Präparate auch für cytologische Untersuchungen verwendet werden können. Zur Sichtbarmachung der Gallerte ist eins der gebräuchlichen Hämatoxylingemische (Ehr-LICH, DELAFIELD, Hämalaun) geeignet; doch wird der Zellinhalt im allgemeinen wenig distinkt gefärbt. Für rein cytologische Zwecke ist das bekannte HEIDENHAIN'sche Eisenalaun-Hämatoxylinverfahren sehr brauchbar; es ist aber meist ratsam, nicht in üblicher Weise mit Eisenalaun, sondern mit schwachem HCI-Alkohol zu differenzieren. Die Färbung wird dadurch weniger "knallig", aber doch viel distinkter als bei Verwendung von Ehrlich's oder DELAFIELD's Hämatoxylin, so daß man außer den Chromosomen und Nucleolen sehr gut Ruhekerne, Chromatophoren und Plasmastrukturen beobachten kann. Ein besonderer Vorteil der HCl-Differenzierung liegt in manchen Fällen auch darin, daß sich die Pyrenoide nicht färben.

Eingebettet wurde in üblicher Weise in Kanadabalsam, wo es auf die Struktur der Schalen ankam, meist in Piperin-Kolophonium nach KOLBE-WISLOUCH (1927b), das gegenüber Styrax den Vorteil sofortiger Erhärtung besitzt.

B. Experimenteller Teil.

a) Navicula seminulum ¹).

1. Kulturversuche.

Allgemeines.

Als Vorversuche wurden Kulturen angelegt mit:

KNOP-Nährlösung 0,5 proz., sauer und alkalisch;

Erddekokt, ohne und mit Zusatz von alkalischer KNOP-Lösung (p_H ca. 6,0-7,5);

Agar, 0,5-, 1- und 2 proz., mit obigen Nährlösungen.

Das Wachstum war in alkalischem Medium besser als in saurem und auf Agar besser als in Flüssigkeit. Doch sei erwähnt, daß auch bei p_H -Werten von 6,0 deutliche Entwicklung erfolgte (bei RICHTER, 1906 unterblieb das Wachstum in saurem Medium überhaupt). Die optimale Entwicklung trat auf 2 proz., alkalischem KNOP-Agar ein. Zusätze von Si-Verbindungen (Na-, K-Silikat) blieben ohne erkennbare Wirkung (vgl. aber BRIEGER, 1924). Statt der ursprünglich verwendeten, mit Dikaliumphosphat hergestellten Lösung wurde bald der Einfachheit halber der folgende, in der Abt. HARTMANN für andere Zwecke vorrätige, modifizierte alkalische KNOP-Agar verwendet:

 $\begin{array}{c} & Stammlösung\\ 350 \ g \ dest. \ Wasser\\ Lös. \ A \ 2 \ g \ Ca(NO_3)_2 \ (krist).\\ , \ B \ 0.5 \ g \ KNO_3\\ 0.5 \ g \ MgSO_4\\ 0.5 \ g \ KH_2PO_4 \end{array}$

¹) Die Art wurde in der Vorl. Mitt. auf Grund der Bestimmung von KRASSKE (Kassel) irrtümlich als *Navicula minima* var. *atomoides* bezeichnet. A und B werden getrennt gelöst. 100 ccm Stammlösung + 1900 ccm dest. Wasser ergeben die 0,05 proz. fertige Lösung, mit welcher der 2 proz. Agar zubereitet wird. Nach Auflösung des Agars setzt man tropfenweise 10 proz. Sodalösung zu, bis ein $p_{\rm H}$ von 8 erreicht ist.

Dieser Nährboden erwies sich als ausgezeichnet brauchbar und wurde auch nach der Übersiedlung der Kulturen nach Wien beibehalten.

Eine wesentliche Rolle für das Gedeihen der Kulturen spielt die Lichtdosis. Durch Versuche mit der künstlichen Sonne wurde es bald klar, daß das Optimum der Entwicklung bei einer wider Erwarten tiefen Lichtintensität liegt. In den Wintermonaten wurden die Kulturen an einem Nordfenster, im Sommer aber in einer Entfernung von 2-4 m vom Fenster aufgestellt. Kulturen, welche unmittelbar an der künstlichen Sonne oder im Sommer am Fenster aufgestellt wurden, ließen bereits makroskopisch schlechtes Wachstum erkennen. Bei mikroskopischer Betrachtung zeigte es sich, daß die Zellen schon wenige Tage nach der Impfung mit Assimilaten vollgestopft waren und blasse, kleine Chromatophoren führten. Es war somit deutlich, daß das für ein gutes Gedeihen notwendige richtige Verhältnis zwischen organischer und anorganischer Ernährung gestört war. Da der Weg, die Stickstoffassimilation zu steigern, nicht gangbar ist, wurde die Kohlenstoffassimilation durch geringe Belichtung herabgedrückt. In solchen Kulturen besaßen die Zellen normales Aussehen (große, dunkel gefärbte Chromatophoren, wenig Reservestoffe), das sich erst nach Erschöpfung der Kulturen änderte. Die Teilungsfrequenz war dementsprechend in der ersten Zeit nach der Impfung hoch (vgl. weiter unten).

Die Art wurde Mitte März 1929 nach mehrmaligem Abimpfen in Speciesreinkultur erhalten¹). Als Begleitorganismen waren Bakterien und eine kleine Amöbenart vorhanden; ihr Auftreten erwies sich nicht als störend. Gut gedeihende Kulturen zeigten keinen zusammenhängenden Bakterienbewuchs oder nur in den ältesten Teilen der Impfstellen dichtere Ansammlungen. Infolge der Kriechbewegungen der Diatomeenzellen erfolgte nach jeder Überimpfung eine gewisse Selbstreinigung. Namentlich die aus weitkriechenden Zellen hervorgegangenen Randpartien der Kolonien waren fast bakterienfrei. Kulturen mit spontan auftretendem reichlichem Bakterienwuchs wurden ausgeschaltet.

¹) MIQUEL (1892, 1893) hat als erster Reinkulturen von Diatomeen erzielt und auch Klone angelegt.

Das Überimpfen der Kulturen erfolgte im allgemeinen alle 10-14 Tage; dabei wurde mittels einer Platinöse vom Rand der Kolonien abgeimpft. Die günstigste "Saatdichte" ließ sich bald empirisch ermitteln. Alle Kulturen wurden zwecks leichter mikroskopischer Kontrolle in PETRI-Schalen angelegt.

Die Anfertigung von Klonen geschah nach zwei verschiedenen Methoden. Das hauptsächlich im Anfang geübte Verfahren bestand darin, aus einer Aufschwemmung von Zellen eine Zelle mit einer Glaskapillare aufzunehmen und auf die Agarplatte zu spritzen. Der Vorteil dieser Methode lag in der leichten Ausführbarkeit, der Nachteil darin, daß sich in dem mit der Zelle übertragenen Wassertropfen reichlich Bakterien entwickelten. Das Anwachsen der Zellen mißlang daher häufig. Bei der zweiten Isolierungsmethode verwendet man eine feine, nicht zu lange Glasnadel, mit welcher die zu isolierende, auf der Agarplatte liegende Zelle solange "betupft" wird, bis sie anhaftet; dann wird die Zelle möglichst schnell auf der frischen Platte durch Andrücken der Nadel abgelegt. Dabei ist ein Ein-stechen der Nadel in den Agar und eine Verletzung seiner Ober-fläche unbedingt zu vermeiden. Da die Zellen klein sind, erfordert die Handhahmen einigen Ühnnen. Die Marteile eind felgendet die überdie Handhabung einige Übung. Die Vorteile sind folgende: die über-tragene Zelle liegt "trocken", es entwickelt sich also um sie herum keine größere Bakterienkolonie; den wenigen anhaftenden Bakterien entzieht sich die Zelle durch Kriechbewegungen; man kann bestimmte Zellen zur Übertragung aussuchen. — Isolierung durch Plattenguß ist an sich möglich, da die Zellen die Temperatur eben noch flüssigen 0,5 proz. Agars ohne Schaden vertragen und auch innerhalb des Agars zu Kolonien heranwachsen. Doch besteht keine Gewähr, daß der Ausgangspunkt einer Kolonie wirklich eine einzige Zelle ist, da in Aufschwemmungen häufig mehrere Zellen aneinanderhaften.

Frisch angelegte Kulturen zeigen folgende Entwicklung.

Die erste Tätigkeit der Zellen besteht in der Aufnahme der Kriechbewegung. Um die Impfstelle zeigt sich schon nach wenigen Stunden bei Betrachtung mit freiem Auge ein gelber Hof, der von den aus der Impfstelle ausgekrochenen Zellen gebildet wird. Die zurückgelegte Strecke beträgt bei großen Zellen maximal 5 mm. Bei Verwendung 2 proz. Agars erfolgt das Kriechen ausschließlich auf der Oberfläche; in dünnflüssigen Agar können die Zellen eindringen, wie das schon lange auch von anderen Formen bekannt ist. Nach 24 Stunden lassen sich bereits einige vollzogene und noch mehr beginnende Teilungen beobachten. Durch Vermehrung der Zellen und weitere Zuwanderung wird der Hof in den folgenden

Archiv für Protistenkunde. Bd. LXXVIII.

Tagen dunkelbraun. Bei mehr oder weniger kreisförmiger Auftragung des Impfmaterials zeigt sich positive Phototaxis, die sich in einer dunkleren Färbung des Lichtrandes ausdrückt. Vom zweiten Tag an nimmt die Zahl der kriechenden Zellen allmählich ab; immer mehr Zellen werden unbeweglich und nach 8 Tagen findet man kaum noch bewegliche Individuen. Während dieser Zeit laufen dauernd Teilungen ab. Auch die unbeweglich gewordenen Zellen teilen sich; das Ergebnis sind bandartige Kolonien, die 14 Tage nach der Impfung bis zu 30 Zellen enthalten können. Häufig unterbleibt die Bildung regelmäßiger Bänder infolge von Raummangel; in älteren Kulturen liegen die Zellen so dicht, daß die Agaroberfläche völlig verdeckt ist, stellenweise schieben sich die Zellen auch übereinander.

Ungefähr nach 14 Tagen sind die Zellen "verfettet", teilen sich kaum mehr und bleiben unbeweglich. Nur an Individuen, die aus der gemeinsamen Zellmasse herausgekrochen sind, sieht man gelegentlich noch Teilung oder Bewegung. Solche alte Kulturen lassen sich monatelang aufbewahren; bei Übertragung auf frisches Medium beginnen die Zellen von neuem zu kriechen und sich zu teilen.

Das Verhalten in der Kultur läßt sich also mit Schlagworten folgendermaßen schildern: 1. Bewegung, 2. Bewegung und Teilung, 3. keine Bewegung aber Teilung, 4. keine Bewegung und keine Teilung. Die absolute und relative Dauer der einzelnen Phasen hängt naturgemäß bei gleichbleibendem Substrat von Außenbedingungen ab (Licht, Wärme), deren Wirkung im einzelnen nicht studiert wurde. In den verwendeten Kulturen auf 2 proz. alkalischen KNOP-Agar waren die Schwankungen gering und konnten vernachlässigt werden.

Die Teilungsfrequenz läßt sich aus folgendem abschätzen. In gewöhnlichen Kulturen ist eine genaue Feststellung nicht möglich, da ein Arbeiten mit markierten Individuen infolge des Kriechens ausgeschlossen ist. Nur nach der Anlegung von Klonen lassen sich die Tochterzellen in den folgenden Tagen auszählen. Die Auszählung in 10 aus großen Zellen angelegten Klonen ergab am 5. Tag:

Nr. 2 3 4 5 6 7 8-10 1 11 Anzahl der Zellen 7 9 9 13 1516 abgestorben.

Wenn man bedenkt, daß das "Anwachsen" isolierter Zellen unter Schwierigkeiten erfolgt, die bei Massenimpfung nicht vorhanden sind, kann man annehmen, daß in gut gedeihenden Kulturen die Teilungsfrequenz höher ist. Nach meiner Schätzung dürfte sich nach Übertragung auf frisches Kulturmedium jede Zelle durchschnittlich alle 16-20 Stunden teilen. Diese Angabe ist natürlich sehr beiläufig; es hängt ja auch von zufälligen Umständen ab, wie dicht die Zellen an einer Stelle der Agarplatte liegen und wie schnell daher die Nährstoffe erschöpft, Stoffwechselprodukte angesammelt werden. Jedenfalls ist es sehr wahrscheinlich, daß sich die Zellen häufiger als alle 24 Stunden teilen; einer der Klone erreichte ja mit 16 Zellen bereits die 24 stündige Teilungsrate¹).

Verlauf der Kulturversuche.

Als Ausgangsmaterial dienten drei Massenreinkulturen vom März 1929, welche schon früher aus einer Algenaufschwemmung, die aus einem Glashaus der Biologischen Station in Lunz (Niederösterreich) stammte, gewonnen worden waren. Die eine dieser Kulturen enthielt Auxosporen und aus Auxosporen entstandene große Zellen von mehr oder weniger 16 μ Länge; die zweite und dritte Kultur enthielten 10—12 μ , bzw. bis 15 μ lange Zellen. Die Weiterzucht erfolgte teils in Massen, teils wurden Klone isoliert. Die Gesamtzahl der im Lauf der Zeit erhaltenen gut wachsenden Klone betrug 26. Einige der Klone wurden für die — später getrennt zu behandelnden — NaCl-Versuche verwendet und bis Januar 1931 weitergezogen. Die meisten Kulturen wurden bereits früher abgebrochen.

Wie zu erwarten war, lief der Entwicklungscyclus sehr schnell ab. Die Kurven 1 und 2 geben die Mittelwerte von Messungen der Zellängen zweier Serien von Massenkulturen im Laufe eines Jahres bzw. $10^{1/2}$ Monate wieder. In der der Kurve 1 zugrunde liegenden Versuchsreihe waren die Ausgangszellen am 1. April 1929 durchschnittlich 11 μ lang. Mitte Mai war die durchschnittliche Länge auf 6 μ gesunken und es war lebhafte Auxosporenbildung eingetreten. Die Auxosporen und ihre unmittelbaren Nachkommen mit einer durchschnittlichen Länge von 17 μ wurden weitergezogen. Bereits am 1. Oktober war die Länge der Zellen wieder auf 6 μ gesunken; neuerdings wurden Auxosporen gebildet. Ihre Nachkommen erreichten die Länge von 6 μ am 1. April 1930. Zu diesem Zeitpunkt entstanden wieder reichlich Auxosporen. — Kurve 2 zeigt ähnliche Ver-

19

¹) RICHTER (1909) fand bei der heterotrophen *Nitzschia putrida* eine 5-stündige Teilungsrate. Die relativ geringere, absolut noch immer große Teilungsfrequenz in meinen Kulturen ist wohl weniger dadurch begründet, daß RICHTER mit absoluten Reinkulturen arbeitete, als durch eine in der Organisation der Formen liegende verschiedene Wachstumsschnelligkeit. Ganz allgemein sind — unabhängig vom Kulturmilieu — kleinzellige Arten schnellwüchsiger als großzellige.

hältnisse in einer Serie von Massenkulturen, bei welchen von Auxosporen bzw. ihren ersten Nachkommen ausgegangen wurde¹).

In diesen Kurven wurden die Anfangs- und Endpunkte der Entwicklung einfach durch gerade Linien miteinander verbunden. Von der wirklichen Art der Zellverkleinerung gibt Kurve 3 auf Grund von kontinuierlichen Beobachtungen an einem Klon eine Vorstellung. Dieser Klon wurde mit einer 9μ langen Zelle angelegt. Ihre Nachkommen bildeten — ähnlich dem Verhalten der Massen-



Kurve 1 und 2. Navicula seminulum. Schematische Darstellung der Größenveränderungen der Zellen (Mittelwert der Apicalachsenlängen) in zwei Kulturreihen; die senkrechten gestrichelten Linien bezeichnen die Auxosporenbildung.

kulturen — im Lauf eines JahresdreimalAuxosporen. Die Kurve der Zellverkleinerung ist deutlich nach

unten durchgebogen; die Zellverkürzung erfolgt also nach der Auxosporenbildung in den großen Zellen schneller als vor der Auxosporenbildung in den kleinen Zellen. Daß hierfür nicht vielleicht eine durch die Kulturdauer bedingte Anreicherung von wachstumhemmenden Bakterien

verantwortlich zu machen ist, folgt unmittelbar aus dem Vergleich der Kurvenstücke kleiner und großer Zellen vor und nach dem 7. Oktober. Die aus den Auxosporen neu angelegte Kulturreihe (obere Linie) enthält die gleichen Bakterien wie die alten Kulturen, deren nicht zur Auxosporenbildung verbrauchte (kleine) Zellen parallel weitergeführt wurden (untere Linie). Die verschieden schnelle Verkleinerung ist also in der Organisation der Art begründet.

¹) Der auffallend schnelle Entwicklungsgangablauf der ersten Kulturreihe zwischen 15. April und 1. Oktober fällt wohl rein zufällig in die Sommermonate (vgl. das früher über das geringe Lichtbedürfnis Gesagte). Der verschieden schnelle Ablauf erklärt sich wahrscheinlich aus verschieden starken Beimengungen von Bakterien.

Die Ursache kann entweder in dem Dünnerwerden der Gürtelbänder bei fortschreitender Zellverkleinerung liegen, also rein anatomischer Natur sein; oder aber die Teilungsfrequenz kleiner Zellen ist niedriger als die größerer; oder beide Ursachen wirken zusammen.

Ein etwaiges Dünnerwerden der Gürtelbänder ist nicht feststellbar, da die sehr geringe Zellgröße Messungen, die einigermaßen auf Exaktheit Anspruch erheben, nicht zuläßt. Doch kann das Vorkommen der Dickenabnahme der Gürtelbänder bei Diatomeen überhaupt nach MIQUEL'S Untersuchungen an anderen Objekten als erwiesen gelten und demnach auch für Navicula seminulum angenommen werden. Ein Sinken der Teilungsfrequenz läßt sich in Anbetracht der früher geschilderten Schwierigkeiten nicht sicher beweisen. Manche Indizien sprechen aber dafür: so die Tatsache. daß in Kulturen kleiner Zellen gebildete Bandkolonien wenigzellig bleiben; ferner die im allgemeinen geringere "Vitalität" kleiner Zellen, welche sich z. B. auch in einer stärkeren Empfindlichkeit gegenüber Schädigungen durch Bakterienwuchs äußert. Das Sinken der Vitalität wird vor allem an Zellen deutlich, die "unternormal" groß sind und bereits morphologisch erkennbare Störungen zeigen (vgl. weiter unten). Es ist anzunehmen, daß solche Störungen und Hemmungen nicht plötzlich beim Erreichen unternormaler (Fröße auftreten, sondern daß sie sich schon früher vorbereiten und sich auch in dem Sinken der Teilungsrate ausdrücken¹).

Der bisher geschilderte Verlauf der Entwicklung stellt den normalen Cyclus dar, der sich schematisch so ausdrücken läßt: Auxospore \rightarrow vegetative Zellen \rightarrow Auxospore. Es ist nun eine alte Streitfrage, was das Schicksal von Zellen ist, die an der Auxosporenbildung gehindert sind.

In Kulturen kleiner Zellen bilden niemals alle Zellen Auxosporen. Impft man konsequent von Stellen ab, wo wenig Auxosporen gebildet wurden, so läßt sich die weitere Entwicklung dieser kleinen Zellen verfolgen. In Kurve 3 sind die Messungen im Verlauf von $4^{1/2}$ und 11 Monaten eingetragen. Man sieht, daß die Zellen immer kleiner werden, allerdings langsamer als vor der Auxosporenbildung. Das Minimum der Länge, welches erreicht wurde, beträgt fast 3 μ . Das gleiche Ergebnis erzielt man — wie hier vorweggenommen sei — durch Kultur auf alkalischem KNOP-Agar mit Zusatz von NaCl. In diesem Fall unterbleibt die Auxosporen-

¹) NIPKOW (1927) hat das Sinken der Teilungsfrequenz für Planktonformen durch Untersuchung der im Lauf mehrerer Jahre sedimentierten Schalen nachweisen können.

bildung, das vegetative Wachstum und damit die Zellverkleinerung geht aber ungestört weiter — allerdings nicht unbegrenzt lang: Kulturen, welche nur 3—4 μ lange Zellen enthalten, gehen trotz sorgsamster Pflege ein. Bereits an 5 μ langen Zellen zeigen sich Störungen des Wachstums und morphologisch erkennbare Entwicklungshemmungen, die immer mehr zunehmen, bis sie schließlichzum Absterben führen.



1. T. 1930

Kurve 3 und 4. Navicula seminulum. Kurve 3. Verhalten der Apicalachsenlängen (Mittelwerte) in einer Klonkulturreihe; die senkrechten gestrichelten Linien bezeichnen die Auxosporenbildung; es wurden nicht nur die Auxosporen weiter kultiviert, sondern auch die von der Copulation ausgeschlossenen Zellen (untere Kurvenäste). Kurve 4. Erste strichpunktierte Linie = erstes beobachtetes Auftreten von Copulationen, ausgezogene Linien = Anfang und Ende der reichlichen Copulationen, letzte strichpunktierte Linie = Erlöschen der Copulationen.

Kurve 4

1. 11.

des Formwechsels ist es nötig, sich darüber klar zu werden, welche Zellen zur Auxosporenbildung überhaupt befähigt sind. Kurve 4 gibt die diesbezüglichen Messungen an dem in Kurve 3 dargestellten Klon. bzw. seinen Nachkommen wieder. In den Kurven 1-3 die gestrichelten stellen Linien das Übertragen von Auxosporen als Ausgangspunkt neuer Kulturreihen dar, sagen also über das Auftreten von Auxosporen vor und nach dem betreffenden Zeitpunkt nichts aus,

In Kurve 4 sind durch senkrechte Linien bezeichnet: das erste beobachtete Auftreten von Auxosporen (strichpunktiert), Anfang und Ende des massenhaften Auftretens (ausgezogen) und das Ende des Auftretens (strichpunktiert). Die Kurve zeigt, daß am 17. August Auxosporen auftraten, daß vom 10. September bis 12. November reichlich Auxosporen gebildet wurden und daß Mitte Dezember

0 1 TV 1929 die Auxosporenbildung erlosch. Da die Kurve Mittelwerte darstellt, lassen sich allerdings die Maximal- und Minimalwerte der Längen auxosporenbildender Zellen nicht direkt ablesen. Diesbezügliche Messungen ergaben: die größten Zellen, welche überhaupt in Auxosporenbildung gefunden wurden, besaßen eine Länge von $8,5 \mu$, die kleinsten waren $5,5 \mu$ lang. Die erste strichpunktierte Linie findet sich daher bevor, die zweite nachdem die Kurve den entsprechenden Mittelwert erreicht hat. Die Begrenzungslinien reichlicher Auxosporenbildung fallen mit den Mittelwerten zusammen¹).

Das Ergebnis dieser Kulturreihen ist also folgendes: Auxosporen bilden Zellen mit Längen von $8,5-5,5 \mu$; längere und kürzere Zellen bilden keine Auxosporen.

Das gleiche Verhalten zeigten sämtliche in der Zeit vom März 1929 bis Januar 1931 beobachteten Klon- und Massenkulturreihen, und zwar auch unter anderen Bedingungen gezogene²).

Um eine eventuelle Verschiebbarkeit der Grenzwerte der Auxosporenbildung zu beweisen, wurden zu den normalen Kulturen parallele Kulturen, und zwar in jedem Versuch wenigstens drei, angelegt. Als Impfmaterial wurden 6-8 μ , 10-15 μ und 4-5 μ lange Zellen verwendet. Als Kulturmedien dienten: 1 proz. Agar mit saurer 0,05 proz. KNOP-Lösung; 2 proz. alkalischer KNOP-Agar von $p_H = 9$; 2 proz. Agar mit Erddekokt; alkalische und sauere KNOP-Lösung, 0,01 und 0,05 proz.; alkalischer KNOP-Agar mit Zusätzen von Asparagin, Pepton, Inulin, Mannit, Rohrzucker, Traubenzucker. In den zuletzt genannten Kulturen traten bei stärkeren organischen Zusätzen so reichlich Bakterien auf, daß die Kulturen ausgeschaltet werden mußten; bei geringeren Zusätzen zeigte sich keine merkbare Verschiedenheit gegenüber reinem alkalischen KNOP-Agar. den anderen Kulturreihen erfolgte - entsprechend den in den Vorversuchen gewonnenen Erfahrungen - sehr verschieden schnelles Wachstum; am schlechtesten wirkte sauere KNOP-Lösung (ohne Agar). Doch trat in allen Kulturen, wenn auch verschieden reichlich, Auxosporenbildung ein, allerdings nur dann, wenn die Zellen Längen von 8,5-5,5 μ besaßen. Die Intensität der Auxo-sporenbildung, d. h. das Zahlenverhältnis zwischen vegetativen und

¹) Das Ziehen der Linien ist natürlich etwas willkürlich, da vereinzelte Auxosporen übersehen werden können und die Feststellung "reichlicher" Bildung subjektiv ist. Zudem kann sich der Zeitpunkt infolge einer eben erfolgten Überimpfung verschieben.

²⁾ Ausnahmen: die später erörterten NaCl- und Dunkelversuche.

auxosporenbildenden Individuen war direkt proportional dem Gedeihen der Kulturen, d. h. der (geschätzten) Höhe der Teilungsfrequenz. In der mit sauerer KNOP-Lösung angesetzten Kultur, in welcher nur sehr kümmerliches Wachstum erfolgte, traten ganz vereinzelt Auxosporen auf; reichlicher war die Auxosporenbildung auf sauerem KNOP-Agar, wo auch das allgemeine Wachstum etwas lebhafter war. Analog verhielten sich die anderen Kulturen.

In weiteren Kulturen von über $8,5 \mu$ langen Zellen wurde versucht, durch "Chocwirkung" Auxosporenbildung auszulösen. Je zwei frisch geimpfte alkalische KNOP-Agarplatten wurden bis zu 24 Stunden im Kälteschrank bei 4°C aufgestellt und dann wieder in Zimmertemperatur gebracht. Andere Platten wurden vorübergehend bei 34°C gehalten, wieder andere 12, 24 und 48 Stunden unmittelbar an der künstlichen Sonne beleuchtet. Außer einzelnen Schädigungen (namentlich in den länger dauernden Lichtversuchen) war keine Wirkung zu beobachten. Ebenso wirkungslos blieb tagelange Verdunklung. Dieses Verhalten ist insofern nicht erstaunlich, als die gleichen Temperatur- und Lichtveränderungen auch auf Zellen von $8,5-5,5 \mu$ Länge keine die Auxosporenbildung fördern de Wirkung ausüben, sondern indifferent oder schädlich sind.

Demnach ist es wahrscheinlich, daß die Größenwerte der Zellen, innerhalb welcher in den Kulturen Auxosporen gebildet werden, nicht zufällige, durch die Art der Kultur bestimmte sind. Die Werte bleiben ja bei weitgehender Veränderung gleich. Daß Auxosporen aus Zellen anderer Größenklassen unter keinen Umständen gebildet werden können, läßt sich naturgemäß nicht beweisen, es scheint dies jedoch — auch auf Grund meiner Gomphonema- und Eunotia-Versuche und zahlreicher extensiv und intensiv betriebener Freilandbeobachtungen — nicht nur sehr wahrscheinlich, sondern als die einzig berechtigte Annahme. Man kann daher festhalten: eine Voraussetzung für den Eintritt der Auxosporenbildung von Navicula seminulum ist die durch die Länge von $8,5-5,5\,\mu$ bestimmte Zellgröße. Ist diese Voraussetzung erfüllt, so kann Auxosporenbildung erfolgen.

Auxosporenbildung muß aber nicht eintreten, auch wenn die Voraussetzung der "richtigen" Zellgröße gegeben ist. Damit ergibt sich die Frage nach der Natur der Faktoren¹), welche die Auxo-

¹) Das Wort "Faktor" ist hier und im folgenden nicht im genetischen, sondern in einem allgemeinen physiologischen Sinn zu verstehen.

sporenbildung auslösen. Nun ist die Auxosporenbildung bei Navicula seminulum mit einem Sexualakt verbunden: zwei Zellen der "richtigen" Größe legen sich aneinander, machen die Reduktionsteilung durch und bilden Gameten; die Gameten verschmelzen zur Zygote, die zur Auxospore heranwächst. Diese Teilvorgänge sind bei Navicula seminulum fix miteinander verbunden: es kommt nicht vor, daß Auxosporen ohne vorangegangenen Sexualakt entstehen. Die Bedingungen, welche die Auxosporenbildung nach sich ziehen, sind also gleichzeitig Sexualität auslösende Faktoren.

Eine genaue, rein physiologische Analyse der Außenfaktoren wurde im Rahmen meiner Untersuchungen nicht vorgenommen; ihre Voraussetzung wären absolute Reinkulturen. Doch ergeben sich aus meinen Kulturen bestimmte allgemeine Hinweise, die das Wesentliche mit aller Klarheit erkennen lassen.

Ein gemeinsames Verhalten aller nach den bisher erwähnten Methoden angelegten Kulturen liegt darin, daß die sexuelle Fortpflanzung und damit die Auxosporenbildung um so intensiver eintritt, je höher die Teilungsfrequenz, je besser also das Wachstum im gegebenen Zeitpunkt ist. Die Vorgeschichte der Zellen vor Erreichen der geeigneten Größe ist bedeutungslos. Als wachstumfördernde Faktoren können ganz grob betrachtet werden: ausreichende mineralische Ernährung (vor allem wohl kein Stickstoffmangel), eine dazu im richtigen Verhältnis stehende Lichtintensität, ein p_H-Wert von ± 8, Kultur auf der Agaroberfläche, Zimmertemperatur, schließlich minimaler Wuchs von schädlichen Begleitorganismen (Bakterien). Daß wirklich gerade diese Faktoren, welche an über 8,5 μ und unter 5,5 μ langen Zellen das Optimum des vegetativen Wachstums bewirken, an Zellen von Copulationsgröße das Zustandekommen der größten Copulationsfreudigkeit gestatten, läßt sich auf zwei Wegen zeigen: einmal durch genaues Verfolgen des Verhaltens von Zellen von Copulationsgröße unter optimalen Bedingungen, zweitens, allerdings nur als argumentum ad hominem — durch mißglückte Versuche, die sexuelle Fortpflanzung auf die bei anderen Protisten geübte Weise (z. B. durch Herstellung von irgendwie im Gegensatz zum vegetativen Wachstum stehenden Bedingungen) auszulösen.

Impft man Zellen von Copulationsgröße aus einer gut gewachsenen Kultur auf eine frische Platte von alkalischem KNOP-Agar, so zeigt sich zunächst das gleiche Verhalten wie bei jeder Übertragung: die Zellen kriechen umher. Nach 2 Tagen bemerkt man einige, nach 3 Tagen viele und nach 4 Tagen sehr zahlreiche unbeweglich gewordene Zellen, die sich paarweise aneinander gelegt



Fig. 2a.



Fig. 2b.

Fig. 2. Navicula seminulum. Copulation auf einer Agarkultur: a jüngere Stadien (Mitte rechts und unten Endphase des Übertritts des J Gameten, in den übrigen Paaren junge Zygoten); b fertiggestellte Zygoten. Mikrophoto nach dem Leben (ZEISS Apo 20, 0,65).

seltener kriechende Zellen vorhanden. Nach dem achten Tag beginnen die Zellen Assimilate zu stapeln und stellen allmählich die

haben. Am vierten Tage befinden sich die jüngsten Paare im Stadium der Reduktionsteilung. die ältesten haben bereits Zygoten oder eben heranwachsende Auxosporen gebildet (Fig. 2, 3). Zwischen den Copulationspaaren oder bei dichter Lagerung in unmittelbarer Berührung mit ihnen liegen Zellen. die sich vegetativ teilen, andere Zellen kriechen umher. Nach 8 Tagen findet man vorwiegend fertige Auxosporen, Auxosporen, welche die erste Teilung durchgemacht haben und unbewegliche kleine Zellen. Nur ganz vereinzelt, und zwar an den Rändern der Zellansammlungensind

noch junge Copu-

lationspaareoder

26

Teilungen ein. Die aus den Auxosporen gebildeten Tochterzellen (Erstlingszellen) bleiben fast immer so, wie sie entstanden sind,



Fig. 3a.

Fig. 3b.

nebeneinander liegen; selten beginnen sie zu kriechen, offenbar dann,wenn sie aus frühzeitig gebildeten Paaren stammen.

Das Verhalten einer solchen Kultur stimmt also von der Copulation abgesehen — ganz mit dem früher von vegetativen Kulturen geschilderten überein. Der



vegetativen Fig. 3. Navicula seminulum, wie Fig. 2: spätere Stadien: en geschilüberein Der

Ablauf ist hier wie dort aus der allmählichen Erschöpfung verständlich. Es ist ersichtlich, daß die Copulation in der ersten Phase der Entwicklung beginnt und vor der Erschöpfung der Kultur beendet ist. Besonders sinnfällig ist der Umstand, daß die Auxosporen sich in situ teilen können¹). Zu einer zweiten Teilung reichen die Nährstoffe allerdings nicht mehr hin, wie an den Inhaltsstoffen der Zellen unmittelbar ersichtlich ist.

Für das Verständnis der wirkenden Faktoren gibt auch das verschiedene Verhalten von aus jungen und aus alten Kulturen überimpften Zellen einen Fingerzeig. Zellen, die aus 8 Tage alten Kulturen überimpft werden, bilden am ersten und zweiten Tag gleich wieder Copulationspaare. Zellen aus 3—4 Wochen alten Kulturen müssen sich "erholen"; sie bauen ihre Reservestoffe ab und beginnen erst am dritten oder vierten Tag zu copulieren. Noch längere Zeit benötigen Zellen, welche intensiver Beleuchtung ausgesetzt waren. Zellen, die viel Assimilate führen, copulieren nicht, ebensowenig Zellen, die im Inhalt gar keine Assimilate zeigen (solche Zellen lassen sich durch sehr schwache Beleuchtung erzeugen). Die größte Copulationsfreudigkeit wie auch die lebhafteste Teilungsfrequenz besitzen Zellen mit wenig bis mäßig viel Inhaltsstoffen.

Nach diesen Erfahrungen läßt sich bereits erwarten, daß sich die sexuelle Fortpflanzung mit den seit KLEBS bei vielen Protisten erfolgreich angewendeten Methoden nicht auslösen lassen würde. So versagen tatsächlich die Versuchsanstellungen, welche ein Übergewicht der organischen Ernährung über die anorganische bezwecken, wie intensive Beleuchtung und Zuckerfütterung. Ebenso ergebnislos verlaufen Versuche, die sexuelle Fortpflanzung mit dem in letzter Zeit geübten Anreicherung sverfahren auszulösen²).

Somit zeigt sich als vorläufiges Ergebnis, daß die Faktoren, welche an Zellen der richtigen Größe Sexualität und Auxosporenbildung "auslösen", von den das vegetative Wachstum fördernden Faktoren nicht zu unterscheiden sind.

Es erhebt sich allerdings die Frage: warum copulieren auf frisch mit geeigneten Zellen geimpften Platten nicht alle Zellen? Tatsächlich wird ja eine solche Kultur durch die Auxosporenbildung nicht vollständig aufgebraucht, vielmehr bleibt ein mehr oder weniger beträchtlicher Rest vegetativer Zellen zurück.

Eine leicht erkennbare Ursache liegt darin, daß nicht alle Zellen einen Partner finden. An Stellen der Platten, wo mehr nicht-

¹) Wären die Nährstoffe im Zeitpunkt der Copulation — eventuell lokal infolge dichter Ansammlung von Zellen — erschöpft, so würde keine Teilung der Auxosporen erfolgen können.

²) Für solche Versuche wurden größere Zellmengen von Agarplatten abgespült und zentrifugiert.

copulierende als copulierende Zellen vorhanden sind, reicht diese Erklärung aber nicht aus. Es scheint mir wahrscheinlich, daß an solchen Stellen zu reichlicher Bakterienbewuchs sich schädlich bemerkbar macht. Denn aus dem Verhalten sehr gut gedeihender, fast bakterienfreier Kulturen kann man schließen, daß in absoluten Reinkulturen alle Zellen — abzüglich jener zufällig keinen Partner findenden — copulieren würden. Diesem "Idealfall" kamen einige meiner Kulturen recht nahe, in vielen erfolgte an manchen Stellen fast 100 proz. Copulation. Es ist — abgesehen von der verschiedenen Dichte des Bakterienbewuchses — kein Anhaltspunkt dafür vorhanden, daß außer den allgemeinen in der Kultur vorhandenen Bedingungen noch andere, von Stelle zu Stelle wechselnde Faktoren maßgebend wären ¹).

Die bisherigen Erfahrungen lassen sich mit anderen Worten folgendermaßen ausdrücken: werden die Nachkommen von Auxosporen unter gleichbleibenden optimalen oder doch "günstigen" Wachstumsbedingungen auf 2proz. alkalischem KNOP-Agar gezogen, so tritt bei Unterschreiten einer bestimmten Zellgröße Copulation und Auxosporenbildung ein. Die einzige Änderung, die in einer auxosporenbildenden Kultur einer bis zu diesem Zeitpunkt vegetativ sich verhaltenden Reihe erfolgt, ist bei Gleichbleiben sämtlicher Außenfaktoren die Zellgröße. In diesem Sinn kann man sagen, daß die Zellgröße selbst einen auslösenden Faktor darstellt.

Die Zellgröße wirkt jedoch als auslösender Faktor nur dann, wenn bestimmte andere Bedingungen realisiert sind (die vorläufig von den das vegetative Wachstum bedingenden Faktoren nicht unterschieden werden konnten). Rückt man diese Faktoren in den Vordergrund, so erscheint der Größenfaktor bloß als Voraussetzung.

Daß das Erreichen der geeigneten Zellgröße allein keine Bedeutung für die Auslösung hat, ergibt sich von selbst daraus, daß

¹) Es sei in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen, daß auch z. B. bei Cocconeis placentula am natürlichen Standort nicht alle Zellen copulieren, obwohl die Möglichkeit dazu gegeben erscheint. Auf im Lunzer Seebach ausgelegten Objektträgern (vgl. den Abschnitt über Cocconeis) bildet die Alge oft einen fast reinen, fast lückenlos zusammenhängenden Aufwuchs. Viele hunderte, eng aneinander liegende Zellen haben die gleiche Größe; dennoch copulieren nur relativ wenige (vgl. Fig. 73, 74), obwohl alle Zellen unter den gleichen Bedingungen stehen.

Zellen der richtigen Größe jederzeit durch Herstellung von — allgemein gesagt — "ungünstigen" Bedingungen an der Copulation gehindert werden können. Viel wichtiger ist die Tatsache, daß Copulation und Auxosporenbildung auch unter sehr günstigen allgemeinen Wachstumsbedingungen unterbleiben können.

Am 11 November 1929 wurden drei Klone und zwei Massenkulturen von 2 proz. alkalischem KNOP-Agar auf Platten der gleichen Zusammensetzung mit einem Zusatz von NaCl gebracht¹). Auf die gesamte Menge bezogen betrug der Kochsalzgehalt 0,1 Proz. In den nächsten Wochen wurde die NaCl-Konzentration allmählich gesteigert²). Seit 8. Januar 1930 wurden die Kulturen auf 1 proz. NaCl + alkalischer KNOP-Agar gezogen. Zwei der verwendeten Klone enthielten am 11. November 1929 durchschnittlich 10 μ lange Zellen. Am 17. Januar 1930 betrug die durchschnittliche Länge 6.5μ . Das Wachstum war also mit normaler Schnelligkeit erfolgt: ebenso bot das makro- und mikroskopische Aussehen der Kulturen das gewohnte Bild und auch die Art und Dauer der Phasen nach frischer Überimpfung (Kriechen, Festheften, Koloniebildung) waren die gleichen. Es unterblieb jedoch die Copulation und Auxosporenbildung. Trotz aufmerksamster und wiederholter eingehender Beobachtung dieser Kulturen und zahlreicher in der Folgezeit angelegten Zweigkulturen ließ sich keine einzige Auxospore noch irgendein Ansatz zu einer Paarbildung feststellen. Es handelt sich also nicht etwa um eine bloße Hemmung der späteren Ausgestaltung der Zygote, sondern um eine völlige Sistierung der sexuellen Fortpflanzung überhaupt.

Am 17. Januar 1930 wurde von den beiden NaCl-Klonen auf gewöhnlichen Nährboden (2 proz. alkalischer KNOP-Agar) abgeimpft. Am 22. Januar waren diese Platten von jungen und fast reifen Auxosporen übersät. In den parallelen, am 17. Januar auf NaCl-Agar frisch übertragenen Kulturen trat keine Copulation ein. Am 27. Januar wurde von den auf gewöhnlichem Nährboden übertragenen Zellen auf NaCl-Agar zurückgeimpft. Die früher gebildeten Auxosporen teilten sich lebhaft, doch unterblieb jede Andeutung einer neuerlichen Copulation der kleinen Zellen. Am

 $^{^{\}rm 1}\!)$ Es wurde das gewöhnliche im Handel befindliche sog. "jodierte" Kochsalz verwendet.

²) Wie sich später herausstellte, ist die allmähliche Gewöhnung überflüssig, da die Zellen plötzliche Übertragung in höhere NaCl-Konzentrationen ohne Schaden ertragen.

13. Februar wurden diese Kulturen wieder auf gewöhnlichen Agar gebracht; prompt erfolgte wieder Copulation, allerdings infolge der bereits gesunkenen durchschnittlichen Zellgröße weniger reichlich als das erstemal.

Andere ähnliche Versuche verliefen vollständig gleichsinnig. Von besonderem Interesse ist das Verhalten einer Kulturreihe, die mit Zellen mit einer Länge von $\pm 13 \mu$ begonnen wurde. Copulation trat bei Übertragung auf NaCl-freien Nährboden erst dann ein, als die Zellänge auf 8 μ gesunken war.

Diese Versuche zusammengenommen mit den früheren zeigen:

1. Die Copulation von Zellen geeigneter Größe tritt zwar nur unter günstigen Wachstumsbedingungen ein. Es gibt jedoch verschiedene "günstige" Wachstumsbedingungen, z. B. solche, die optimales vegetatives Wachstum ermöglichen, aber die sexuelle Fortpflanzung ausschließen.

2. Die Zahlenwerte der Copulationsgröße lassen sich auch durch einschneidende Veränderungen des Mediums, wie es die copulationshemmende NaCl-Wirkung ist, nicht verschieben.

Da es unwahrscheinlich war, daß die NaCl-Wirkung oder der ihr wohl zugrunde liegende Vorgang der Verschiebung der osmotischen Werte¹) "spezifisch" ist, wurde versucht, die gleiche oder eine ähnliche Wirkung durch eine andere, möglichst verschiedene Behandlungsweise zu erzielen. Dies gelang durch die Variation der Lichtintensität.

Nach einigen orientierenden Vorversuchen wurden am 3. April 1930 zwei mit Zellen von Copulationsgröße geimpfte Platten von 2 proz. alkalischem KNOP-Agar (ohne NaCl-Zusatz) unmittelbar am Fenster, zwei mit durchsichtigem Papier überzogene Parallelkulturen in 3 m Entfernung vom Fenster aufgestellt. Am 7. April waren in den voll beleuchteten Kulturen reichlich Zygoten vorhanden, in den verdunkelten Kulturen war aber keine Copulation eingetreten. In den Dunkelkulturen erfolgte deutliches, wenn auch mäßiges Wachstum und die Zellen führten wenig Assimilate. In solchen Dunkelkulturen wurden prompt Auxosporen gebildet, wenn sie — bei längerer Versuchsdauer nach Übertragung auf frischen Nährboden — an das Fenster gebracht wurden.

Es gibt also eine bestimmte Lichtintensität, die vegetatives wenn auch nicht optimales — Wachstum zuläßt, aber den Eintritt

¹) Damals waren zwar die Versuche CHOLNOKY'S (1928) die Auxosporenbildung durch Änderung des osmotischen Drucks auszulösen, bekannt, nicht aber die Schrei-BER'S (1931).

der sexuellen Fortpflanzung verhindert. Da die geringe Lichtintensität als Schädigung aufgefaßt werden kann — was die NaCl-Wirkung nicht ist — sind diese Versuche weniger "elegant" ¹). Aus den NaCl- und Lichtversuchen ergibt sich folgende all-

Aus den NaCl- und Lichtversuchen ergibt sich folgende allgemeine Sachlage.

Man kann in Kulturen von mäßig bis optimal wachsenden Zellen durch Veränderung bestimmter Außenbedingungen willkürlich sexuelle Fortpflanzung auslösen, — allerdings nur dann, wenn die Zellen die entsprechende Größe besitzen. Nehmen wir an, daß einem Experimentator zufällig Zellen von Copulationsgröße zur Verfügung stehen und er ausschließlich mit diesen seine Versuche anstellt, so wird er sich seine Meinung über die willkürliche Auslösung der sexuellen Fortpflanzung bilden, die mit der bekannten, seit den Untersuchungen von KLEBS an verschiedenen Protisten bestätigten Auffassung übereinstimmt. Diese Meinung würde jedoch im Fall der Diatomeen nicht das Richtige treffen, da der wesentliche Faktor der Zellgröße dem Beobachter völlig entgangen wäre. Bei einem Objekt wie Navicula seminulum würde sich der Irrtum infolge des schnellen Ablaufs des Entwicklungscyclus bald aufklären; bei anderen Objekten mit viel langsamerer Entwicklung, bei welchen der Zeitraum zwischen maximaler und minimaler Copulationsgröße viele Monate beträgt (vgl. z. B. Gomphonema parvulum), könnte die Sachlage leichter verkannt werden. Besonders Beobachtungen an copulierenden Zellen sehr verschiedener Größen im Freiland können suggestiv wirken und die Annahme nahelegen, daß - mit der stillschweigenden Ergänzung: nur - Außenbedingungen die Copulation auslösen.

In Wirklichkeit beruht das Eintreten der sexuellen Fortpflanzung und damit der Auxosporenbildung auf dem Zusammenspiel von zwei verschiedenen Faktorenkomplexen, nämlich auf der Zellgröße (bzw. den durch sie in der Zelle hergestellten inneren physiologischen Zuständen) und auf den physikalischen und chemischen Außenbedingungen. Man kann also bei konstanten optimalen Außenbedingungen die Zellgröße, oder bei konstanter optimaler Zellgröße die Außenbedingungen variieren; immer tritt Auxosporenbildung nur dann ein, wenn beide Faktorenkomplexe optimal sind (vgl. im übrigen den Allgemeinen Teil).

¹) Andere Lichtversuche zeitigten das gleiche Ergebnis. Solche Versuche sind allerdings wenig "sauber", da sich die richtige Lichtdosis schwer finden läßt: bei zu niedriger Intensität unterbleibt auch das vegetative Wachstum, bei zu hoher werden je nach dem Grad wenig bis viele Zygoten gebildet.

2. Morphologie.

Vegetative Zellen.

Meine Bestimmung der Art als seminulum wurde von Hustedt (Bremen) brieflich bestätigt 1); doch fehlt in meinem Material meist die für die Art charakteristische mittlere Anschwellung der Zellen oder ist nur schwach angedeutet.

Die Zellen sind nach den drei Raumrichtungen symmetrisch, besitzen also drei gerade, isopole Achsen, wie es für die Gattung charakteristisch ist. Der Schalen umriß ist lang- bis breit-elliptisch und zeigt manchmal eine sehr leichte Auftreibung in der Mitte oder eine Zuspitzung an den Enden (Fig. 4-7). Die Schalenzeichnung besteht aus leicht radialen, feinen, aber bereits an in Wasser

liegenden Zellen eben sichtbaren Querstreifen. In der Mediane der Schalen verläuft die Raphe, welche von einem schmalen strukturlosen Saum, der Axialarea, begleitet wird. Die Axialarea verbreitert sich in der Mitte der Schale zur Zentralarea, die an beiden Seiten von drei oder — meist bei kleinen Zellen — von zwei verkürzten Querstreifen begrenzt wird. Von der idealen geometrischen Form kommen oft leichte Abweichungen vor, welche die Fig. 4. Navicula seminulum. Schale Symmetrie etwas stören.

Der Chromatophor ist eine Platte, die der einen Zelle. Schale anliegt und auf die Gürtelseiten übergreift.

An den beiden den Zellpolen zugekehrten Enden befindet sich ein tiefer Einschnitt, so daß der Chromatophor eine H-förmige Gestalt erhält (Fig. 5). Im Mittelstück. aber etwas exzentrisch, liegt ein Pyrenoid²); es zeigt im Leben, deutlicher in fixierten und gefärbten Präparaten eine oder seltener zwei Vakuolen. Die Zellmitte nimmt die für die meisten pennaten charakteristische Plasmabrücke ein, in welcher der Kern liegt.

Über Einzelheiten des Zellinhalts läßt sich infolge der sehr geringen Größe kein ganz befriedigendes Bild gewinnen. So ist nicht sicher entscheidbar, ob das Pyrenoid im Chromatophor eingebettet oder seiner Innenseite angelagert ist. Es springt gegen das Zell-



einer mittelgroßen Mikrophoto, ZEISS Apo 90, 1,30.

¹) Vgl. die Anm. auf S. 15.

²) Da die Diatomeen keinen Stärkestoffwechsel besitzen, fehlt dem Pyrenoid die bei Chlorophyceen u. a. vorhandene Stärkehülle. Solche nackte Pyrenoide kommen außer bei Diatomeen auch bei Heterokonten und Chrysophyceen vor (vgl. Geitler, 1926).

innere stark vor (Fig. 5 b) und man gewinnt zunächst den Eindruck, als ob es im Plasma läge. Wahrscheinlich ist es aber in Wirklichkeit von einer dünnen Haut des Chromatophors umgeben¹).

Der Kern ist nur in besonders gut gelungenen Präparaten in manchen Zellen deutlich erkennbar. Am geeignetsten erwies sich die Fixierung von Ausstrichen mit FLEMMING-BENDA und Färbung mit Safranin-Lichtgrün. Weniger brauchbar sind im allgemeinen mit Sublimatalkohol fixierte und mit Eisenalaun-Hämatoxylin gefärbte



Fig. 5. Navicula seminulum, große Zellen: a nach dem Leben (kombiniertes Oberflächen- und Durchschnittsbild des Chromatophors mit Pyrenoid, letzteres vakuolisiert); b fixiert und gefärbt (FLEMMING-BENDA, Safranin-Lichtgrün), optischer Schnitt durch Chromatophor mit Pyrenoid (links) und Kern (rechts). Präparate. Es zeigt sich, daß der Kern meist nicht — wie bei ähnlich gebauten größeren Formen — im Zentrum der Zelle liegt, sondern entweder in der Richtung der geometrischen Längsachse (der Apicalachse) verschoben oder in eine Ecke zwischen Schale und Gürtel gedrängt ist. Der Kern rückt somit von dem in gleicher Höhe befindlichen, weit vorspringenden Pyrenoid ab: ebenso zeigt auch das Pyrenoid eine veränderliche Lage: es befindet sich regelmäßig nicht in der Mediane einer Schale, sondern in einer Ecke, erscheint also in Schalenansicht der Zelle einem Gürtel, in Gürtelansicht einer Schale angelagert. Auf dem Querschnitt der Zelle, der rechteckig ist, sieht man dann Kern und Pyrenoid in größtmöglicher Entfernung voneinander, nämlich an den Enden einer Diagonale oder überhaupt in verschiedenem Niveau liegen. Der Symmetrie der Schalen entspricht somit keine gleichwertige Symmetrie des Zellinhalts. Diese eigentüm-

lichen Verhältnisse erklären sich aus einem Raummangel im Zellinnern²).

Während des Entwicklungscyclus erfahren die Schalen bemerkenswerte Gestaltsveränderungen. Auf Fig. 6 sind Zellen aus einer Kultur von Anfang Oktober 1929 abgebildet, die auf einen Mitte April isolierten Klon zurückgehen (= Kurve 3). Fig. a gibt

¹) Bei allen bisher untersuchten Diatomeen liegt das Pyrenoid innerhalb des Chromatophors. — Außerhalb vom Chromatophor gelagerte Pyrenoide sind für Cryptomonaden bezeichnend.

²) Vgl. die Erörterungen im Allgemeinen Teil über die Beziehungen von Zellgröße und Organisation.

das Aussehen einer der zuletzt aus Auxosporen entstandenen Zellen wieder, b—e zeigen Zellen von Copulationsgröße, f Zellen von Minimalgröße, die von Zellen, welche im Mai nicht copuliert hatten, abstammen (vgl. die Kurve). Auf der Abbildung sind also drei Generationen von Zellen, die durch Inzucht gewonnen wurden, zu sehen: f gehört zur Parentalgeneration, b—e zur f_1 -Generation, a zur f_2 -Generation.

Die auffallendste Veränderung liegt in der durch den bekannten Teilungsmechanismus bedingten Verkürzung der Apicalachse. Mit dieser Verkürzung ist keine gleich starke Verkürzung der Transapicalachse verbunden: Schalen von halber Länge sind nicht um die Hälfte schmäler, sondern



Fig. 6. Navicula seminulum. Zellen aus drei durch Inzucht gewonnenen Generationen aus einer Klonkulturreihe: f P-Generation, b—e f_1 -Generation, a f_2 -Generation.

fast gleich breit wie die langen Schalen. Kleinere Zellen werden also relativ breiter, wodurch sich die Architektonik der Zellen merklich verändert. Folgende Übersicht gibt die Zahlenwerte:

	Apicalachse	Transapicalachse
Unmittelbare Nachkommen der Auxosporen	$16-18 \mu$	\pm 4,5 μ
Zellen von Copulationsgröße	6—8 "	\pm 3,5 "
Zellen von Minimalgröße	± 4 "	±3 "

Die zweite kürzere Achse der Zellen, die die Schalen verbindende Pervalvarachse, erfährt während des Entwicklungscyclus eine geringe Verkürzung. Die Feststellung dieser Verhältnisse ist nicht ganz einfach, da sich ja der Abstand der Schalen von einer Zellteilung bis zur nächsten ändert: unmittelbar nach der Teilung ist der Abstand von einer Mutterschale zu einer Tochterschale halb so groß wie der Abstand der Mutterschalen unmittelbar vor der Teilung. Die Schalen einer eben gebildeten Tochterzelle rücken im selben Maß auseinander wie das Gürtelband der neu gebildeten Schale heranwächst. Bei Beginn einer neuen Teilung entfernen sich die Schalen so weit voneinander, daß sich die Gürtelbänder eben noch berühren, während sie sich während der Zellruhe in einer breiten Zone übergreifen. Um die Längenverhältnisse verschieden großer Zellen zu bestimmen, ist es also nötig, vergleichbare Stadien zugrunde zu legen. Es wurden daher die Abstände der Schalen von Zellen nach eben vollzogener Kernteilung, d. h. während des ersten Sichtbarwerdens der Tochterschalen gemessen. Die auf diese Weise gefundenen Werte sind innerhalb der Fehlergrenzen und abgesehen von vereinzelten Ausnahmen nahezu konstant, aber bei großen Zellen durchschnittlich größer¹).

Nimmt man die Pervalvarachse als konstant an - was bei Navicula seminulum nicht ganz richtig ist -, so hängt die Volumsveränderung der Zellen nur von zwei Variabeln ab, nämlich von der Länge der Apical- und der Transapicalachse. Der Vergleich der Flächeninhalte der Schalen gibt daher annähernd ein Bild der Volumenverhältnisse. Zur Bestimmung der Flächeninhalte wurden Schalen in stark vergrößertem Maßstab auf Millimeterpapier gezeichnet und die Quadrate ausgezählt. Das Ergebnis aus mehreren Zählungen verschiedener Zellformen bei einer angenommenen Länge und Breite von 16 μ : 4,5 μ , 8 μ : 3,5 μ und 4 μ : 3 μ war im Durchschnitt: 60:22:10. Daraus folgt — wie ja schon aus den Zahlenwerten der Achsen ersichtlich ist — daß sich das Volumen weder kubisch noch quadratisch ändert, sondern annähernd linear mit der Apicalachse sinkt (4:2:1) plus einer Korrektur, die sich aus der Verkürzung der Transapical- und Pervalvarachse ergibt. Von einer Konstanz des Volumens, wie sie RICHTER für Nitzschia putrida angibt, ist keine Rede²).

Die Folge des verschieden schnellen Kürzerwerdens der Apicalund Transapicalachse ist ein veränderter Habitus der Zelle. Die Schalenzeichnung bleibt dagegen ziemlich unverändert. Eine geringfügige Veränderung besteht darin, daß große Schalen an den Seiten der Zentralarea vorherrschend drei, kleine Schalen aber

²) RICHTER'S Angaben scheinen auf manchen falschen Voraussetzungen zu beruhen (vgl. den Allgemeinen Teil).

¹) Ähnlich verhalten sich andere — wahrscheinlich die meisten — Diatomeen. Die Ursache für die Verkürzung der Pervalvarachse liegt dann darin, daß mit sinkender Zellgröße und abnehmender Schalendicke die Schalenmäntel und auch die Gürtelbänder an Breite abnehmen, was sich an größeren Arten durch Messung direkt feststellen läßt (vgl. z. B. Achnantes inflata). Doch folgen sicher nicht alle Formen diesem Schema. An Gomphonema parvulum, Eunotia formica u. a. läßt sich unmittelbar beobachten, daß die Breite der Schalenmäntel und Gürtelbänder — wenigstens praktisch — konstant ist. Bei Navicula seminulum läßt sich infolge der ungünstigen optischen Verhältnisse die direkte Messung der Breite der Schalenmäntel und Gürtelbänder nicht durchführen (Schalenmantel und Gürtelbänd erscheinen völlig einheitlich); dies wäre aber für eine exakte Wiedergabe der Verhältnisse nötig.
immer nur zwei verkürzte Querstreifen ausbilden (Fig. 6). Ausnahmsweise kommen zwei Streifen auch an großen Zellen vor (Fig. 7c). Hierbei handelt es sich nicht etwa um Rasseneigentümlichkeiten, da derartige Schwankungen in Klonen auftreten. Eine weitere Veränderung drückt sich in einem leichten Zusammenrücken der Streifen aus: große Zellen besitzen meist 18—20 Streifen, unter 10 μ kleine Zellen meist 20—21 Streifen in 10 μ . Doch kommen auch bei annähernd gleicher Zellgröße dichter und lockerer gestreifte Zellen vor (Fig. 6, 7)¹).

Ganz kleine Zellen (Fig. 6f) lassen aus optischen Gründen keine Raphe erkennen. Auch die Querstreifen erscheinen nur am Rand

der Schalen deutlich. Im übrigen fügen sie sich der eben geschilderten Gesetzmäßigkeit ein.

Die Variationen des Zellumrisses, der Zentralarea und der Streifendichte wurden eingehend an Klonen und ihren Nachkommen bei Inzucht bis f_2 studiert. Dabei wurden mehrmals auffallend gestaltete — also z. B. deutlich schiffchenförmige, oder relativ breite oder sehr weit gestreifte — Zellen isoliert und

weitergezogen. Es zeigte sich jedoch in allen Fällen, daß es sich nicht um Mutanten oder herausmendelnde Typen, sondern um extreme Modifikationen der natürlichen Variationsreihe handelte.

Etwas abweichend gestaltet sind die Auxosporen. Die Schalen zeigen eine starke Wölbung, die mit dem Fehlen des Gürtelbandes zusammenhängt, so daß die Zellen in der Gürtelansicht uicht einfach rechteckig, sondern fast schiffchenförmig aussehen. Bei der ersten in der Auxospore ablaufenden Teilung werden die Tochterschalen aber bereits flach angelegt. Die dabei entstehenden beiden Erstlingszellen besitzen daher eine gewölbte und eine ebene Schale und zeigen in Gürtelansicht fast das Aussehen einer *Cymbella*.

Eine auffallende Veränderung tritt an Zellen unterhalb der Copulationsgröße ein. In Gürtelansicht erscheinen die meisten dieser extrem kleinen Zellen abnorm breit; sehr häufig liegen auch die



Fig. 7. Navicula seminulum. Variabilität der Zellen in einem Klon.

¹) Diese Beobachtungen stimmen mit den bisherigen an Freilandmaterial gewonnenen Ergebnissen überein. Bekanntlich spielt die Dichte der Zeichnungselemente in der Systematik eine große Rolle.

beiden Schalen einer Zelle nicht parallel, sondern schließen einen spitzen Winkel ein (Fig. 8). In diesem Verhalten drückt sich eine Teilungshemmung aus: die Schalen rücken so weit auseinander, wie es während der Kernteilung der Fall zu sein pflegt; die Vorbereitung zur Teilung wird also durchgeführt, die eigentliche Teilung unterbleibt aber. Der Prozentsatz solcher "verunglückter" Zellen steigt mit dem Alter der Kulturen: die erste oder die beiden ersten Teilungen werden von allen frisch geimpften Zellen durchgeführt, die späteren Teilungen bleiben jedoch größtenteils "stecken". Nach abermaliger Überimpfung können sich die Zellen wieder teilen. Je kleiner jedoch die Zellen werden, desto teilungsunfähiger werden sie. Das schon früher erwähnte Sinken der Teilungsfrequenz findet dabei seinen morphologischen Ausdruck in der Gürtelbreite; dazu



Fig. 8. Navicula seminulum. "Unternormalgroße" Zellen in Gürtellage; "gomphonematoider" Habitus. gesellt sich als Abnormität die Keilform der Zelle. Das Gesamtbild trägt unverkennbar das Zeichen einer Depression, deren Gründe in der Organisation der Art liegen müssen. Rein theoretisch könnte man zwar annehmen, daß sich für extrem kleine Zellen besondere Kulturbedingungen herstellen ließen, unter welchen derartige Depressionen

ausblieben. Tatsächlich wäre aber eine solche Annahme durch nichts gestützt. Es ist sicher, daß die in meinen Kulturen herrschenden Bedingungen weitaus günstiger waren, als sie jemals im Freiland realisiert sind: unter natürlichen Bedingungen kommen Zellen von so geringer Größe, wie sie in den Kulturen erzielt werden konnten, nicht vor.

Sexuelle Fortpflanzung und Auxosporenbildung.

Die sexuelle Fortpflanzung beginnt mit dem Aufsuchen und Aneinanderlegen zweier meist annähernd gleich großer Partnerzellen. Manchmal treten auch drei Zellen zusammen, es copulieren aber in diesen Fällen nur zwei, so daß es — im Gegensatz zu *Cocconeis placentula* (GEITLER, 1927 b) — niemals zur Bildung triploider Zygoten kommt. Es scheint, daß die Partnerzellen nicht oder doch nur sehr selten Schwesterzellen sind¹). Das Aneinanderlegen erfolgt in üblicher Weise mit den Gürtelseiten und meist so, daß die Zellen sich mit den Breitseiten berühren, daß also ihre Apicalachsen

¹⁾ Für andere Objekte ist jedoch Pädogamie nachgewiesen.

parallel zueinander liegen oder einen kleinen Winkel einschließen (Fig. 2, 3, 9, 10). Seltener wird der Winkel größer, manchmal stehen die Achsen fast im rechten Winkel zueinander (Fig. 9a).

Die Copulation wird durch eine leichte Kontraktion des Protoplasten eingeleitet; in diesem Stadium läuft die Reduktionsteilung ab. Gleichzeitig wird zwischen Protoplast und Schale Gallerte ausgeschieden, die unter Aufklappen der Schalen an der Berührungsstelle der Zellen über die Schalenränder austritt und einen Copulationsschlauch bildet (Fig. 9a, b). An der Bildung des Copulationsschlauches nehmen meist beide Zellen gleichen Anteil;

seltener überwiegt die Tätigkeit der einen Zelle (Fig. 9d).

Die eigentliche Copulation erfolgt durch Übertritt eines Protoplasten von einer Zelle in die andere. Die Zygote liegt daher innerhalb der Schalen einer Mutterzelle und nicht etwa zwischen den Zellen im Copulationskanal; der Copulationsvorgang dauert nur



Fig. 9. Navicula seminulum. Copulation. a Bildung des Copulationskanals; b die beiden Protoplasten kontrahiert, unmittelbar vor der Copulation; c Endphase des Übertritts des S Gameten; d Zygote; e heranwachsende Auxospore; f ausgewachsene Auxospore. Nach dem Leben.

2-3 Minuten. Von diesem Verhalten wurde in tausenden von Fällen keine einzige Ausnahme beobachtet. Es herrscht demnach strenge physiologische Anisogamie. Morphologische Unterschiede zwischen den Partnerzellen sind nicht nachweisbar. Auffallende Größenunterschiede (etwa wie bei *Cocconeis placentula* var. *pseudolineata*) fehlen ebenfalls. Da Copulation innerhalb eines Klons erfolgt, liegt sicher keine genotypische Geschlechtsbestimmung in der Diplophase vor. Die Zygote ist breit-ellipsoidisch (Fig. 9d). Der lange und kurze Durchmesser der Ellipse deckt sich fast mit den Durchmessern der unteren Schale der Mutterzelle; das Volumen der Zygote ist aber größer als das der sie aufnehmenden Mutterzelle, die obere Schale wird daher emporgehoben. Eine stark färbbare, wohl aus Pektin bestehende Membran (LIEBISCH, 1929) umgibt die Zygote, wird aber beim Heranwachsen zur Auxospore gesprengt; die Bruchstücke hängen dann als Kappen an den Polen (Fig. 9f)¹). Die Streckung der Zygote erfolgt parallel zur Apicalachse der aufnehmenden Mutterzelle, die beiden Achsen fallen also übereinander.



Fig. 10. Navicula seminulum. Copulation. a Partnerzellen vor der Bildung der Copulationsgallerte; b Copulation; c Zygote mit Verschmelzungskern und dicker Membran; d junge Auxospore. FLEMMING-BENDA, Safranin-Lichtgrün (die schwarzen Ringe sind die vakuolisierten Pyrenoide; in b und c sind außerhalb der Protoplasten die kleinen punktförmigen Richtungskörper sichtbar). Dagegen sind die Pervalvarachsen gekreuzt: bei Draufsicht auf die Agarplatte sind die Mutterzellen in Schalenansicht, die Auxosporen in Gürtelansicht sichtbar. Wie allgemein entstehen die beiden Schalen der

Auxospore nicht gleichzeitig, sondern es wird zuerst die übergreifende (Epitheka), dann die übergriffene (Hypotheka) gebildet.

Die cytologischen Einzelheiten der Reduktionsteilung sind infolge der geringen Zellgröße kaum ver-

folgbar (Fig. 10). Über Chromosomenzahl, Spindelbildung, Centrosomen u. dgl. läßt sich daher nichts Bestimmtes sagen. Von Wichtigkeit ist aber die Feststellung, daß in den Partnerzellen zwei Teilungen rasch nacheinander ablaufen, die als heterotypische und homöotypische Teilung aufzufassen sind. Am Ende der ersten Teilung wird der eine Tochterkern aus dem Plasma ausgestoßen und bleibt, ohne völlig rekonstruiert zu werden, pyknotisch verändert an

¹⁾ Diese Tatsache hat bereits CHOLNOKY (1927a) für andere Objekte nachgewiesen.

der Innenseite der unteren Schale liegen (Fig. 10b, c). Es liegen hier also die gleichen Verhältnisse wie bei *Cocconeis* vor, die bei der ersten Teilung einen Richtungskörper bildet, der als abortierter Gamet aufzufassen ist (GEITLER, 1927b). Bei der zweiten Teilung geht wieder ein Tochterkern zugrunde, ohne aber aus dem Plasma ausgestoßen zu werden. Der übrigbleibende Kern ist der Gametenkern. Die Copulation der Gametenkerne erfolgt unmittelbar nach der Plasmogamie. Der Verschmelzungskern der fertigen Zygote besitzt noch zwei Nucleolen (Fig. 10c); im Kern der jungen Auxospore ist nur mehr ein einziger Nucleolus vorhanden (Fig. 10d).

b) Gomphonema parvulum var. micropus¹) aus Lunz. 1. Kulturversuche.

Allgemeines.

Wie bei Navicula seminulum erwies sich als geeignetster Nährboden 2 proz. alkalischer KNOP-Agar (vgl. S. 15). Auch die Lichtansprüche waren die gleichen. Alles dort in dieser Hinsicht Gesagte gilt in gleichem Maße auch für Gomphonema parvulum.

Die Art wurde Anfang März 1929 in Speziesreinkultur erhalten. Wie im Fall von Navicula seminulum waren Bakterien und manchmal Amöben vorhanden, doch erfolgte durch die Kriechbewegungen der Zellen "Selbstreinigung", so daß große Partien der Kulturen — namentlich an den Rändern der Kolonien — fast bakterienfrei waren und das Wachstum ausgezeichnet vonstatten ging. Das Überimpfen und die Anfertigung von Klonen erfolgte in der früher angegebenen Weise (S. 71).

Das Verhalten frisch übertragener Zellen ist mit den für Navicula seminulum geschilderten Verhältnissen ganz übereinstimmend. Es werden die gleichen Phasen durchlaufen: 1. Bewegung, 2. Bewegung und Teilung, 3. Teilung ohne Bewegung, 4. keine Bewegung und keine Teilung. Doch dauern die einzelnen Phasen etwas länger; so kriechen die meisten Zellen noch nach 4 Tagen lebhaft umher. Unbeweglich gewordene Zellen bilden die für die Gattung charakteristischen Gallertstiele und fächerförmigen Kolonien (Fig. 11).

Die Teilungsfrequenz ist etwas geringer als bei Navicula seminulum. Dies zeigt sich bereits bei der makroskopischen Beobachtung

¹) Die Art wurde in der Vorl. Mitt. auf Grund der Bestimmung von Kolbe als Gomphonema gracile bezeichnet.

der Kulturen. Auszählungen von aus größen Zellen angelegten Klonen ergaben am fünften Tag:

12 - 146 27 8 9 10 11 Nr 1 2 3 4 5 12 13 abgestorben. 8 8 10 11 12 Anzahl der Zellen 6 7 7 8

Wenn man auch annimmt, daß bei Massenimpfung die Teilungsfrequenz höher ist, so dürfte doch höchstens alle 24 Stunden eine



Teilung erfolgen. Vermutlich geht die Teilungsfrequenz in älteren Kulturen auch schneller zurück als bei *Navicula seminulum.* Es zeigte sich ferner, daß die Empfindlich-



b

Fig. 11. Gomphonema parvulum var. micropus. a Übersichtsbild einer Kultur 5 Tage nach der Impfung; b fächerförmige Kolonie aus einer Agarkultur (stärker vergrößert). Mikrophoto.

keit gegen zu starken Bakterienwuchs größer ist; ganz besonders empfindlich sind die Gameten.

Verlauf der Kulturversuche.

Die Zellen des Ausgangsmaterials (Algengemisch aus einem Warmhausbecken der Biologischen Station Lunz) waren im Februar 1929 einheitlich 17,5—18,5 μ lang. Anfangs März wurden vier Reinkulturen erhalten, von welchen alle übrigen Kulturen abstammten. In diesen Kulturen wurden das erstemal Ende März Auxosporen beobachtet. In Wirklichkeit muß die Auxosporenbildung schon früher eingetreten sein, da die aus späteren Beobachtungen erschließbare "richtige" Zellgröße schon vorher erreicht war. In Kurve 5

wurde daher das Datum der Auxosporenbildung an die entsprechende Stelle vorverlegt. Die Kurve zeigt das weitere Verhalten dieser Massenkulturen. Mitte April war die Auxosporenbildung bereits sehr lebhaft und hielt mit der gleichen Stärke bis Juni an. Von

da an nahm die Intensität schnell ab. Anfangs Juli wurden keine Auxosporen mehr, wohl aber zugrunde gehende — Gameten gebildet. Die Gametenbildung hielt unter dauerndem Sinken der Anzahl bis Ende September 1929 an und erlosch dann.

Am 6. Mai 1929 wurden sechs Klone von 15—16 μ langen Zellen angelegt, die nach Überimpfungen am 16. und 25. Mai am 29. Mai so weit herangewachsen waren, daß die ersten Copulationen auftraten.

Das Ergebnis der Weiterzucht von nicht copulierenden Zellen eines dieser Klone zeigt Kurve 7. Die Längenwerte der Zellen



Kurve 5. Gomphonema parvulum var. micropus. Schematische Darstellung der Auxosporenbildung in einer Kulturreihe: die Kurve gibt die Mittelwerte der Apicalachsenlängen wieder, die erste strichpunktierte Linie bezeichnet den Beginn, die zweite das Erlöschen der Copulationen, die beiden ausgezogenen Linien begrenzen den Zeitraum stärkster Auxosporenbildung.



Kurve 6 und 7. Gomphonema parvulum var. micropus. Verlauf der Größenveränderungen in Klonkulturreihen (Minimalwerte der Apicalachsenlängen). Die senkrechte gestrichelte Linie der Kurve 6 bezeichnet den Eintritt der Auxosporenbildung und die Übertragung der Auxosporen als Ausgang einer neuen Kulturreihe (oberer Kurvenast).

waren unter starkem Rückgang der Teilungsfrequenz am 1. Juli 1930 bei 5 μ angelangt. Eine Weiterzucht dieser extrem kleinzelligen Klone mißlang aus den gleichen Gründen wie bei Navicula seminulum (S. 21). Am 23. und 25. April 1929 wurden 20 Klone mit 37–38 μ langen Nachkommenzellen von Auxosporen angelegt. Den Entwicklungsverlauf eines solchen Klons gibt Kurve 6 wieder. Die Länge der Zellen sank zuerst rasch, dann langsamer. Ende Oktober 1930 trat in 17,5 μ langen Zellen Gameten- und Auxosporenbildung ein, wodurch der Entwicklungscyclus geschlossen war. Frisch aus Auxosporen gezogene Kulturen wurden bis Januar 1931 weiter verfolgt.

Der Vergleich der beiden Äste der Kurve 6 vom 1. Mai bis 1. Juni 1929 und vom 1. November 1930 bis 1. Januar 1931 zeigt, daß die Entwicklung im letzteren Fall beträchtlich langsamer erfolgte. Dies beruht zweifellos darauf, daß die Kulturen sich allmählich mit Bakterien anreicherten; auch das sehr langsame Kleinerwerden der Zellen vom 1. Oktober 1929 bis 1. November 1930 findet dadurch seine Erklärung. Andererseits beweist der steilere Verlauf des Kurvenastes großer Zellen vom 1. November 1930 bis 1. Januar 1931 gegenüber dem flacheren Verlauf des Kurvenstückes gleichalter, aber kleiner Zellen aus den gleichen Kulturen, daß auch die Zellgröße ein maßgebender Faktor für die Schnelligkeit des Entwicklungsablaufes ist. Die Durchbiegung der Kurven liegt -genau so wie dies für Navicula seminulum gezeigt wurde - in der Organisation der Art. Dazu kommt aber bei Gomphonema die steigende Schädigung durch Bakterien, welche bewirkt, daß die Durchbiegung übertrieben wird ¹).

Es wurde mehrmals versucht, stark verunreinigte Kulturen zu säubern. Sowohl bei Übertragung einzelner gewaschener Zellen wie auch bei vorsichtiger fraktionierter Zentrifugierung größerer Zellmassen ließ sich aber keine Besserung erzielen. Die Folge war, daß im Laufe der Zeit von den 20 im April 1929 angelegten Klonen solche, die von Bakterien stark überwuchert worden waren, ausgeschaltet werden mußten. Im November 1929 waren noch 16 gut wachsende Klone vorhanden, im Oktober 1930 nur mehr sieben. Gametenbildung trat jedoch nur in fünf Klonen ein, obwohl die Zellen der beiden anderen die gleiche Größe erreicht hatten. Offenbar wurde in diesen beiden Klonen die Gametenbildung — trotz gutem vegetativem Wachstum — durch zu starke Bakterienentwicklung verhindert. Derartige Erfahrungen ergaben sich schon

¹) Daß der Verlauf des Endstückes der Kurve 6 "zu flach" ist, zeigt auch der Vergleich mit dem steileren Beginn der Kurve 7, welcher den Entwicklungsablauf in kleinzelligeren, aber frischeren Kulturen widergibt.

an den Kulturen des Frühjahres 1929: je bakterienfreier die Kultur, desto lebhafter war die Gametenbildung und Copulation; in Kulturen mit makroskopisch erkennbarer Bakterienentwicklung trat keine Copulation oder nicht einmal Gametenbildung ein.

Die große Empfindlichkeit der Gameten ändert nichts an dem Ergebnis, daß der Entwicklungscyclus prinzipiell der gleiche wie bei Navicula seminulum ist, wenn er auch länger dauert. Der empirisch gefundene Wert des Zeitraumes von einer Auxosporenbildung bis zur nächsten beträgt $1^{1}/_{2}$ Jahre. Berücksichtigt man die Bakterienwirkung, so läßt sich als maximale Schnelligkeit des Ablaufes vielleicht 1 Jahr angeben ¹).

Wie bei *Navicula seminulum* ergeben sich aus den gleichen, hier nicht weiter geschilderten Versuchen die folgenden Gesetzmäßigkeiten:

1. Es copulieren und bilden Auxosporen nur Zellen bestimmter Größe. Die Längenwerte der Zellen von Copulationsgröße betragen bei Gomphonema parvulum var. micropus 17,5 bis 13 μ . Zellen von ca. 11—13 μ Länge bilden noch Gameten, die Gameten copulieren aber nicht, sondern gehen zugrunde. Zellen von weniger als 11 μ Länge bilden auch keine Gameten mehr.

2. Der Eintritt der sexuellen Fortpflanzung erfolgt unter jenen äußeren Bedingungen, welche optimal oder günstig für das vegetative Wachstum sind.

Das Zusammenlegen der Copulationspartner tritt am zweiten bis vierten Tag nach der Überimpfung auf frischen Nährboden ein. Sehr bezeichnend sind Fälle, wo ein Partner eine vegetative Teilung durchmacht, während der andere Gameten bildet (Fig. 12). Charakteristisch ist auch die Tatsache, daß Copulationspaare besonders reichlich an den Rändern der Kolonien, wo die Zellen mehr oder weniger schütter liegen, auftreten; häufig findet man auch ganz isolierte Paare. Wie bei *Navicula seminulum* wirkt ein mittlerer Reichtum an Assimilaten optimal; sowohl verfettete wie auch hungernde Zellen copulieren nicht oder nur unvollkommen. Alle das vegetative Wachstum hemmenden Faktoren (saurer Nährboden, zu hohe oder zu niedrige Lichtintensität, Erschöpfung der Nährstoffe, starker Bakterienbewuchs) vermindern oder zerstören die Copulationsfähigkeit.

¹) Es scheint mir sicher, daß die durchschnittliche Teilungsrate in meinen Kulturen noch immer sehr günstig gegenüber den im Freiland erreichbaren Werten war.

Versuche mit NaCl-Zusätzen, die bei Navicula seminulum überzeugende Ergebnisse lieferten, ließen sich aus nicht ganz klar ersichtlichen Gründen nicht in gleicher Weise auswerten. Seit 9. Januar 1930 wurden fünf Klone und eine Massenkultur auf alkalischem KNOP-Agar mit 1 proz. NaCl gezogen. Das Wachstum erfolgte mit der gleichen Schnelligkeit wie auf NaCl-freiem Medium. Ende Oktober 1930 war die gleiche Zellgröße wie in den parallelen Kulturreihen erreicht (\pm 17 μ). Es erfolgte erwartungsgemäß keine Copulation. Die Copulation blieb aber entgegen der Erwartung auch aus, als die NaCl-Kulturen auf gewöhnliches Medium übertragen wurden. Da dieses Verhalten möglicherweise durch die lange Kultur-



Fig. 12. Gomphonema parvulum var. micropus. Copulationspaar, dessen eine Zelle eine vegetative Teilung durchgemacht hat, während die andere Gameten bildete. Nach dem Leben (in der rechten Figur wurde die Copulationsgallerte weggelassen).

dauer auf NaCl hervorgerufen sein konnte, wurden Zellen von Copulationsgröße frisch anf NaCl gebracht und nach 14 Tagen wieder auf gewöhnliches Medium zurückgeimpft. Die Ergebnisse waren aber so schwankend, daß sich keine exakten Schlußfolgerungen ziehen ließen: es trat in manchen NaCl-Kulturen entgegen der Erwartung Copulation allerdings nur spärlich --- ein. in anderen unterblieb die Copulation: ein Teil der zurückgeimpften Kulturen zeigte Copulation in normaler Stärke,

ein anderer nur schwache Copulation; in einer Kultur unterblieb die Copulation überhaupt.

Ebenso ergebnislos verliefen den Lichtversuchen von Navicula analoge Versuchsabstellungen. Anscheinend konnte die richtige Lichtintensität, welche vegetatives Wachstum zuläßt, aber die Copulation hindert, nicht gefunden werden.

Trotz diesem negativen Ausfall ist die Annahme naheliegend, daß auch bei *Gomphonema parvulum* die copulationsfördernden Bedingungen nicht schlechthin mit den Wachstumfaktoren indentisch sind. Es ist wohl sicher, daß unter bestimmten, wenn auch nicht näher bekannten Bedingungen gutes vegetatives Wachstum erfolgen kann, ohne daß die Copulation ausgelöst wird, und daß für den Eintritt der Copulation weitere Faktoren hinzutreten müssen. Bei Vorhandensein dieser "weiteren" Faktoren entscheidet ausschließlich die Zellgröße über den Eintritt oder das Ausbleiben der sexuellen Fortpflanzung.

2. Morphologie.

Vegetative Zellen.

Die Zellen zeigen den für die Gattung bezeichnenden Bau: sie sind in Schalen- wie in Gürtelansicht keilförmig, besitzen also eine heteropole Apicalachse. Es läßt sich daher ein schmäleres basales und ein breiteres apicales Ende unterscheiden. Am Basal-

ende wird beim Festsetzen Gallerte ausgeschieden, die zu langen Gallertstielen heranwachsen kann.

Die Differenzierung in Basal- und Apicalende ist bei Gomphonema parvulum verhältnismäßig wenig ausgeprägt; namentlich große Zellen sehen fast Navicula-artig aus (Fig. 13, 23)¹). Eine weitere Eigentümlichkeit liegt in der leichten Krümmung der Apicalachse und damit der Schalen: dementsprechend ist auch die Raphe und Axialarea nicht gerade, sondern leicht gebogen bis geknickt²). Es läßt sich demnach eine stärker und eine schwächer konvexe Seite unterscheiden (erstere in Fig. 14 a links. letztere rechts). Die Krümmung der Raphe ist etwas schwächer als die der Schalenmediane: die Raphe teilt die Schalen in etwas ungleiche Längshälften und zwar so, daß die schmälere Hälfte an der schwächer konvexen Seite liegt (in Fig. 14a rechts die schmälere, links die breitere Hälfte).



Fig. 13. Gomphonema parvulum var. micropus. Schale einer Erstlingszelle und einer Mutterzelle. Mikrophoto, ZEISS Apo 90, 1,30.

Die Schalenzeichnung besteht aus kräftigen transversalen Streifen, die leicht strahlig angeordnet sind. Zu beiden Seiten des Zentralknotens ist je ein Streifen verändert: auf der stärker konvexen Seite liegt ein leicht verkürzter Streifen mit einem Punkt, auf der anderen Seite ein stark verkürzter Streifen ohne Punkt (die Varia-

¹⁾ Sämtliche Figuren sind so orientiert, daß das Basalende im Bild unten liegt.

²) Die Art nähert sich durch diese Symmetrieverhältnisse der Gattung Gomphocymbella; die Unterschiede sind rein graduell.



Fig. 14. Gomphonema parvulum var. micropus.
a Schema einer großen Zelle:
links der Kern unter dem Streifen mit isoliertem Punkt der Schale, rechts das Pyrenoid, in der Mitte die Raphe;
b Pyrenoide großer Zellen in Flächenansicht (bei Gürtellage der Zellen); c in Profilansicht (bei Schalenlage der Zellen);
d Pyrenoide aus Zellen von Copulationsgröße in Flächenansicht; e Pyrenoide von Gameten. FLEMMING-BENDA.

Safranin.

tion von Schalenumriß und Schalenzeichnung zeigt Fig. 15). Die Dichte der Streifen ist — wie zu erwarten — innerhalb kleiner Grenzen ziemlich konstant; doch kommen ausnahmsweise stärkere Schwankungen vor; einen extremen Fall stellt Fig. 16 dar¹).

Die Zellen führen eine einzige gürtelständige Chromatophorenplatte, die auf die Schalen und bei starker Entfaltung auch auf die andere Gürtelseite übergreift. Die Platte liegt immer dem schwächer konvexen Gürtel an. wie schon PFITZER (1871) festgestellt hat. Hier liegt auch ein Pyrenoid. Durch polare Einschnitte wird die Platte in einzelne Lappen zerteilt: auf der Gürtelseite dringen zwei Einschnitte fast bis zum Pyrenoid vor. ebenso befinden sich anf ieder Schalenseite zwei Einschnitte. Das schematische Modell eines vollentwickelten Chromatophors zeigt daher das auf Fig. 17 dargestellte Bild. In Schalenansicht sieht



Fig. 15. Gomphonema parvulum var. micropus. Variation der Schalen großer Zellen aus einer Klonkultur.

man dementsprechend an den Seiten zwei optische Längsschnitte an einer Seite das Pyrenoid in Profilansicht — und im Oberflächenbild

¹) Ähnliches beobachtete WEINHOLD (1913).

zwei polare Einschnitte (Fig. 23 c). Bei geringerer Entfaltung des Chromatophors tritt nur ein einziger optischer Längsschnitt in Erscheinung (Fig. 23 d), da der Chromatophor die Gürtelseite nur eben erreicht, ohne sich umzubiegen:

Gürtelseite nur eben erreicht, ohne sich umzublegen; in der Mitte zeigt sich dann oft eine transversale Einbuchtung¹).

Einen recht eigentümlichen Bau besitzt das Pyrenoid. Es besteht aus mehreren ziemlich unregelmäßig gestalteten, gegeneinander abgeplatteten Stücken (Fig. 14, 18). Die Zahl der Stücke nimmt mit sinkender Zellgröße ab: in großen Zellen be-

trägt sie meist ± 8 , in kleinen Zellen sinkt sie bis drei, in den Gameten sogar manchmal bis zwei (eines der vielen Beispiele für die Beziehungen zwischen Zellgröße und Bau der Organellen). Das Pyrenoid gehört daher zum Typus der zusammengesetzten Pyrenoide (GEIT-LER, 1926), der bisher bei Diatomeen unbekannt war²). Der Umriß ist recht charakteristisch: in



Fig. 16. Gomphonema parvulum var. micropus. Die beiden Schalen einer Zelle: links die ältere, rechts die jüngere.



Fig. 17. Gomphonema parvulum var. micropus. Perspektivisches Schema des Chromatophors, darunter der Querschnitt.

¹) Bei stark belichteten Zellen tritt dazu eine Reduktion in der Längsrichtung: der Chromatophor reicht nicht fast bis an die Zellenden, sondern endigt in geringem Abstand von der Zellmitte.

²) Der zusammengesetzte Bau der Pyrenoide vieler Formen wird erst bei Degeneration oder schlechter Fixierung deutlich erkennbar; bei Gomphonema parvulum ist dieser Bau jedoch immer deutlich ausgeprägt und entspricht zweifellos der vitalen Organisation. Allerdings sieht das Pyrenoid im Leben infolge seiner schwachen Lichtbrechung homogen aus. Daß aber kein einfaches Fixierungsartefakt vorliegt, folgt daraus, daß andere Formen auch bei sehr schlechter Fixierung keinen zusammengesetzten Bau zeigen. Doch ist es wahrscheinlich, daß durch die Fixierung die Struktur etwas übertrieben deutlich wird; vermutlich berühren sich die einzelnen Pyrenoidstücke im Leben, schrumpfen aber bei der Fixierung und werden durch die dabei entstehenden Zwischenräume besser unterscheidbar. — Zusammengesetzte Pyrenoide mit weitgehend isolierten Teilen besitzt Anthoceros, wo diese Verhältnisse bereits im Leben sehr deutlich sind, dennoch aber häufig verkannt werden. — Das scheinbar zusammengesetzte Pyrenoid von Striatella (SCHMITZ, 1882) ist eine ganz anders geartete Bildung.

Archiv für Protistenkunde. Bd. LXXVIII.

der Draufsicht (Zellen in Gürtellage) auf das Pyrenoid erscheint es abgerundet-quadratisch, in Profilansicht (Zellen in Schalenansicht) asymmetrisch-elliptisch; die konvexe Seite springt in das Zellinnere vor.

In gleicher Höhe wie das Pyrenoid liegt am gegenüberliegenden Gürtelband der Zellkern (Fig. 14a). Er ist an der dem Zellinnern zugekehrten Seite konvexer als an der Gürtelseite und führt einen meist exzentrisch gelagerten Nucleolus. Zwischen Kern und Pyrenoid ist eine breite Plasmabrücke ausgespannt¹).



Fig. 18. Gomphonema parvulum var. micropus. Große Zelle mit Pyrenoid. FLEMMING-BENDA, Safranin-Lichtgrün. Mikrophoto mit Grünfilter, ZEISS, Apo 90, 1,30.

Fig. 19. Gomphonema parvulum var. micropus. Zellen (Schalen) aus einer Klonkulturreihe: a am 25. April, b am 1. Juli, c am 1. Oktober 1929, d am 12. Januar 1931.

Alle geschilderten Ausgestaltungen der Zellen erfahren im Lauf des Entwicklungscyclus Veränderungen, die mit den bei *Navicula seminulum* beschriebenen im wesentlichen übereinstimmen.

Fig. 19 gibt den Formwechsel der Zellen eines Klons während rund 20 Monaten wieder. Fig. 19a zeigt eine der ersten Nachkommenzellen einer Auxospore mit einer Länge von ca. 39μ , Fig. 19d eine ca. 14 μ lange Zelle, die sich an der unteren Grenze der Copulationsgröße befindet. Aus Fig. 20 ist das weitere Verhalten von Zellen unterhalb der Copulationsgröße ersichtlich. Die Minimallänge beträgt ca. 5μ . Wie aus den Figuren unmittelbar ersichtlich ist, wird die Transapicalachse nicht im gleichen Maß wie die Apical-

¹) Mitosen sind infolge der geringen Zellgröße und des Vorhandenseins zahlreicher kleiner Chromosomen schlecht analysierbar. achse verkürzt. Tabellarisch zusammengestellt ergeben sich folgende aus den Klonen gewonnene Mittelwerte:

	Apicalachse	Transapicalachse
Unmittelbare Nachkommen der Auxosporen	$36-40 \mu$	$6,8$ —7,3 μ
Zellen von Copulationsgröße	14 - 18 "	5,5-6,5 "
Zellen von Minimalgröße	5—8 "	5-6 "

Die Länge der Transapicalachse nimmt also im großen ganzen, wenn auch nur sehr wenig, ab. Bemerkenswert ist dabei, daß sich klarer als bei der sehr kleinen Naviculum seminulum — feststellen läßt, daß im einzelnen einer bestimmten Länge der Apicalachse keine bestimmte Länge der Transapicalachse zugeordnet ist. So kommen z. B. bei Zellen mit 12 μ langer Apicalachse Transapicalachsen mit Längen von 5,5—6,5 μ vor, und zwar innerhalb eines Klons. Es können also gleich lange Schalen verschieden breit und kürzere breiter als längere sein¹), wie die Figuren zeigen. Daraus ergibt sich, daß das Einschachtelungs-Teilungsschema nicht völlig starre Längen-Breitenverhältnisse nach sich zieht. Es kann jedoch nicht behauptet werden, daß Zellen mit längeren Transapicalachsen aus Zellen mit kürzeren entstehen, — im Gegensatz zu *Eunotia formica*, wo sich dies tatsächlich zeigen läßt.

Daß eine gewisse Plastizität der Schalenbildung bei der Teilung besteht, zeigen auch Beobachtungen an Auxosporen und ihren Nachkommen. Wie häufig bei Diatomeen sind die Auxosporen von den Folgezellen etwas abweichend gestaltet. Bei Gomphonema parvulum var. micropus sind die Unterschiede relativ gering; immerhin treten häufig Auxosporen auf, welche sich von den vegetativen Zellen durch eine mittlere Anschwellung unterscheiden (Fig. 21 a). Diese Anschwellung wird sehr bald ausgeglichen: an 34μ langen Zellen ist sie nie mehr nachweisbar. Die Tochterschalen bilden also keinen genauen "Abguß" der Mutterschalen²). Besonderes Interesse bieten die "unternormalgroßen" Zellen, die

Besonderes Interesse bieten die "unternormalgroßen" Zellen, die als Nachkommen nicht zur Auxosporenbildung gelangter Zellen auftreten (Fig. 20). Wie erwähnt, lassen sich solche Klone nur bis zu einem gewissen Zeitpunkt weiterziehen, nämlich solange als die Länge der Apicalachse nicht unter 5 μ sinkt (Kurve 7). Dies ist mutatis mutandis das gleiche Ergebnis, welches auch bei *Navicula seminulum* erhalten wurde. Während aber dort bloß wahrscheinlich ge-

¹) Natürlich nur innerhalb gewisser Grenzen; eine 8 μ lange Schale ist niemals breiter als 6 μ und eine 40 μ lange nie schmäler als 6,8 μ .

²) Ähnliche Beobachtungen lassen sich auch häufig an Freilandmaterial verschiedener Arten machen (vgl. Achnanthes lanceolata, Gomphonema olivaceum).

macht werden kann, daß das Zugrundegehen nicht aus kulturtechnischen Gründen, sondern aus in der Organisation fixierten Ursachen erfolgt, läßt sich das für Gomphonema parvulum unmittelbar beweisen; die Zellen teilen sich gewissermaßen zu Tode. Es treten an sehr kleinen Zellen mit einer Länge von 5-6 μ sehr charakteristische Mißbildungen der Schalenzeichnung auf, welche der direkte morphologische Ausdruck der Organisationsstörungen sind (Fig. 20h, m)¹).

Die Abnormitäten lassen sich in der Hauptsache auf einen einzigen Erscheinungskomplex zurückführen: auf die starke Knickung



Fig. 20. Gomphonema parvulum var. micropus.
Zellen aus einer Klonkulturreihe: a-d am
18. September 1929; e-n am 1. Juli 1930;
k, l Gürtelansicht, die anderen Schalenansicht;
n. m die beiden Schalen einer Zelle.

der Raphenäste. Während der Winkel, den die Raphenäste normaler Zellen miteinander einschließen, nicht oder nur sehr wenig von abweicht. wird der 180° Winkel bei mißgebildeten Zellen kleiner, in extremen Fällen sogar spitz. Damit in Zusammenhang steht die abweichende Anordnung der Querstreifen, die im allgemeinen die Tendenz zeigen, sich senkrecht zur Raphe zu orientieren. Diese besonderen Schalenausbildungen treten in der Regel plötzlich auf, wie sich aus der Beobachtung von

Zellen mit einer normalen Ober- und einer anormalen Unterschale ergibt (Fig. 20 m u. n). Häufig sind auch die Schalen einer Zelle sehr ungleich gestaltet (Fig. 20 k, l).

Mit diesen Veränderungen geht auch eine Umformung des Schalenumrisses einher, durch die das normale Bild einer Gomphonema-Zelle fast vollständig verwischt wird: breit-elliptische oder fast kreisförmige Umrisse treten auf, die leicht kopfförmige Absetzung der Enden verschwindet.

Bei extrem kleinen Zellen stellt sich ferner die schon von Navicula her bekannte Vergrößerung des Schalenabstandes ein

¹) Solche Schalenmißbildungen kommen bei größeren Zellen niemals vor.

(Fig. 20 k, l). Die meisten Zellen machen den Eindruck, als ob sie sich zu einer Teilung anschicken wollten; sie teilen sich aber nicht. Zweifellos liegt hier die gleiche Hemmung wie bei *Navicula seminulum* vor (Auseinanderdrücken der Gürtelbänder, Unterbleiben der Kernteilung).

Mißt man die Abstände der Schalen (= Längen der Pervalvarachsen) von Zellen verschiedener Größenklassen¹), so zeigt sich, daß



Fig. 21. Gomphonema parvulum var. micropus. a Auxospore (links eine Schale der Mutterzelle im Profil); b-h Gürtelansichten verschieden großer Zellen unmittelbar nach der Telophase (die eben angelegten Tochterschalen sind durch die Fixierung etwas verbogen).

die Werte innerhalb der Fehlergrenzen konstant sind (mehr oder weniger 7 μ) (Fig. 21)²).

¹) Um vergleichbare Werte zu erhalten, wurde der Abstand am apicalen Teil von Zellen, deren Kerne sich eben in der Telophase befanden oder die eben die Tochterschalen gebildet hatten, gemessen.

²) Es ist deutlich zu sehen — wenn auch infolge der geringen Dimensionen durch Messung nicht feststellbar —, daß die Schalen mit sinkender Zellgröße etwas Es ergibt sich: das Volumen der Zellen sinkt annähernd im linearen Verhältnis zur Länge der Apicalachse plus einer geringfügigen durch die abnehmende Länge der Transapicalachse gegebenen Korrektur. Es herrscht demnach — entgegen den Angaben von RICHTER für Nitzschia putrida — ebensowenig wie bei Navicula seminulum Volumkonstanz.

Sexuelle Fortpflanzung und Auxosporenbildung.

Die Auxosporenbildung erfolgt auf sexuellem Weg nach dem bekannten "Normaltypus": in zwei Mutterzellen entstehen je zwei Gameten, die nach der Copulation zwei Auxosporen liefern. Der gesamte Ablauf läßt sich in folgende Teilvorgänge zerlegen: Einander-Aufsuchen der Partnerzellen; Reduktionsteilung in zwei Teilungsschritten und Gametenbildung; Copulation der Gameten und Zygotenbildung; Auswachsen der Zygoten zu Auxosporen.

Aus der Tatsache, daß die eine Zelle eines Copulationspaares sehr häufig einen kleinen Gallertstiel oder einen Gallertpolster bildet, kann man schließen, daß sie sich früher auf dem Agar festgeheftet hat als die andere Zelle, welche keinen Gallertstiel gebildet hat (Fig. 22a). Das Aufsuchen erfolgt demnach nicht wechselseitig, sondern geschieht durch das Hinkriechen einer beweglichen Zelle zu einer unbeweglichen ¹). Es ist nicht möglich hierin eine etwa mit der Geschlechtsdifferenzierung zusammenhängende Gesetzmäßigkeit zu sehen, da auch Paare vorkommen, die offensichtlich von annähernd gleichzeitig zur Ruhe gekommenen Zellen gebildet wurden. Das frühere oder spätere Festheften vor der Bildung von Copulationspaaren erfolgt wohl ebenso infolge von individuellen — kaum analysierbaren — "Zufälligkeiten" wie bei jeder Impfung einer frischen Kulturplatte mit vegetativen Zellen.

Sehr charakteristisch und gesetzmäßig ist dagegen die Art, wie die Partnerzellen zueinander orientiert sind: sie besitzen — von

¹) Aus Freilandbeobachtungen ist es schon lange bekannt, daß sich die Vorgänge bei vielen gestielten Formen — sofern nicht Pädogamie vorkommt — in ähnlicher Weise abspielen (vgl. *Gomphonema olivaceum*).

54

dünner werden. Dies drückt sich auch in der größeren Zartheit der Zeichnungselemente kleinerer Schalen aus. Danach könnte man erwarten, daß auch die Schalenmäntel und Gürtelbänder an Breite abnehmen, woraus sich eine Verkürzung des Schalenabstandes ergeben müßte. Tatsächlich ist das nicht der Fall: wie die direkte Beobachtung zeigt, bleibt die Breite der Schalen mäntel die gleiche (Fig. 21). Die Breite der Gürtelbänder läßt sich allerdings infolge ihrer Zartheit nicht erkennen.

ganz vereinzelten Ausnahmen abgesehen — inverse Lagerung; es liegt also das Apicalende der einen Zelle neben dem Basalende der anderen Zellen und umgekehrt. Dazu kommt eine Verschiebung der Zellen gegeneinander in der Längsrichtung (Fig. 22)¹).



Fig. 22. Gomphonema parvulum var. micropus. a Copulationspaar mit den fertigen Gameten; b, c zwei Stadien der Copulation des zweiten Wandergameten; d Zygoten;
e Dreiergruppe: die Gameten der linken Zelle haben miteinander copuliert und eine Zygote gebildet. Nach dem Leben (Gallerte nur in a gezeichnet).

Treten drei Zellen zusammen, wie das gelegentlich vorkommt, so zeigen sie meist die auf Fig. 22 e dargestellte Lagerung.

Die zur Ruhe gekommenen Partnerzellen bilden wie bei den meisten Diatomeen (aber z. B. nicht bei Navicula seminulum)

¹) Die gleiche Beobachtung liegt für Gomphonema longiceps vor (SCHMIDT, 1876, Taf. 72). Bei anderen Gomphonema-Arten sind die Zellen gleichgerichtet.

mächtige, über die Schalen austretende Gallertmassen. Zu diesem Zeitpunkt läuft die Reduktionsteilung in zwei Teilungsschritten ab. Das Ergebnis sind vier Kerne, von denen zwei im Plasma abortieren. Die Teilungsebene ist die gleiche wie in vegetativen Zellen¹); die eben angelegten Gameten sind daher so wie vegetative Tochterzellen orientiert, decken sich also in Schalenansicht. Erst nach ihrer Fertigstellung lagern sie sich um und sind dann nebeneinander sichtbar. Analoge Vorgänge sind auch bei anderen nach dem Normaltypus copulierenden Arten die Regel (Ausnahme: *Nitzschia subtilis*, deren Gameten ohne Umlagerung copulieren — vgl. GEITLER, 1928 a —; bemerkenswerterweise beobachtete ich einmal auch bei *Gomphonema* Copulation ohne Gametendrehung)²).

Die Gameten sind morphologisch völlig gleich ausgebildet. Sie zeigen auch keine Unterschiede im Besitz von Inhaltsstoffen. Eine Prüfung mit Vitalfarbstoffen, die eventuelle Verschiedenheiten aufdecken könnte, ist infolge des Vorhandenseins der Copulationsgallerte nicht durchführbar.

Die Copulation erfolgt nach dem Aufklappen der Schalen in folgender sehr charakteristischer Weise.

Zunächst wandert ein Gamet der einen Mutterzelle in die andere hinüber und verschmilzt dort mit einem ruhend gebliebenen Gameten; hierauf wandert der andere Gamet dieser Mutterzelle in entgegengesetzter Richtung herüber und verschmilzt mit dem übriggebliebenen Gameten. Es copulieren dabei — von Ausnahmen abgesehen — die beiden basal und die beiden apical gelegenen Gameten miteinander, die Copulation erfolgt also (da die Mutterzellen invers angeordnet sind) kreuzweise; außerdem copulieren immer die einander zunächstliegenden Gameten zuerst. Jede Mutterzelle enthält somit einen Wander- und einen Ruhegameten.

Fig. 22 a-d und 23 zeigt einzelne Etappen der Copulation, die Fig. 24-26 geben kontinuierliche Lebendbeobachtungen wieder. Die Dauer der Copulation zweier zuerst copulierender Gameten vom ersten Sichtbarwerden der Bewegung bis zur Abrundung der Zygote beträgt 4-15 Minuten. In dem auf Fig. 26 dargestellten Fall begann der obere Gamet der rechten Zelle um 22 Uhr zu wandern, um 22⁰⁴ Uhr war die Zygote hergestellt. Im Fall der Fig. 24 dauerte der Copulationsvorgang von 9³³-9⁴⁷ Uhr. Die Dauer der

¹) Für eine eingehende cytologische Untersuchung ist die Art ungeeignet. Am klarsten ist die Diakinese erkennbar, doch läßt sich eine genaue Zählung der Chromosomen auch in diesem Stadium nicht durchführen.

²) In besonderer Weise verhalten sich Epithemia und Denticula (vgl. diese).

Copulation des zweiten Gametenpaares (inkl. einer Ruhepause nach der ersten Copulation) beträgt meist 20-45 Minuten. Die längere Dauer erklärt sich unter anderem aus der größeren Wegstrecke, welche der wandernde Gamet zurückzulegen hat: bei

der ersten Copulation trifft der wandernde Gamet sehr bald auf den ruhenden. bei der zweiten Copulation muß der Wandergamet den Ruhegamet erst aufsuchen.

Charakteristisch ist vielfach, daß während der ersten Zygotenbildung der zweite Wandergamet so stark zusammengepreßt und deformiert wird (Fig.24,9⁵⁰),





Fig. 23. Gomphonema parvulum var. micropus. a heranwachsende Auxosporen; b Auxospore mit den polaren Kappen und einer anhaftenden Schale einer Mutterzelle; c, d große Zellen mit verschieden starker Entwicklung des Chromatophors

(optischer Schnitt und Oberflächenbild kombiniert, rechts das Pyrenoid). Nach dem Leben.

daß man ihn für tot halten könnte. In manchen Fällen stirbt er auch tatsächlich ab (Fig. 26).

Die infolge der Empfindlichkeit der Gameten nicht ganz einfache Lebendbeobachtung der Copulation gelingt bei direkter Beobachtung in situ auf der Agarplatte. Mit entsprechender Beleuchtung und unter Verwendung eines mittelstarken Trockensystems sind die optischen Verhältnisse günstig genug, um die Vorgänge leidlich gut erkennen zu lassen. Anfertigung von Präparaten oder Auflegen eines Deckglases auf den Agar verhindert die Copulation; ebenso



Fig. 24. Gomphonema parvulum var. micropus. Halbschematische Darstellung des Verlaufs der Copulation; kontinuierliche Lebendbeobachtung in situ auf der Agaroberfläche (im ersten Bild die Gameten vor der Copulation, im letzten die fast fertiggestellten Zygoten).



Fig. 25. Gomphonema parvulum var. micropus. Copulation des zweiten Wandergameten (wie Fig. 24).

ist zu langes Offenstehen der Kultur (Austrocknung!) und zu intensive Beleuchtung (z. B. mit ZEISS-Punktlichtlampe) schädlich. Die hohe Empfindlichkeit der Gameten zeigt sich auch darin,



Fig. 26. Gomphonema parvulum var. micropus. Copulation des ersten Wandergameten, der zweite degenerierend (wie Fig. 24 und 25).

daß in sehr gut gedeihenden Kulturen doch nur 70 Proz. der entstandenen Gameten tatsächlich copulieren; der Rest geht zugrunde. Sehr oft ist aber der Prozentsatz noch ungünstiger. Es ist auch bezeichnend, daß häufig nicht alle vier Gameten eines Paares, sondern nur zwei copulieren. In einer Kultur vom 1. Mai 1929 war beispielsweise das Verhältnis von Paaren, die zwei Zygoten und Paaren, die nur eine Zygote gebildet hatten, 147:59. Bei Zellen, deren Größe an der unteren Grenze liegt, werden die Verhältnisse immer ungünstiger, bis schließlich unterhalb einer gewissen Größe die Gameten überhaupt nicht mehr copulieren (vgl. S. 45).

Überhandnehmen von Bakterien wirkt besonders katastrophal. Es sei aber betont, daß der auch in günstigen Fällen relativ hohe Prozentsatz von Fehlcopulationen (bei Navicula seminulum erfolgt dagegen praktisch 100 proz. Copulation) nicht auf besondere "ungeeignete" Kulturbedingungen zurückzuführen ist. Gerade bei Gomphonema-Arten (vgl. den Teil über Freilandbeobachtungen), aber auch bei Cymbella-, Pinnularia- und manchen anderen Arten beobachtet man auch im Freien häufig Massensterben von Gameten; ein bestimmter Grad von Empfindlichkeit ist den Gameten zweifellos "angeboren".

Natürlich müßten sich theoretisch auch Bedingungen schaffen lassen, unter welchen alle Gameten copulieren, - sofern das Unterbleiben der Copulation nicht in bestimmten Fällen durch Gleichgeschlechtlichkeit oder durch zufällig hinderliche Lagebeziehungen verursacht wird. Für die erste Annahme - daß also z. B. alle vier Gameten eines Paares gleichgeschlechtlich wären - liegen keinerlei Anhaltspunkte vor; auch ist der Prozentsatz mißglückter Copulationen — bei gleicher Zellgröße — so deutlich vom Gedeihen der Kulturen abhängig, daß diese Annahme fallen zu lassen ist. Dagegen kommt es häufig vor, daß Gameten infolge falscher Lagen der Mutterzellen an der Copulation gehindert sind. So sieht man auf Fig. 27 a, b Paare, bei welchen nur eine einzige Copulation ablaufen konnte, da die anderen Gameten zu weit voneinander entfernt liegen. In allen derartigen --- relativ seltenen, absolut häufigen - Fällen unterbleibt die Copulation aus "topographischen" Gründen. Sie spielen als allgemeine Erklärung sicher keine Rolle, da auch in Fällen, wo solche Gründe nicht vorhanden sind, die Copulation ausbleiben kann.

Fig. 27 b illustriert den seltenen Fall, wo — entgegen der Regel — infolge der Lage der Mutterzellen Copulation zwischen einen apical und einen basal gelagerten Gameten erfolgt. Ebenso selten sind Fälle, wo die Partnerzellen nicht invers, sondern mit den gleichnamigen Enden nebeneinander liegen; auch dann erfolgt manchmal nicht kreuzweise, sondern parallele Copulation (Fig. 28 c, d). Ein einziges Mal wurde auch Copulation von drei Gameten unter Bildung einer wahrscheinlich triploiden Zygote beobachtet (Fig. 27 c)¹).

Eigenartig ist die Tatsache, daß ausnahmsweise die Gameten derselben Mutterzelle miteinander copulieren können. Dieses Verhalten wurde nur zweimal beobachtet. Das Endstadium des ersten Falles ist auf Fig. 22 e dargestellt; hier lagen drei Partnerzellen mit fertigen Gameten nebeneinander. In der im Bild linken Zelle erfolgte Verschmelzung der Gameten zu einer normal aussehenden Zygote; die restlichen vier Gameten gingen zugrunde. Im anderen Fall handelte es sich um ein normales Copulationspaar,



Fig. 27. Gomphonema parvulum var. micropus. "Steckengebliebene" Copulationen und abnorme Stellungen der Mutterzellen (in c wurde eine triploide Zygote gebildet). a, b Halbschematisch nach dem Leben (schwarz die zugrunde gehenden Gameten).

wobei die Gameten der einen Zelle abstarben, während die der anderen Zelle untereinander copulierten²).

Eine weitere, leicht zu Irrtümern Anlaß gebende und deshalb erwähnenswerte Ausnahme ist das "Steckenbleiben" der Copulation. Es besteht darin, daß in einem mittleren Stadium (z. B. Fig. 24, 9⁴⁵ Uhr, Fig. 27 a, b) die Bewegung des Wandergameten eingestellt wird. Erfolgt dann eine Kontraktion der Zygote, so liegt diese in der Mitte zwischen den beiden Mutter-

¹) Ihr weiteres Schicksal blieb unbekannt. Bei *Cocconeis placentula* kommen triploide Zygoten häufiger vor; sie wachsen zu anscheinend normalen Auxosporen heran.

²) Copulationen von Gameten derselben Mutterzelle können bloß vorgetäuscht werden, wenn man nicht die Vorgänge selbst verfolgt, sondern nur die Endstadien betrachtet. Es kommt nämlich vor, daß eine normale erste Copulation erfolgt und daß dann der zweite Wandergamet hinüberwandert, aber nicht mit dem Ruhe-Gameten verschmilzt. Es liegen dann in der einen Zelle scheinbar autochthone, in Wirklichkeit nicht miteinander verwandte Gameten, in der anderen Zelle aber eine Zygote, die scheinbar autogam entstanden ist.

zellen. Manchmal unterbleibt die Kontraktion, wodurch eine leicht hantelförmige Zygote entsteht. Ein Auswachsen zur Auxospore findet in allen diesen Fällen anscheinend nicht statt.

Steckengebliebene Copulationen können als normale angesehen werden, wenn das Objekt nicht wirklich gründlich untersucht wird. Bei vielen im Freiland gesammelten Formen findet man sowohl bei Lebendbeobachtung wie bei Untersuchung fixierten Materials vorwiegend solche mißglückte Copulationen. Die Ursache hierfür liegt darin, daß die normalen Copulationsstadien



Fig. 28. Gomphonema parvulum var. micropus. a-d abnorme Copulationen und Stellungen der Mutterzellen (grau die Gameten und Zygoten, schwarz zugrunde gegangene Gameten); e auswachsende Auxosporen mit den anhaftenden Mutterschalen. Halbschematisch nach dem Leben.

infolge ihrer großen Empfindlichkeit bei der Präparation absterben. Auf der Nichtberücksichtigung dieser Umstände beruhen wohl viele ältere und neuere Angaben (z. B. MEYER, 1929) über gleichaktive ("isogame") Gameten. In Wirklichkeit wurden die Wander- und Ruhegameten einfach übersehen. Es ist anzunehmen, daß bei allen Arten, die zwei Gameten bilden und deren Auxosporen parallel zu den Mutterzellen liegen (gegenteiliges Beispiel: *Rhopalodia*), die Copulation in der für *Gomphonema parvulum* geschilderten Weise, nämlich unter dem Bild einer physiologischen Anisogamie der Gameten erfolgt. Hierfür spricht die Beobachtung in allen eingehender untersuchten Fällen (vgl. den allgemeinen Teil) und die Tatsache, daß sich die Lage der Zygoten und Auxosporen zueinander und zu den Mutterzellen nicht anders erklären läßt. Nimmt man an, daß die Gameten gleichaktiv wandern, also die Zygote in der Mitte zwischen den Mutterzellen gebildet wird, so müßten die Zygoten selbst aneinander vorbei wandern. Derartiges wurde niemals beobachtet.

Nach der Copulation erfolgt die Ausbildung einer dünnen, z. B. mit Safranin leicht nachweisbaren und anscheinend aus Pektin bestehenden Membran um die Zygote. Beim weiteren Wachstum wird die Hülle gesprengt und zerreißt in zwei Stücke, die in bekannter Weise als Kappen an den Polen der Auxosporen hängen (Fig. 23 b). Die Streckung der Auxosporen erfolgt immer parallel zur Apicalachse der Mutterzellen. Die Transapicalachsen sind aber gegeneinander um 90° verdreht: sieht man die Mutterzellen in Schalenansicht, so liegen die Auxosporen in Gürtelansicht und umgekehrt.

Das Wachstum der Auxosporen erfolgt in eigentümlicher "koordinierter" Weise. Während die Zygoten ihrer Entstehung und den Raumverhältnissen entsprechend gegeneinander verschoben (nicht in "gleicher Höhe") liegen (vgl. z. B. Fig. 22 d), sind die heranwachsenden und fertigen Auxosporen so gelagert, daß sich ihre Enden und Mittelpunkte in gleicher oder doch fast in gleicher Höhe befinden (Fig. 23 a, 28 e). Scheinbar wachsen also die entgegengesetzten Enden der Zygoten verschieden stark heran; in Wirklichkeit spielen wohl zwangsweise Verschiebungen der in der relativ festen Copulationsgallerte eingeschlossenen Zellen die Hauptrolle.

Die Schalen der fertigen Auxosporen, namentlich die in einem Paar außen liegenden (zuerst gebildeten) Schalen, sind im Vergleich zu den gewöhnlichen Zellen stark gewölbt. Die Erscheinung hängt wie bei *Navicula seminulum* und vielen anderen Formen mit dem Fehlen des Gürtelbandes zusammen. Die Auxosporen und die bei der ersten Teilung entstehenden Zellen sind daher in Gürtelansicht betrachtet in bezug auf die Apicalachse unsymmetrisch. Die Schalenzeichnung der Auxosporen ist normal. Wie früher erwähnt tritt manchmal eine mittlere Auftreibung auf, die im Laufe der späteren Teilungen aber bald ausgeglichen wird (Fig. 22 a)¹).

¹) Über die Morphologie der Auxosporen vgl. im übrigen das bei Gomphonema olivaceum Gesagte, welches infolge seiner beträchtlichen Zellgröße für derartige Untersuchungen geeigneter ist.

Deutung des Verhaltens der Gameten bei der Copulation.

Es bestehen von vornherein zwei Deutungsmöglichkeiten:

1. Die Mutterzellen sind sexuell determiniert, die beiden Gameten der einen Zelle sind also ♂, die der anderen ♀;

2. die Mutterzellen sind nicht sexuell determiniert, sondern jede von ihnen liefert einen \mathcal{J} und einen \mathcal{Q} Gameten.

ad 1. Da Copulation innerhalb eines Klons erfolgt, kann es sich keinesfalls um genotypische Geschlechtsbestimmung handeln. Die Geschlechtsdifferenzierung muß vielmehr an einem nicht näher bekannten Zeitpunkt vor dem Aneinanderlegen der Partner eintreten. Als Anzeichen der vollzogenen Geschlechtsbestimmung kann das Aufsuchen und Zusammentreten der Partner gelten¹). Die verschiedene Aktivität von Wander- und Ruhegameten ist nicht der Ausdruck verschiedener Geschlechtlichkeit; es treten vielmehr in einem Copulationspaar ein \Im und ein \Im Wandergamet, und ein \Im und ein \Im Ruhegamet auf.

ad 2. Das Aneinanderlegen der Partnerzellen ist kein Ausdruck eines Geschlechtsunterschiedes; die Geschlechtsbestimmung erfolgt erst später bei der Gametenbildung. Das verschiedene Verhalten der Wander- und Ruhegameten ist der sichtbare Ausdruck ihrer Verschiedengeschlechtlichkeit.

Für die erste Annahme spricht vor allem die Tatsache, daß Gameten derselben Mutterzelle nicht miteinander copulieren. Die zweite Annahme stützt sich auf die seit der Aufstellung einer allgemein brauchbaren Sexualtheorie durch HARTMANN geübten Gewohnheit, auffallende und konstante Unterschiede der Aktivität der Gameten als Geschlechtsunterschiede aufzufassen. Da aber Gameten einer Mutterzelle nicht miteinander copulieren obwohl sie nach der Annahme verschiedengeschlechtlich sind — ist die Zusatzannahme nötig, daß die Gameten miteinander selbststeril²) sind. Danach wären also die Mutterzellen zwar sexuell aktiviert (da sie sich aneinanderlegen), aber nicht sexuell determiniert, sondern Zwitter³). Es bedarf aber außer der Annahme einer Selbststerilität noch einer Erklärung, wieso bei der normalen Paar-

¹) Das frühere oder spätere Zurruhekommen läßt sich aber aus bereits erörterten Gründen nicht als Geschlechtsunterschied auffassen.

²) Nach der Terminologie BRIEGER's (1930): selbstparasteril. — Es kommt natürlich nur phänotypisch bedingte Selbststerilität in Betracht.

³) Ähnlich verhalten sich manche Ciliaten (vgl. BRIEGER, 1930).

bildung mit normalem Copulationsablauf immer die "richtigen" Gameten an den "richtigen" Stellen liegen. Die Gameten befinden sich ursprünglich — vor der Drehung — in gleichen Abständen voneinander; sie müßten sich später im gegenseitigen "Einverständnis" derart umlagern, daß sich kreuzweise Copulation ergibt¹).

Die Entscheidung zwischen beiden Auffassungen hängt wesentlich mit der Bewertung des Verhaltens von Wander- und Ruhegameten zusammen.

Ich habe früher (1928) ohne Bedenken das Verhalten von Nitzschia subtilis, die bei völliger morphologischer Isogamie deutlich Wanderund Ruhegameten ausbildet, nach der zweiten Annahme gedeutet. Zwingend ist aber zunächst nur der Schluß, daß jene Gameten, welche miteinander copulieren, verschiedenes Geschlecht haben. Es fragt sich weiter, ob es außer dem Kriterium der Copulation noch weitere Kriterien gibt, um in einem Fall vollständiger morphologischer Isogamie, wie er bei Gomphonema parvulum realisiert ist, Geschlechtsunterschiede festzustellen. Auf Grund zahlreicher Untersuchungen an Protisten ist man mit Recht geneigt, die Aktivität und Passivität der Gameten als ein solches Kriterium anzusehen (HARTMANN, 1929). In diesem Sinne gibt Gomphonema parvulum (und andere Diatomeen, vgl. z. B. GEITLER, 1928) ein ausgezeichnetes Beispiel von physiologischer Anisogamie ab.

Es ist aber möglich, daß die Aktivität und Passivität der Gameten nur mechanisch vorgetäuscht wird. Ein Gamet (der erste Wandergamet) kann zufällig zuerst reifen und seine Bewegung aufnehmen; der zweite "Wander"gamet wird dann zwischen Zygote und Copulationsgallerte gepreßt und weicht nach der Stelle des geringsten Widerstandes aus, d. h. wird in die andere Mutterzelle zum Ruhegameten hinübergeschoben.

Die Grundlage für die Vorstellung, daß bei der Bewegung des zweiten Wandergameten die Copulationsgallerte als Widerlager dient, ist gegeben: wie Färbungen, Druck- und Entquellungsversuche zeigen, ist die Gallerte relativ fest. Tatsächlich gewinnt man auch bei Beobachtung im Leben deutlich den Eindruck einer passiven Bewegung. Da experimentelle Eingriffe (etwa durch quellende und entquellende Mittel) während des Ablaufes der Copulation infolge

¹) Daß die Annahme "einverständlicher" Bewegungen nicht gänzlich aus der Luft gegriffen ist, zeigen die eigentümlichen Verhältnisse bei *Epithemia* (vgl. diese).

der Empfindlichkeit der Gameten ausgeschlossen sind, fehlen aber alle Beweise für diese — an sich mögliche — Auffassung¹).

Nimmt man an, daß sie richtig ist, so ergibt sich als natürliche (wenn auch nicht zwingende) Folgerung, daß die Gameten einer Mutterzelle das gleiche Geschlecht besitzen. Unter dieser Voraussetzung werden verschiedene Ausnahmefälle des Verhaltens bei der Copulation leicht verständlich. So die Tatsache, daß bei paralleler Lagerung der Mutterzellen in gleicher Höhe nicht Über-Kreuz-Copulation erfolgt (Fig. 28 c); daß bei Berührung mit den Enden das gleiche geschieht (Fig. 27 b). In solchen Fällen beginnt die Copulation eben zwischen den zun ächst liegenden Gameten. Das normale Verhalten stellt sich dann als bestimmter Spezialfall dar: bei inverser, verschobener Lagerung der Mutterzellen befinden sich die beiden als erster Wander- und erster Ruhegamet bezeichneten Gameten am nächsten. Allerdings spielt auch noch eine gewisse Zufälligkeit mit, wie die — seltenen — Fälle zeigen, wo trotz normaler Lage der Mutterzellen parallele Copulation erfolgt (Fig. 28 d).

Bemerkenswert sind Copulationen, an welchen drei Partnerzellen beteiligt sind. In manchen Fällen bildet jede Mutterzelle einen Wander- und einen Ruhegameten (Fig. 28 a); man sieht, daß sich dieses Verhalten wieder aus den Lagebeziehungen erklären läßt. In anderen Fällen (im ganzen wurden drei beobachtet) bildet die mittlere Mutterzelle zwei Ruhegameten (Fig. 28 b). Faßt man die verschiedene Beweglichkeit der Gameten als Geschlechtsunterschied auf, so würden hier in einer Mutterzelle zwei gleichgeschlechtliche Gameten vorhanden sein. Es genügt aber die Annahme, daß in den beiden seitlichen Mutterzellen zufällig zwei Gameten die Bewegung gleichzeitig aufgenommen haben; die Folge muß dann die Bildung von zwei Zygoten in der mittleren Mutterzelle sein.

Der Auffassung, daß die Gameten einer Mutterzelle gleiches Geschlecht besitzen, stehen scheinbar die beiden Fälle gegenüber, wo die Gameten der gleichen Mutterzelle miteinander copulierten. Sie würden den einzigen exakten Beweis für die Verschiedengeschlechtlichkeit bilden. Doch ist folgendes zu bedenken:

¹) Die Festigkeit der Gallerte drückt sich auch darin aus, daß die Zygoten nicht Kugelform annehmen, sondern der Länge nach gepreßt sind. Bei Formen mit weicher Gallerte kugeln sich die Zygoten ab (vgl. das bei Achnanthes lanceolata Gesagte).

Archiv für Protistenkunde. Bd. LXXVIII.

1. Die Weiterentwicklung zur Zygote und die Kernverschmelzung wurde nicht beobachtet; es kann sich daher um bloße "pathologische Plasmogamie" handeln.

2. Das Verhalten läßt sich auch als für unser Thema belanglose Ausnahme auffassen, ebenso wie die Copulation von drei Gameten (Fig. 27 c), von welchen ja zwei gleichgeschlechtlich sein müssen. Im Hinblick auf das normale Verhalten in Hunderten von Fällen scheint es nicht sehr gewagt, zwei Fälle als Ausnahme zu bezeichnen.

Aus alledem ergibt sich: die Auffassung, daß die Mutterzellen sexuell aktivierte Zwitter sind, die 3 und 9 Gameten liefern, ist die in mancher Hinsicht bestechendere, denn sie gliedert das Verhalten in eine größere Reihe von Beobachtungen und Gesetzmäßigkeiten ein¹); tatsächlich läßt sich aber in diesem Fall das Geschehen auch anders ebensogut, im Hinblick auf die Zusatzannahme von Selbststerilität und "einverständlicher" Lagerung der Gameten sogar einfacher erklären. Daß bei dem Zustandekommen der Differenzierung in Wander- und Ruhegamet die Art der Bildung und die Beschaffenheit der Copulationsgallerte eine sehr wesentliche Rolle spielt, zeigt vor allem der Vergleich verschiedener Typen (siehe die Freilandbeobachtungen). Immer dann, wenn Wander- und Ruhegameten vorhanden sind, spielt sich der Vorgang innerhalb einer relativ derben Gallerthülle in einem abgeschlossenen Raum ab (Gomphonema olivaceum, Cymbella-Arten, Nitzschia subtilis). Ist die Gallerte weich - in vielen Fällen ist sie überhaupt nicht nachweisbar -, so erfolgt die Verschmelzung "symmetrisch", beide Gameten sind gleich aktiv und die Zygoten entstehen auf "halbem Wege" oder an einer beliebigen Stelle; als Ausdruck der ungehinderten Entwicklung ist ihre Kugelgestalt aufzufassen. Besonders instruktive Beispiele bietet der Vergleich von Nitzschia subtilis und fonticola, und Achnanthes lanceolata und minutissima.

c) Gomphonema parvulum var. micropus aus dem Grunewaldsee (Berlin).

Anfang September wurden Reinkulturen und sechs Klone auf alkalischem KNOP-Agar angelegt. Die Zellen waren zu dieser Zeit 19-21 μ lang. Sie stimmten morphologisch vollständig mit den Lunzer Pflanzen überein.

¹) Wie erwähnt, betrachtete ich diese Deutung früher als die einzig brauchbare. Hartmann schloß sich ihr an. Cholnoky verwendete sie bei anderen, sich wie Gomphonema parvulum verhaltenden Arten.

Am 18. Oktober wurde in zwei Klonen spärliche Copulation beobachtet. Am 6. November erfolgte reichliche Copulation und Auxosporenbildung auch in den anderen Kulturen. Die Auxosporenbildung hielt bis März 1930 an; später wurden nur mehr zugrunde gehende Gameten gebildet. Anfang Juni wurden die Kulturen abgebrochen.

Das Verhalten bei der Gametenbildung, die Copulation selbst (Wander- und Ruhegameten) und die Auxosporenbildung verliefen völlig mit den Lunzer Exemplaren übereinstimmend. Die Gametenbildung begann in 17,5 μ langen Zellen; 14—16 μ lange Zellen bildeten reichlich Gameten und Auxosporen; Gameten aus kleineren Zellen copulierten in der Regel nicht. Die Länge der Auxosporen betrug 36—40 μ . Alle Veränderungen der Schalengestaltung, die an dem Lunzer Material geschildert wurden, traten in der gleichen Weise auf.

Es zeigt sich also trotz der weiten Entfernung der Standorte vollständige Identität der Pflanzen und ihres Verhaltens.

d) Eunotia formica.

1. Kulturversuche.

Allgemeines.

Im Gegensatz zu den bisher behandelten Arten gelang die Kultur auf alkalischem KNOP-Agar nicht. Als günstigstes Kulturmedium erwies sich vielmehr Torfagar nach F. v. WETTSTEIN (1921):

Lösung A	$(\mathbf{NH_4})_{3}\mathbf{PO_4}$	0,2 g
	$MgSO_4$	0,05 "
	$CaCl_2$	0,05 "
	$CaSO_4$	0,05 "
	$K_{2}HPO_{4}$	0,05 "
	Fe_2Cl_6	1 Tropfen einer 1 proz. Lösung
	dest. Wasser	$1000 \mathrm{~g}$

Lösung B Torfdekokt, zu einer hellbraunen Lösung verdünnt 1 Teil Lösung A + 1 Teil Lösung B ergibt die fertige Nährlösung.

Der Agar wurde in Anbetracht der bedeutenden Zellgröße 0,5 proz. genommen, war also ziemlich dünnflüssig.

Etwas schwächeres, aber noch immer gutes Wachstum erfolgte auf Agar mit der sog. Volvox-Lösung nach MAINX, welche ein Gemisch von Erddekokt und einer mineralischen Lösung darstellt. Annähernd gleich gut wirkte Agar mit Erdlösung ohne Zusatz $(p_H = \pm 6,5)$. In Flüssigkeitskulturen war das Wachstum geringer als auf Agar.

Das bessere Gedeihen von Eunotia formica auf saurem Medium und speziell die Vorliebe für Torf steht mit dem natürlichen Vorkommen im Einklang. Daß auf saurem KNOP-Agar kein nennenswertes Wachstum erfolgt, deutet vielleicht auf die Notwendigkeit organischer Ernährung hin. Die Art unterscheidet sich jedenfalls in ihren Ansprüchen deutlich von Navicula seminulum und Gomphonema parvulum, soweit das Medium in Betracht kommt; die Ansprüche an das Licht sind jedoch die gleichen. Auch bei Eunotia formica erfolgt bei intensiver Belichtung an der künstlichen Sonne oder in den Sommermonaten in unmittelbarer Nähe des Fensters Wachstumshemmung unter Verfettung der Zellen.

Da die Art zu den großzelligen Formen gehört (Länge bis 230μ !) und bandförmige Kolonien bildet, die makroskopisch sichtbar sind (das längste in Kultur erzielte Band maß 22 mm und bestand aus 1053 Zellen, die durchschnittliche Breite betrug 140 μ), war die Reinzucht und Anlegung von Klonen sehr leicht. Die Überimpfungen erfolgten ca. alle 14 Tage mittels einer Platinöse. Das aufgenommene Material wurde auf der Agarplatte leicht verstrichen, wobei die Bänder in kurze, wenigzellige Stücke auseinander brachen: dadurch wurde eine gleichmäßige Besiedelung und gute Ausnützung des Substrates gewährleistet. Fig. 29 zeigt das Ergebnis nach dem Anwachsen.

Frisch auf Agar übertragene Zellen zeigen keine Bewegung, sondern wachsen unmittelbar zu Bändern aus. Übertragene Bänder zerfallen nicht in Einzelzellen, sondern wachsen weiter. Dagegen tritt Zerfall der Bänder in einzelne Zellen bei Übertragung in Flüssigkeit (Torf-, Erdlösung) ein. Die isolierten Zellen zeigen deutliche Kriechbewegungen und legen im Lauf weniger Tage Strecken von einigen Zentimetern zurück¹). Das Verhalten von Zellen in Flüssigkeitskulturen läßt sich wie bei den früher besprochenen Formen in die gleichen Schlagworte fassen: Bewegung ohne Teilung, Bewegung und Teilung, Teilung ohne Bewegung (Bandbildung), keine Teilung und keine Bewegung.

Die Bänder zeigen je nach ihrer Breite (= Zellänge) wechselnde Lagerung auf der Agarplatte. Großzellige, breite Bänder liegen flach auf, kleinzellige legen sich in Falten und stehen teilweise auf

¹) HUSTEDT (1926) bezweifelt, daß die *Eunotia*-Raphe als Bewegungsorgan dient!

der Kante. Während sich große Bänder beim Wachstum gleichmäßig über die Agaroberfläche dahinschieben und geradegestreckt bleiben, erfahren kleinere Bänder Stauchungen, die zu Schlingenbildungen Anlaß geben (Fig. 30).

Auf Grund der Bandbildung und annähernden Simultanie der Teilungen ist es leicht, eine bestimmte Anschauung von der Teilungsfrequenz zu gewinnen. Auf Torfagar übertragene Auxosporen



Fig. 29. Eunotia formica. 3 Wochen alte Klonkultur auf Torfagar in einer PETRI-Schale. Photo, ca. um ¹/₄ vergrößert.

hatten nach 14 Tagen 30-70 zellige Bänder gebildet. Demnach teilte sich jede Zelle durchschnittlich jeden zweiten bis dritten Tag. Überträgt man Bänder, so läßt sich das Wachstum makroskopisch kontrollieren. Ungefähr 1 mm lange Bänder mittlerer Größe werden nach 14 Tagen 4-11 mm lang; es erfolgt also annähernd jeden vierten Tag eine Teilung. Da naturgemäß die Teilungsrate entsprechend der Erschöpfung des Mediums abklingt, geben diese Zahlen kein Bild der maximalen Teilungsfrequenz¹).

¹) Die Teilungen sind an keine bestimmte Tages- oder Nachtzeit gebunden. Die Mitose zeigt einige interessante Eigentümlichkeiten (vgl. GEITLER, 1929).



Fig. 30. *Eunotia formica.* Teilbilder aus Klonkulturen auf Torfagar: a Zellen von Copulationsgröße (dazu Kurve 14); b kleinere Zellen (dazu Kurve 8); in a einzelne Zellen abgestorben. Mikrophoto in situ, ca. 150 ×.

b

Verlauf der Kulturversuche.

Die Reinzucht wurde Mitte Februar 1929 erreicht. Um diese Zeit wurden acht Klone von Bändern mit einer durchschnittlichen Breite von $30-50 \mu$ und zwei Klone aus etwas breiteren Bändern angelegt. Die relativ geringe Zellgröße ließ erwarten, daß Auxosporenbildung eintreten würde (was sich auch später bewahrheitete). Ende Mai wurden aus frisch gesammeltem Material fünf weitere Klone mit einer Bandbreite von 50—150 μ isoliert. Von diesen 15 Klonen gingen im Laufe des Sommers sechs ein: die restlichen Klone sowie Massenkulturen wurden bis Ende Oktober 1929 auf Torfagar weitergezogen.

Die Kurven 8-16 zeigen die Abnahme der Länge der Zellen von Mai bis Oktober. Es wurden hier einfach die Werte der durchschnittlichen Breite am Anfang und Ende der Versuche durch Gerade miteinander verbunden, was insofern nicht den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, als bei Eunotia ebenso wie bei den früher behandelten Arten die Zellverkleinerung mit sinkender Zellgröße langsamer vonstatten geht (die Gründe hierfür liegen auch hier in der Dickenabnahme der Gürtel- bzw. Zwischenbänder und in dem Sinken der Teilungsfrequenz). Die Erscheinung drückt sich unmittelbar in dem steileren Verlauf der Kurven 15 und 16 gegenüber den Kurven 8-14 aus. Bei periodischen Messungen würden sich nach unten durchgebogene Kurven ergeben.

Am 4. März wurde von den acht Klonen mit einer durchschnittlichen Bandbreite von $30-50 \mu$ je eine Kultur in Torflösung und je eine Kultur in Erdlösung ohne Zusatz angelegt. Als Kulturgefäße dienten flache Schalen aus Jenaer Glas; die Flüssigkeitshöhe



Kurven 8—16. Eunotia formica. Darstellung der Größenveränderungen in 8 Klonkulturreihen (Mittelwerte der Apicalachsenlängen).

betrug ca. 5 mm, die Aufstellung erfolgte unmittelbar an einem Nordfenster.

Am 16. März war in einer Torf- und in einer Erdkultur verschiedener Klone Auxosporenbildung eingetreten. Es fanden sich außer vegetativ wachsenden Bändern teils Copulationsstadien, teils reife Auxosporen, zum Teil aber auch bereits 2—6 zellige, aus Auxosporen entstandene Bänder (Fig. 32). In den übrigen vierzehn Kulturen waren keine Auxosporen, wohl aber in zwei Torfkulturen mehrere zugrunde gegangene, Gameten bildende Zellenpaare vorhanden.

Die Copulation spielt sich zwischen zwei isolierten Zellen (niemals in Bändern) ab, die sich aneinanderlegen; die Apicalachsen können



Fig. 31. Schema der Zellteilungsfolge einer Bandkolonie von Eunotia. Nach PFITZER 1871.

in einer Geraden liegen oder einen Winkel miteinander einschließen. Beim Aufklappen der Schalen wird ein Copulationsschlauch, aber keine über die Schalenränder tretende auffallende Gallertmasse gebildet (Fig. 32 a). In jeder Mutterzelle entsteht ein einziger Gamet. Die Zygote liegt in der Mitte zwischen den beiden Mutterzellen, es herrscht somit Is og amie (Fig. 32 b). Die leeren Schalen werden von der heranwachsenden Auxospore auseinander geschoben und sind noch längere Zeit an den Erstlingsbändern sichtbar (Fig. 32 c). Die Auxosporenbildung verläuft in der gleichen Weise bei *Eunotia pectinalis* (SMITH, 1856).

Spätere Wiederholungen von Flüssigkeitskulturen mit den gleichen und anderen Klonen sowie mit Massenkulturen lieferten niemals Copulationen und Auxosporen¹). Das erste Gelingen ist also zum Teil einem bloßen Zufall zu verdanken, der wahrscheinlich darin bestand, daß die betreffenden Flüssigkeitskulturen relativ bakterienfrei blieben. In den später angelegten Flüssigkeitskulturen trat

¹) Bei Übertragungsversuchen von Agarmaterial in alkalische und saure KNOP-Lösung, in BENECKE-Lösung, Leitungswasser und destilliertes Wasser erfolgten starke Schädigungen; Copulationen waren also gar nicht zu erwarten.
fast ausnahmslos nach wenigen Tagen intensive Trübung ein, die durch die Anwesenheit von Bakterien bewirkt wurde. Das Wachstum war auch meist sehr gering.

Aus den — allerdings weniger vollständigen — Versuchen ergeben sich immerhin folgende Tatsachen.

Die sexuelle Fortpflanzung tritt unter Bedingungen ein, die gutes vegetatives Wachstum ermöglichen; hierfür unmittelbar beweisend ist das Auswachsen der Auxosporen zu Bändern ohne Übertragung in frische Nährlösung. In dieser Hinsicht

herrscht also volle Übereinstimmung den früher mit besprochenen Ar-Im Gegenten. zu diesen satz ist aber bei Eunotia formica für den Eintritt der Copulation Kultur in Flüssigkeit notwendig. einfach deshalb, weil die Zellen anf Agar nicht beweglich sind, die Partner sich daher nicht aufsuchen können.

Für das Problem der Ge-



Fig. 32. Eunotia formica. a Copulationsstadium; b junge Zygote; c aus einer Auxospore entstandenes vierzelliges Band (an den beiden Seiten die Schalen der Mutterzellen anhaftend).

schlechtsbestimmung ergibt sich aus der Tatsache der Copulation innerhalb von Klonen, daß die vegetativen Zellen nicht genotypisch sexuell determiniert sind.

Infolge des Mißglückens einer willkürlichen Auslösung der Copulation konnte der gesamte Entwicklungscyclus nicht lückenlos verfolgt werden. Da jedoch die beiden Grenzwerte der Zellgrößen der normalen Entwicklung gegeben waren (Länge der Apicalachse der Auxosporen 210–235 μ , der Gametenmutterzellen 36–43 μ), und im Ausgangsmaterial Zellen sehr verschiedener Größenklassen vorhanden waren, läßt sich der Entwicklungsgang aus Teilbeobachtungen rekonstruieren.

2. Morphologie.

Der Bau der *Eunotia*-Zelle ist in mehrfacher Hinsicht recht charakteristisch. Jede Schale besitzt eine Raphe, die aus zwei endständigen, sehr kurzen Ästen besteht. Die Äste stoßen nicht in einem Zentralknoten zusammen, sondern lassen den mittleren Schalenteil frei. Sie liegen ferner nicht in der Mediane und überhaupt nicht auf der Valvarfläche der Schalen, sondern sind seitlich so stark verschoben, daß sie in dem auf die Gürtelseite umgeschlagenen Schalenmantel zu liegen kommen. In der Schalenansicht einer Zelle sind die Raphenäste daher überhaupt unsichtbar; sichtbar sind nur die Endknoten, aus welchem die Äste entspringen. Die Raphenäste selbst sieht man bei Betrachtung in Gürtelansicht als zarte, leicht gebogene, bzw. geknickte Linien¹).

Die Apicalachse der Zellen ist gebogen, und zwar regelmäßig in transapicaler Richtung, bei Auxosporen und ihren ersten Nachkommen aber auch in pervalvarer Richtung. In diesem Fall sind die Zellen also auch in der Gürtelansicht gekrümmt (Fig. 32 c), sonst nur in der Schalenansicht. In bezug auf die transapicale Biegung läßt sich eine konvexe Rücken- und eine konkave Bauchseite unterscheiden. Die Raphe ist immer auf den Schalenrand der Bauchseite verschoben.

Bezeichnend für die Art ist das Vorhandensein von Zwischenbändern. Die beiden Schalen sind nicht bloß durch je ein Gürtelband miteinander verbunden, sondern durch eine größere Anzahl von Membranstücken, welche zwischen Schale und Gürtelband eingeschaltet sind. Die Gürtelbänder besitzen im Gegensatz zu den Zwischenbändern die fein punktiert sind, keine Zeichnung. Die Zahl der Zwischenbänder beträgt in ausgewachsenen Zellhälften von *Eunotia formica* vier, zusammen mit dem Gürtelband sind also fünf Bänder vorhanden²).

Bereits PALMER und KEELEY (1900) haben festgestellt, daß bei Eunotia — wie bei den meisten Diatomeen — die Gürtel- und Zwischenbänder nicht in sich geschlossen, also ringförmig, sondern an einem Ende offen sind. Dies ist bei Mazeration der Zellen ohne

¹) Eingehende Untersuchungen über die Morphologie und Phylogenie der *Eunotia*-Raphe liegen von HUSTEDT (1926) vor. — Neben der Raphe ist noch eine bei *Eunotia formica* kaum sichtbare — Pseudoraphe vorhanden (in meinen Figuren nicht eingezeichnet).

²) Doch gibt es auch Ausnahmen: so kommen große Zellen vor, welche nur drei, kleine Zellen, die fünf Zwischenbänder ausbilden.

weiteres deutlich (Fig. 34f). Unklar bleibt nur die Frage, wie die Bänder in situ liegen. In Analogie zu anderen Fällen ist es wahrscheinlich, daß in der Zelle offene Enden mit geschlossenen alternieren ¹).

> Die Schalenzeichnung besteht aus Querstreifen, die in der Mitte weiter, an den Enden dichter stehen, im allgemeinen aber nicht ganz regelmäßige Abstände besitzen (Fig. 33, 34). Bei entsprechender Einbettung (z. B. in Piperin-Kolophonium) zeigt sich jeder Streifen aus Punkten aufgebaut (in





den Zeichnungen sind die Querstreifen als einfache Striche dargestellt). Der Aufbau aus Punkten wird auf dem Schalenmantel deutlicher. Die Schalenzeichnung setzt sich auf den Gürtel- und Zwischen-



¹) Die Entscheidung durch direkte Beobachtung an intakten Zellen ist bei *Eunotia formica* aus optischen Gründen nicht möglich.

bändern fort; auch hier erscheinen die Striche als deutliche Punktreihen (Fig. 44e).

Der Schalenumriß ist durch eine mittlere, oft nur an der Bauchseite deutliche Auftreibung und durch polare Verbreiterungen charakterisiert (Fig. 33, 34). Die Enden sind typischerweise keilförmig aufgetrieben, bei meinem Material jedoch stark abgerundet, entsprechen also nicht genau dem gewohnten Bild¹). Bei Betrachtung in Gürtelansicht zeigt sich sehr deutlich das

Übereinandergreifen der Gürtelbänder. Infolge der beträchtlichen Zellgröße und der bedeutenden Dicke der Gürtel- und Zwischenbänder kann die Art als Schulbeispiel für den Schachtelbau der Diatomeen gelten (Fig. 41, 42). Die verschiedene Größe der Schalen einer Zelle wie die verschiedene Größe der Zellen eines Bandes ist sehr klar erkennbar. Die Folge der Längenunterschiede der Apicalachsen ist ein wellenförmiges Auf- und Abgehen des Bandrandes (Fig. 30, 31). Sieht man genauer zu, so zeigt sich eine zunächst nicht zu erwartende Besonderheit darin, daß der Zellumriß in Gürtelansicht nicht genau rechteckig, sondern leicht trapezförmig ist. Es ist dies eine Folge des Umstandes, daß bei der Teilung die jungen Schalen innerhalb des Gürtelbandes der übergriffenen Schale (der Hypotheka) angelegt werden, daß daher beim späteren Auseinanderweichen der Mutterschalen nur die eine der Tochterschalen direkt den Anschluß an das Gürtelband der Mutterschale finden kann, wenn die Umbiegung des Schalenrandes sehr unvermutet erfolgt, was bei Eunotia tatsächlich der Fall ist. Bei den meisten Diatomeen geht der Schalenmantel in die Valvarfläche allmählich bogenförmig über, wodurch der Anschluß ohne weiteres möglich wird. Bei Eunotia muß sich der neugebildete Schalenmantel, der sich der alten übergreifenden Schale (der Epitheka) innen anlegen soll, krümmen, damit er um das Gürtelband der übergriffenen Schale herumkommt (Fig. 35 e-h, 36 c, d)²).

Das Beisammenbleiben der Tochterzellen in Kolonien, die deutliche Verschiedenheit von übergreifenden und übergriffenen Schalen und die allgemeinen Größenverhältnisse ermöglichen es, die Zellteilungsfolge genau zu studieren. Beobachtungen an Bändern des Ausgangsmateriales wie an Klonen zeigten, daß sich praktisch alle Zellen gleich schnell teilen, daß die Verteilung der Größenklassen also dem Binomialsatz entspricht. Bezeichnet man mit

¹) Die Bestimmung der Art als *formica* verdanke ich Herrn Dr. F. HUSTEDT und Herrn Dr. R. W. KOLBE.

²) Auf diese Verhältnisse hat zuerst HUSTEDT (1929) hingewiesen.

HUSTEDT die übergreifende Schale als f, die übergriffene als u, so ist die Formel für eine Zelle — je nach ihrer Orientierung zum

/ d. C. b. a. e. f. g. h.

a-d Eunotia formica:

Schematische Darstellung der Raphenäste verschieden großer Zellen (halbe Gürtelansichten); e schematische Dar-

stellung der Anlage der Tochterschalen innerhalb des Gürtels der übergriffenen Schale; f dasselbe bei Achnanthes brevipes; g, h bei Eu-

notia didyma var. eleganta; e-h

nach Hustedt 1929.

Fig. 35.

Beschauer — fu oder uf. Erfolgen die Teilungen nach dem Binomialsatz, so muß z. B. ein 4 zelliges Band die Formel fu uf fu uf haben und längere Bänder müssen analoge Formeln besitzen. Dies war bei Bändern aus gut gedeihenden Kulturen tatsächlich der Fall. Unregel-

mäßigkeiten kommen naturgemäß dadurch vor, daß einzelne Zellen in der Teilung zurückbleiben, andere vorauseilen. So erhält man in frisch geimpften Kulturen scheinbar abweichende Bilder, da die



Fig. 36. Eunotia formica. a, b Zellen eines Klons (hierzu Kurve 16): a am 9. Juni 1929; b am 1. Oktober 1929; c, d Anlage der Tochterschalen.

Teilungen nicht streng gleichzeitig, sondern zu jeder Tagesund Nachtzeit ablaufen. Ist die Teilungsperiode aber vorüber, sieht man sich also Bänder etwa nach 14 Tagen an, so zeigen sie einen recht regelmäßigen Aufbau. Daß sich vereinzelt Zellen noch nachträglich teilen und daher geringe Abweichungen vorkommen, kann an der allgemeinen Gesetzmäßigkeit nichts ändern. Es ist daher für *Eunotia formica* — ebenso wie für *Eunotia didyma* (HUSTEDT, 1929) — erwiesen, daß sich die Zellteilungsfolge nach dem Binomialsatz, nicht aber nach der bekannten, von Müller (1883) an *Melosira* festgestellten Regel vollzieht (Fig. 31¹)). Dies gilt allerdings nicht für Zellen unterhalb der Copulationsgröße; hier stellen sich Störungen ein und die Teilungsfolge wird ganz unregelmäßig (Fig. 44 b, d, e).

Die leichte Kontrollierbarkeit der Wachstumsvorgänge und die günstigen morphologischen Verhältnisse ermöglichen auch eine exakte Erfassung der Ursachen für die Verlangsamung der Zellverkleinerung mit sinkender Zellgröße. Es zeigt sich tatsächlich, was für Navicula seminulum und Gomphonema parvulum schon angenommen wurde, daß zwei Ursachen wirksam sind: die Abnahme der Gürtelbanddicke und das Sinken der Teilungsfrequenz. Die verschiedene Gürtel- und Zwischenbanddicke ist aus Fig. 41 und 42 unmittelbar und mit aller Deutlichkeit ersichtlich²). Das Abnehmen der Teilungsfrequenz läßt sich durch Auszählungen von Zellen verschiedener Klone einwandfrei feststellen.

Die Breite der Bänder des Ausgangsmateriales aus einem Warmhausbecken der Biologischen Station in Lunz schwankte zwischen 150 und 30 μ . Wie die Kulturen zeigen, sind damit noch nicht die wirklichen Extreme erreicht, die rund 230 und 12 μ betragen. Fig. 33, 34 a—e gibt das Aussehen der Schalen verschiedener Größenklassen des Ausgangsmateriales wider. Es zeigt sich abermals die schon bekannte Gesetzmäßigkeit, daß 1. die Länge der Transapicalachse im Vergleich zur Länge der Apicalachse nur wenig abnimmt, und 2. die Dichte der Streifen bei sinkender Zellgröße etwas zunimmt. Das Zusammenrücken der Streifen ist allerdings viel geringer als bei den früher behandelten Formen. So kommen bei 30 μ langen Zellen in ihrem mittleren Teil durchschnittlich elf Streifen, bei 100 μ langen Zellen neun Streifen, bei 200 μ langen

¹) Vgl. S. 8.

²) Von Messungen wurde abgesehen, da sie nicht wirklich genau sein können, daher nicht mehr als die direkte Beobachtung leisten.

acht Streifen auf 10 μ^{1}). Die Längenverhältnisse der Apical- und Transapicalachse sind 200 μ : 9,5 μ , 30 μ : 7 μ . Bemerkenswerterweise nimmt die Länge der Raphenäste nur sehr wenig ab (Fig. 35 a-d).

Von besonderem Interesse ist die Erscheinung, daß — entgegen allen bisher geschilderten Befunden — die Transapicalachse bei sinkender Zellgröße sich verlängern kann. In



Fig. 37. Eunotia formica. Zellen eines Klons (hierzu Kurve 14): a—c am 22. April 1929; d—k am 1. Oktober 1929 (Zelle k als Beispiel der normalen Entwicklung ohne Vergrößerung der Schalen in transapicaler Richtung).



Fig. 38. Eunotia formica. Zellen eines Klons (hierzu Kurve 8): a, b am 22. April 1929; c—i am 1. Oktober 1929 (c—e Zellen von Minimalgröße).

Kulturen großzelliger Klone erfolgt allerdings die normale Verkürzung. In Klonen, deren Zellen sich nahe oder unterhalb der Copulationsgröße befinden, treten jedoch außer normal verkleinerten Zellen auch Zellen mit verkürzter Apicalachse, aber verlängerter Transapicalachse auf (Fig. 37-40). Vielfach sind solche Zellen stark mißgebildet; besonders häufig ist eine Knickung der Apicalachse in der Nähe eines Zellpols. Im übrigen steigt die

¹) Es kommt jedoch gelegentlich auch dichtere Streifung bei größeren Zellen vor.

Zahl und Intensität der Abnormitäten mit weiter sinkender Zellgröße. Die kleinzelligsten Klone (Kurve 8 u. 9, Fig. 38, 39) zeigten die Erscheinung am deutlichsten. Das Auftreten von Teilungshemmungen, abnorme Schalenformen und Schalenzeichnungen und das Absterben zahlreicher Zellen lassen erkennen, daß diese Klone das "Existenzminimum" erreicht oder fast erreicht hatten (vgl. auch Fig. 44).



Fig. 39. Eunotia formica. Zellen eines Klons (hierzu Kurve 9): a-d am 22. April 1929; e-k am 1. Oktober 1929 (± starke Mißbildungen).



Fig. 40. Eunotia formica. Zellen eines Klons (hierzu Kurve 10): a, b am 22. April 1929; c, d am 1. Oktober 1929.

Obwohl also im großen und ganzen die normale Veränderung des Längen-Breitenverhältnisses erfolgt, stellt sich mit fortschreitender Zellverkleinerung an einer steigenden Zahl von Individuen nicht an allen — eine Abweichung dadurch ein, daß die Schalen breiter werden. Es herrscht demnach bei *Eunotia formica* nicht not-

wendigerweise das völlig starre Einschachtelungs-Teilungsschema der Diatomeen, demzufolge die Schalen nach beiden Raumrichtungen kleiner werden müssen. Die Klonkulturen zeigen somit die prinzipielle Möglichkeit von Vorgängen, die nach den bisherigen Untersuchungen nicht zu erwarten waren. Bei *Eunotia formica* kommt ihnen keine größere Bedeutung zu, bei anderen Formen — vielleicht bei *Diatoma* vulgare (vgl. Anm. 1 S. 95) — wäre es denkbar, daß sie im normalen Entwicklungsgang eine größere Rolle spielen.

Durch die Verbreiterung der Schalen kann in bestimmten Fällen bei Eunotia formica der Abnahme des Zellvolumens entgegengewirkt werden. Wie weit dies der Fall ist, hängt von dem Verhalten der Pervalvarachse ab. Der flüchtige Vergleich verschieden großer Zellen zeigt scheinbar, daß der Abstand der Schalen mit sinkender Länge der Apicalachse zunimmt (Fig. 30, 36 c, d, 41-43, 44 a, e).



Fig. 41. *Eunotia formica*. Teil eines Bandes aus einer Klonkultur (hierzu Kurve 16); die Figur umfaßt ungefähr die halbe Bandbreite. Mikrophoto, ZEISS Apo 90, 1,30

Im allgemeinen beruht die Erscheinung nicht etwa auf einer Zunahme der Zahl oder Größe der Gürtel- und Zwischenbänder¹), sondern auf einem verschieden weiten Auseinanderrücken der Zellhälften. Die Art zeigt sehr schön und deutlich, daß der Abstand von der Valvarfläche, bzw. der Kante zwischen Valvarfläche und

¹) In extrem kleinen Zellen kommt allerdings manchmal eine Vermehrung der Zwischenbänder auf fünf vor.

Archiv für Protistenkunde. Bd. LXXVIII.

Schalenmantel, bis zum Rand des Gürtelbandes praktisch konstant ist: er beträgt bei großen wie bei kleinen ausgewachsenen Zellen



b

Fig. 42. Eunotia formica. Teile von Bändern, a von Copulationsgröße (hierzu Kurve 14); b extrem klein (hierzu Kurve 8); die frisch angelegten Tochterschalen in a sind durch die Präparation etwas verbogen. Mikrophoto, wie Fig. 41.

16—16,5 μ , seltener bis 17 μ (vgl. z. B. Fig. 41, 42). Diese Konstanz wird durch die meist gleichbleibende Zahl und Breite der

Gürtel- und Zwischenbänder und der gleichbleibenden Breite des Schalenmantels erreicht.

Der größere Abstand der Schalen kleinerer Zellen beruht hauptsächlich auf jenem Vorgang, der bereits bei den anderen Arten als Teilungshemmung erkannt wurde. Fig. 45 veranschaulicht das an extremen Fällen. In breiten (großzelligen) Bändern erfolgt



Fig. 43. Eunotia formica. Teile von Bändern aus einer Klonkultur (hierzu Kurve 8) am 22. April 1929: a ruhende Zellen: b Zellen nach der Teilung.



Fig. 44. Eunotia formica. Wie Fig. 43, am 1. Oktober 1929: a normales Aussehen; b--f mehr oder weniger mißgebildet.

bei Erreichung eines bestimmten Schalenabstandes Teilung; die Zellen sind daher bei Betrachtung in Gürtelansicht lang und schmal (a rechts). In schmalen (kleinzelligen) Bändern bleibt die Teilung bei Erreichen des gleichen Schalenabstandes aus, die Zellen sind daher kurz und breit (b). Um die Verhältnisse richtig beurteilen zu können, ist Vergleichung gleich alter Kulturen oder verschieden breiter, aber unter gleichen Bedingungen stehender Bänder am

6*

natürlichen Standort nötig. Fig. 42 - infolge der zum Teil nicht flachen Lagerung der Bänder in b weniger deutlich Fig. 30 zeigt das Aussehen in gleich alten Kulturen.

Auch an kleinen Zellen ist der Schalenabstand nicht größer als bei großen Zellen, wenn die Zellen nach der Teilung stehen (vgl. Fig. 36c, d mit Fig. 43b). Die tatsächlich zu be-

obachtende Vergrößerung in kleinen Zellen beruht auf der sinkenden "Vitalität" und fügt sich in die bisher mitgeteilten Beobachtungen kleiner Zellen anderer Arten zwanglos ein.

Bei der Berechnung des Volumens läßt sich somit die Länge der Pervalvarachse als annehmen. Wie bei Gomphonema Konstante sinkt das Volumen — normalerweise linear mit der Länge der Apicalachse plus einer durch die geringe Längenabnahme der Transapicalachse bedingten Korrektur. Diese Gesetzmäßigkeit erleidet aber Veränderungen und zwar um so häufiger, je kleiner die Zellen werden: es tritt als neuer Faktor die Längenzunahme der Transapicalachse hinzu, welche der Verkleinerung des Volumens entgegenwirkt.

Wie aus den Fig. 37-40 ersichtlich ist, können sich sehr verschiedene Werte ergeben. In extremen Fällen gleicht die Verlängerung der Transapicalachse die Verkürzung der Apicalachse aus. Als Beispiel dieses seltenen Verhaltens kann Fig. 40 b u. c dienen. Die Auszählung der Flächeninhalte nach Zeichnung auf mm-Papier in vergrößertem Maßstab er-

gibt bei b 487, bei c 503, welches Verhältnis unter Berücksichtigung unvermeidlicher Ungenauigkeiten beim Zeichnen als 1:1 aufgefaßt werden kann. In der Regel ist die relative Längenzunahme viel geringer ¹).



а.

des Schalenabstands.



¹) Rein theoretisch ließe sich annehmen, daß die Verlängerung der Transapicalachse über die Verkürzung der Apicalachse überwiegt, also das Volumen steigt. Derartiges wurde jedoch niemals beobachtet und ist auch sehr wenig wahrscheinlich

Dem Ausgleich der Volumsverminderung durch die Verlängerung der Transapicalachse ist bei Eunotia formica nicht die Bedentung einer bestimmten Gesetzmäßigkeit beizumessen, da sehr verschiedene Volumina auch bei gleicher Länge der Apicalachse vorkommen (Fig. 38) und Zellen mit verlängerter Transapicalachse fast immer sehr stark mißgebildet sind. Es handelt sich ganz offensichtlich um Störungen.

Dies ändert jedoch nichts an der Tatsache, daß in solchen Fällen das starre Teilungsschema der Diatomeen durchbrochen ist. Die Bedeutung der Beobachtungen liegt darin, daß die Möglichkeit einer Schalenvergrößerung in transapicaler Richtung exakt, nämlich durch die Verfolgung der Entwicklung in Klonen bewiesen ist ¹).

Die Mechanik des Vorganges scheint aus dem Vorhandensein von Zwischenbändern erklärlich. Die Zwischenbänder, die schon jedes für sich elastisch und dehnbar sind, verleihen in ihrer Gesamtheit der Zelle eine größere Plastizität, als es beim Vorhandensein einfacher Gürtelbänder der Fall sein kann. Die Bänder sind ja nicht geschlossen, sondern an einer Stelle offen; bereits bei gewöhnlicher Mazeration klaffen die beiden "Schenkel" häufig auseinander (Fig. 34f). Da in der lebenden Zelle auf sie ein dauernder Druck ausgeübt wird, können sich geringe Veränderungen im Laufe der Teilungen summieren und schließlich meßbare Verbreiterungen der Schalen ergeben²).

Zusammenfassend läßt sich über den Formwechsel der Art sagen, das in allen wesentlichen Punkten Übereinstimmung mit Navicula seminulum und Gomphonema parvulum var. micropus herrscht. Als neue Eigenheit kommt die Wachstumsfähigkeit der Schalen in transapicaler Richtung im Laufe der Teilungen hinzu (nicht zu ver-wechseln mit "sekundärem" Wachstum fertiger Schalen, das es nicht gibt!). Bemerkenswert sind die sehr beträchtlichen Größenunterschiede der Zellen — $(12-)40-230 \mu!$ —, mit welchen die Art den Rekord unter allen Diatomeen zu halten scheint, und die starke Variabilität der Zellformen, die — wenn auch zum Teil bloßes Anzeichen von Degeneration — lehrreich ist für die Notwendigkeit vorsichtiger Beurteilung von Freilandproben, deren Entwicklungsgeschichte nicht bekannt ist.

¹⁾ Diese Tatsachen dürfen nicht mit der von RICHTER behaupteten Volumkonstanz bei *Nitzschia* verwechselt werden (vgl. den Allg. Teil). ²) Im einzelnen erscheint der Vorgang allerdings noch weiterer Aufklärung be-

dürftig; Eunotia formica dürfte dafür ungeeignet sein.

e) Eunotia pectinalis var. minor.

1. Kulturversuche.

Als gleich gute Kulturböden erwiesen sich alkalischer KNOP-Agar und Torfagar; etwas schlechter ging das Wachstum auf saurem KNOP-Agar von statten. Die ersten Reinkulturen wurden Mitte Februar 1929 gewonnen. Mitte April wurden fünf Klone angelegt. Die weitere Entwicklung der Klone und einiger Massenkulturen wurde auf alkalischem KNOP-Agar, zum Teil auch in Parallelkulturen auf saurem KNOP-Agar und auf Torfagar bis 1. Oktober 1929 verfolgt. Mehrmals erfolgten Übertragungen in Flüssigkeit (saure und

Mehrmals erfolgten Übertragungen in Flüssigkeit (saure und alkalische KNOP-Lösung, Torflösung, Erdabkochung). Die Zellen kriechen in diesem Fall einige Tage umher, setzen sich dann fest und wachsen zu Bändern¹) aus. Bei Übertragung auf Agar unterbleibt die Bewegung und die Zellen teilen sich im Verband. Das Wachstum ist in Flüssigkeit deutlich schlechter als auf Agar. Auch zu intensive Beleuchtung (künstliche Sonne, direktes Licht während der Sommermonate) wirkt schädlich²).

Die Teilungsfrequenz ist höher als bei *Eunotia formica*. In der ersten Zeit nach der Überimpfung teilen sich die Zellen alle 24—48 Stunden (die Teilungen sind wie bei den anderen Arten an keine bestimmte Tages- oder Nachtzeit gebunden). Soweit die — nicht immer ganz eindeutige — Beobachtung des Schalenbaues ein Urteil zuläßt, herrscht praktisch Simultanie der Teilungen und die Teilungsfolge entspricht wie bei *Eunotia formica* dem Binomialsatz.

Im Gegensatz zu den bisher behandelten Formen tritt niemals Auxosporenbildung ein. Dabei handelt es sich nicht um bloße Zufälligkeiten, sondern um die notwendige Folge des sehr eigentümlichen Entwicklungsgangs, der vor allem durch das Fehlen einer Verkürzung der Apicalachse im Lauf der Teilungen charakterisiert ist: der Vergleich der Messungen des Ausgangsmaterials mit den Klonen im Oktober ergab keine Veränderung der Extremoder Mittelwerte der Achsenlängen.

2. Morphologie.

Die Art stammte aus einem Glashausbecken der Biologischen Station in Lunz, wo sie auf verschiedenen Wasserpflanzen festgeheftete Bänder bildete. Die Bandbreite betrug $32-40 \mu$; die

¹) Die Raphe funktioniert also auch bei dieser Art als Bewegungsorgan (vgl. die Anm. auf S. 68).

²) Ganz analoges Verhalten zeigen die früher behandelten Arten.

häufigste Breite war 34-38 μ . Vom Aussehen der Schalen gibt Fig. 46 und 50 c eine Vorstellung. Die Zeichnung besteht in deutlichen transapicalen Streifen, von welchen 9-12, meist aber 10-12 auf 10 μ zu stehen kommen. Nach der Streifendichte, dem Schalenumriß und der Größe bezeichne ich mit Kolbe die Form als *pectinalis* var. *minor*¹).

Der allgemeine Zellbau ist der gleiche wie bei Eunotia formica (vgl. S. 74). Infolge der geringeren Größe ist eine genaue Beobachtung aber viel schwieriger und in manchen Punkten sogar unmöglich. So läßt sich die Anzahl der Zwischenbänder nur selten mit Sicherheit erkennen; sie dürfte in ausgewachsenen Zellen zwölf betragen. Im Gegensatz zu Eunotia formica ist das Übereinander-



Fig. 46. Eunotia pectinalis var. minor. Schalenformen aus drei Klonen (a-c, d-g, h i).

greifen der Gürtel an ruhenden Zellen nur sehr schwer erkennbar, da die Anteile der beiden Schalen meist zu einer optisch einheitlichen Linie verschwimmen. Zellen, die sich unmittelbar nach der Teilung befinden, bieten klarere Verhältnisse (Fig. 48).

Ein auffallendes Merkmal zeigt sich bei Betrachtung in Gürtelansicht in der Vorwölbung des Gürtels. Infolge des Aufbaus aus mehreren Stücken und eines bestimmten, nicht näher erkennbaren Zusammenschlusses entsteht ein eigentümlich "höckeriges" Aussehen. Der Grad der Vorwölbung wie der "Höckerigkeit" wechselt von Zelle zu Zelle.

Ist die Vorwölbung schwach, so werden die Tochterschalen etwas kürzer als die Mutterschalen angelegt. Die eine Tochterschale, welche die übergreifende Schale der Mutterzelle ergänzt, muß eine besondere, auf den Anschluß an das Gürtelband abzielende Ausgestaltung

¹) Ob diese Bestimmung in einem tieferen Sinn richtig ist, erscheint in Anbetracht des abweichenden Entwicklungsganges allerdings fraglich. In der Diagnose wird als Länge 10-50 μ angegeben; das bedeutet, daß die Entwicklung anders als bei meiner Form verläuft.

erfahren. Im Gegensatz zu *Eunotia formica* und *didyma*, wo sich der Schalenmantel aufkrümmt (Fig. 35 a, 36 c, d) stellt bei *Eunotia pectinalis* var. *minor* der Gürtel die Verbindung her (Fig. 48 b). Die betreffende Zelle (im Bild rechts) besitzt dann zwei auffallend ungleich lange Schalen und eine einseitig stark betonte Vorwölbung des Gürtels.

Ist die Vorwölbung des Gürtels der Mutterzellen stark, so werden die Tochterschalen in prinzipiell gleicher Weise angelegt, jedoch



Fig. 47. Eunotia pectinalis var. minor. Ansichten von Bändern und Ansicht einer Zelle mit stark verschieden großen Schalen (in einer Zelle von a ist der Kern eingezeichnet).

mit dem bemerkenswerten Unterschied, daß sie länger als die beiden Mutterschalen sind (Fig. 48a).



Fig. 48. Eunotia pectinalis var. minor. Bildung der Tochterschalen.

Zwischen "normaler" und "abnormer" Anlegung der Tochterschalen gibt es alle Übergänge. So können die Tochterschalen gleich lang wie die Mutterschalen sein, oder die eine Tochterschale kann länger, die andere kürzer oder gleich lang wie eine oder wie beide

Mutterschalen angelegt werden (Fig. 49, 50). Ein sehr extremer und seltener — Fall verschiedener Schalenlänge ist auf Fig. 47 c dargestellt. Diesen Verhältnissen entsprechend ist der Rand der Bänder bald eben, bald wellenförmig auf- und absteigend ausgebildet. In Fällen "normaler" Teilung entsteht das gleiche Bild wie bei *Eunotia formica*, wo die wechselnde Bandbreite die nach dem Binomialgesetz ablaufenden Teilungen widerspiegelt (vgl. Fig. 31).

Daß die normale Teilung — "normal" in bezug auf andere Diatomeen — bei meiner Form nicht der gewöhnliche Vorgang ist, beweisen die durch fast 8 Monate geführten Klon- und Massenkulturen, in welchen keine Veränderung der Länge der Apicalachse erfolgte. Es ergibt sich hieraus, daß, obwohl die Tochterschalen nicht immer gleich groß, sondern auch größer oder kleiner als die Mutterschalen angelegt werden, die Größenunterschiede im Lauf der Teilungen ausgeglichen werden.

Zur Erklärung dieser Vorgänge ist die Annahme nötig, daß die Gürtel- bzw. Zwischenbänder in apicaler Richtung dehnbar sind. Der Umstand allein,

daß die Tochterschalen infolge der Vorwölbung der Gürtel größer oder gleich groß wie die Mutterschalen angelegt werden, hätte noch nicht die Konsequenz einer Größenkonstanz der Zellen im Lauf der Teilungen. Die neuen Schalen entstehen ja

immer innerhalb der Gürtelbänder; würden auch die Valvarflächen der Schalen größer als die der alten Schalen angelegt werden, so würden sich doch ihre Ränder bzw. Gürtel- und

übernächsten Teilung wieder kleinere Schalen entständen.

Bei Eunotia pectinalis var. minor (oder genauer gesagt: bei der mir vorliegenden "Rasse") zeigt sich jedenfalls, daß eine Zellverkleinerung im großen ganzen nicht erfolgt. Der Entwicklungsgang ist daher von allen bisher bekannten Formen verschieden: die Auxosporenbildung ist "überflüssig".

Es ist sicher, daß es sich bei dieser eigentümlichen Art des Formwechsels um keine Kulturanomalie im gewöhnlichen Sinn handelt, da bereits das Ausgangsmaterial die charakteristischen vorgewölbten Gürtel bei annähernd gleicher Bandbreite zeigte und andererseits





Zwischenbänder derart ein- Fig. 49. Eunotia pectinalis var. minor. Anfügen, daß bei der nächsten oder sichten von Bändern aus einer Kultur. Mikrophoto, ZEISS Apo 90, 1,30.

das Wachstum in den Kulturen sehr lebhaft war. Die Vorgänge sind auch nicht als "Regulation" in Zellen zu geringer Größe (die etwa die Copulation verpaßt hätten) deutbar. Erstens zeigen die anderen experimentell untersuchten Arten, daß solche Regulationsvorgänge nicht vorkommen, sondern daß sich die Zellen bis zum Erreichen der Minimalgröße in gewöhnlicher Weise weiterteilen;



Fig. 50. Eunotia pectinalis var. minor. a, b Ansichten von Bändern aus einer Kultur; c Schalenansicht. Mikrophoto wie Fig. 49.

zweitens scheint durch den Vergleich der Zellform und besonders der Länge der Raphenäste mit *Eunotia formica* die Annahme ausgeschlossen, daß die Zellen abnorm klein waren.

Ein Einwand gegen die gesamte Beweisführung für die Größenkonstanz könnte darin liegen, daß die Kulturen durch zu kurze Zeit verfolgt wurden. In Anbetracht der relativ bedeutenden Dicke der Gürtel und der hohen Teilungsfrequenz hätte sich jedoch, falls die Teilungen nach dem gewöhnlichen Schema verlaufen, eine Verkürzung der Apicalachse bereits in einem Zeitraum von 8 Monaten mit aller Deutlichkeit zeigen müssen.

Die Konstanz der Größe ist also zweifellos vorhanden; allerdings nur insofern als man die Gesamtentwicklung im Auge hat. Vorübergehend können ja auch kleinere Zellen gebildet werden, die eine Zeitlang ihre Größe beibehalten. Früher oder später erfolgen aber doch wieder Teilungen, deren Ergebnis vergrößerte Schalen und Zellen sind. Es herrscht also eine gewisse Plastizität. Das gleiche gilt auch für den Schalen umriß. Fig. 46 zeigt die Variation der Längen- und Breitenwerte sowie der Form der Schalen in drei Klonen. Es ergibt sich also wie bei *Eunotia formica* ein "unstarres" Verhalten. Während aber dort nur die Transapicalachse im Lauf der Teilungen vergrößerungsfähig ist, trifft hier das gleiche auf die Apicalachse zu. Die Länge der Pervalvarachse ist in beiden Fällen konstant.

Es läßt sich schließlich die Frage aufwerfen, ob das Verhalten, dessen Folge die durchschnittliche Konstanz der Zellgröße ist, eine dauernde, genotypisch bezeichnende Eigenheit der Form darstellt oder ob es sich um einen — beliebig lang dauernden, aber doch potentiell vorübergehenden — "Zustand" handelt. Eine tatsächliche Entscheidung ist nicht möglich, solange die Überführung der einen Art der Entwicklung in die andere nicht durchgeführt ist. Denkbar wäre es, daß die von mir untersuchten Zellen einmal "normale" Teilungen aufnehmen und weiterhin beibehalten könnten.

Unabhängig von der Entscheidung dieser Frage bleibt die Tatsache als solche bestehen, daß es bei Diatomeen eine Art des Teilungsmechanismus gibt, der nicht notwendigerweise Zellverkleinerung und Auxosporenbildung nach sich zieht¹).

3. Anhang.

Als eigentümliche Auomalie traten einige Male plötzlich Bänder von nur 14-16 μ Breite auf (Fig. 51). Ihre Entstehung verdanken sie einer abnormen Teilung, deren Ergebnis auf Fig. 52 dargestellt

¹) Es sei bei dieser Gelegenheit erwähnt, daß es vielleicht *Nitzschia*-Arten gibt, die sich in der gleichen Weise verhalten, deren Zellen also im Laufe der Teilungen nicht kleiner werden. Ich hatte einige Monate eine kleinzellige Art in Kultur, welche trotz sehr hoher Teilungsfrequenz (*Nitzschia*-Arten scheinen in dieser Beziehung den Rekord zu halten; RICHTER, 1909, gibt als Teilungsrate von *Nitzschia putrida* 5 Stunden an) keine Größenveränderung zeigte. Allerdings ist bei dieser Art die Gürtelbanddicke sehr gering; um exakte Ergebnisse zu erzielen, müßte die Beobachtung über längere Zeiträume fortgesetzt werden. Da von anderer Seite (KOLBE, Berlin) bereits vor mir derartige Versuche mit *Nitzschia* in Angriff genommen worden waren (unpubliziert), unterließ ich weitere Untersuchungen.

ist. Die Teilungen selbst konnten infolge ihrer Seltenheit nicht beobachtet werden. Offensichtlich sind sie mit einer Kontraktion des



Fig. 51. Eunotia pectinalis var. minor. Zwergband; in einer Zelle der Kern eingezeichnet.



Fig. 52. Eunotia pectinalis var. minor. Entstehung eines Zwergbands. Mikrophoto, wie Fig. 49.

Protoplasten in der Richtung der Apicalachse verbunden ¹).

Ein solches schmales Band konnte einmal isoliert und weitergezogen werden. Es wuchs zunächst

14 Tage lebhaft, wurde dann übertragen, wobei es in mehrere Stücke zerbrach. Diese konnten nach weiteren 10 Tagen, während welchen noch gutes

Wachstum erfolgte, nochmals überimpft werden, starben aber dann bald ab.

Morphologisch ist die — trotz der Verkürzung der Apicalachse gleich bleibende Länge des Schalenabstands

des Schalenabstands (der Pervalvarachse) bemerkenswert. Der

Zellkern ist kleiner als in normalgroßen Zellen (Fig. 51 u. 47). Derartige, von theoretischen Gesichtspunkten aus interessante Zwergbänder würden weitere Untersuchungen lohnen.

C. Freilandbeobachtungen. a) Vorbemerkung.

Es ist selbstverständlich, daß Beobachtungen im Freiland im allgemeinen nicht die Exaktheit besitzen, welche das fortlaufende

¹) Die Erscheinung ist schon bekannt, wurde aber nicht näher untersucht. REVERDIN (1919) fand solche Teilungen bei *Fragilaria crotonensis, Tabellaria fenestrata* und Asterionella in Freilandmaterial und in Kulturen und sieht sie als "Mutationen" an. NIPKOW (1927) bildet den Vorgang bei Asterionella gracilima ab und meint ebenfalls "Mutationen" vor sich zu haben. Diese Auffassung ist gewiß ganz verfehlt.

Studium von Kulturen bietet. Doch darf man andererseits die Sicherheit von Schlüssen, die sich aus Freilandstudien ergeben, nicht unterschätzen. In Wirklichkeit lassen sich viele, natürlich nicht alle, Formwechselprobleme der Diatomeen auch an Freilandmaterial lösen, wenn die Beobachtung unter gewissen Vorsichtsmaßregeln vorgenommen wird.

Als notwendige Voraussetzung muß das Vorhandensein eines sehr großen Materials, in dem alle Stadien reichlich vertreten sind, gelten. Die wichtigste Frage, die sich dann bei der Untersuchung ergibt, ist die, ob das Material wirklich — nicht nur in einem oberflächlichen systematischen Sinn — einheitlich ist, oder ob es ein Gemisch von ähnlichen "Rassen" oder "Varietäten" darstellt. Mit einiger Erfahrung läßt sich gerade bei den Diatomeen mit ihren sehr prägnanten Schalenzeichnungen diese Frage sicher entscheiden. Als besondere Erleichterung der Beobachtung kommt dazu, daß sich häufig die Auxosporen noch in Verbindung mit den Schalen der Mutterzellen teilen, so daß der ontogenetische Zusammenhang verschiedener Schalenformen unmittelbar kenntlich wird. Es ist schließlich selbstverständlich, daß nur Stadien von Pflanzen des gleich en Standorts verglichen werden können.

Die folgenden Beobachtungen sind mangels eines engeren Zusammenhangs systematisch angeordnet.

b) Meridion circulare.

Die Alge wuchs in großen Massen auf *Tribonema* in einem Überfall der Lunzer Wasserleitung (Niederösterreich). Das Material enthielt alle Größenklassen von Zellen und auch fertige Auxosporen sowie aus ihnen entstandenen Kolonien (GEITLER, 1927/1928). Die Auxosporen bildung selbst konnte jedoch nicht beobachtet werden.

Die Längen der Apicalachsen schwanken zwischen 16 und 90 μ . Die Auxosporen sind 86-90 μ lang; die kleinsten beobachteten Zellen dürften von der Minimalgröße nicht weit entfernt sein (Fig. 53 e, f, 54 d-g)¹).

Die Veränderungen, welche die Schalen während des Kleinerwerdens der Zellen erleiden, stehen mit den bisherigen Beobach-

¹) Wie auch in anderen Fällen weichen die Auxosporen von den gewöhnlichen vegetativen Zellen dadurch ab, daß nur die Hypotheka ein Gürtelband besitzt und daß die Apicalachse in pervalvarer Richtung mehr oder weniger verbogen ist. Die ersten entstehenden Kolonien behalten diese Knickung noch eine Zeitlang bei (Fig. 54 a).

tungen im Einklang. Fig. 53 zeigt, daß die Transapicalachse im Vergleich zur Apicalachse an Länge nur sehr wenig abnimmt. Als Folge hiervon wird die Schalenform gedrungener. Die Elemente der Schalenzeichnung — kräftige Querrippen und feine, von einer medianen, strukturlosen Zone (der Pseudoraphe) unterbrochene Querstreifen — rücken etwas zusammen. Während die Querrippen an größeren Schalen im Basalteil aussetzen, sind sie an kleineren gleichmäßig verteilt.

In Gürtelansicht zeigt sich praktisch Konstanz der Breite der Schalenmäntel und der Gürtel (Fig. 54). Der Winkel, den die beiden

Schalen miteinander einschließen, wird daher im Lauf der Zellverkleinerung größer, die für die Gattung charakte-

ristische Keilform der Zellen daher betonter. Der Krümmungsradius der kreisstückartigen Kolonien nimmt dabei ab, wodurch der Habitus der Kolonien stark verändert wird. Dazu kommt noch die schon von den kulti-

vierten Formen her bekannte Erscheinung, daß der Schalenabstand in kleinen Zellen infolge von Teilungshemmung etwas größer als in großen Zellen ist. Diese Verhältnisse lassen sich bei *Meridion* durch Beobachtung vergleichbarer Stadien sehr genau

feststellen (Fig. 54 a, c, e, f). Nur selten ist der Abstand in großen und kleinen Zellen der gleiche (Fig. 54 a linke Zelle und f).

e.

Es ist wahrscheinlich, daß kleine Zellen manchmal mehr Zwischenbänder als große besitzen. Bei *Eunotia formica* läßt sich dies unmittelbar beobachten, bei *Meridion* erlauben die ungünstigen optischen Verhältnisse keine genaue Entscheidung. Doch kenn man manchmal feststellen, daß die Gesamtbreite der Gürtel kleiner Zellen größer als die großer Zellen ist (Fig. 54 a, b u. g). In der Hauptsache ist es — ebenso wie bei den früher behandelten Formen die geringere "Vitalität", welche in dem größeren Schalenabstand zum Ausdruck kommt.



d.

c.

a.

h.

Im Gegensatz zu den bisher geschilderten Formen besitzt Meridion zahlreiche parietale Scheibenchromatophoren. Es läßt sich daher an dieser Art der Einfluß der Zellverkleinerung auf Größe und Anzahl der Chromatophoren studieren. Dabei zeigt sich, daß mit dem Kleinerwer-

den der Zellen die Zahl, aber nur sehr wenig die Größe der Chromatophoren abnimmt (Fig. 55).

Zusammenfassend ergibt sich, daß das Volumen der Zellen in schon bekannter Weise annähernd linear mit der Apicalachse plus einem durch die Verkürzung der Transapicalachse gegebenen Wert abnimmt. Bemerkenswert ist. daß die Gürtel kleiner Zellen manchmal — wahrscheinlich durch Einschaltung neuer Bänder etwas breiter als die großen Zellen sind 1).

¹) Ganz gleich wie Meridion scheinen sich Diatoma hiemale und vulgare zu verhalten. Von einer ausführlichen Schilderung muß jedoch abgesehen werden, da



Irrtümer infolge von Beobachtungen an nicht erkennbaren Gemischen von Rassen in diesem Fall sehr groß sind. So ist es mir z. B. an einem bestimmten reichlichen Material nicht möglich gewesen zu entscheiden, ob ein Gemisch von *Diatoma vul*gare var. capitulata und grandis vorlag oder ob die Typen nur Extreme einer eirheitlichen Form darstellten. Tatsächlich waren alle Übergänge vorhanden (die

Anhangsweise sei auf einige Stadien der Kernteilung hingewiesen. Der Nucleolus liegt - wie bei vielen Diatomeen (z. B. bei Cocconeis) — im Kern exzentrisch. In der Prophase entwickelt sich ein typisches Spirem langer und dünner, sich allmählich verkürzender und verdickender Chromosomen völlig unabhängig vom Nucleolus (der also keinesfalls ein "Caryosom" ist, Fig. 56 a, b). Die Meta- und frühe Anaphase ist sehr unübersichtlich und infolge der geringen Größe nicht exakt analysierbar (Fig. 56 c). Die Chromosomen erscheinen optisch vollständig verklumpt und gehen in einer von dem sich auflösenden Nucleolus herstammenden Substanz unter;

> doch ist die für alle Diatomeen bezeichnende Zentralspindel deutlich erkennbar. Ohne Berücksichtigung der Prophase kann die Mitose als "primitive Promitose"

verkannt werden, wie dies bei anderen Diatomeen auch geschehen ist. In Wirklichkeit läßt sie sich ganz zwanglos in die normale Gesetzlichkeit einfügen, wenn man analoge Stadien der Pinnularia-Mitose zum Vergleich heranzieht.

in Gürtelansicht, Chromatophoren a mittlere Prophase; b späte Prophase; mit Pyrenoiden. Kern. Öltropfen. Nach dem Leben.

Fig. 55. Meridion circulare. Zellen Fig. 56. Kerne von Meridion circulare:

c Metaphase in Profilansicht. FLEMMING-BENDA, Eisenalaun-Hämatoxylin.

Ich habe diesen Nachweis schon früher ausführlich für Eunotia formica, deren Mitose sich sehr ähnlich wie die von Meridion verhält erbracht (1929; vgl. Fig. 56 mit den dort gegebenen Fig. 4d-f, h).



Längen der Apicalachsen betrugen 24-80 µ). Gerade die Analyse dieses Falles wäre von Interesse gewesen, da sich als allgemeine Beziehung ergab, daß kürzere Schalen absolut (nicht nur relativ!) breiter als längere waren. So betrug im Durchschnitt die Breite von 60-80 μ langen Schalen 7-9 μ , die von 25-35 μ langen 9-10 μ . Wenn es sich um einen einheitlichen Typus handelte, läge hier das gleiche Verhalten wie bei den unternormalgroßen Zellen von Eunotia formica vor (vgl. S. 79), nur daß es sich bei Diatoma um natürliche Vorgänge an Zellen "normaler" Größe bandeln würde.

c) Opephora Martyi.

Die folgenden Beobachtungen seien mit einigem Vorbehalt mitgeteilt. Das Material war zu gering, um eine gründliche Untersuchung zu ermöglichen und enthielt auch nicht alle Stadien des Entwicklungscyclus. Andererseits ist das Verhalten so eigentümlich, daß sich auch eine bloße Mitteilung der Tatsachen unter Verzicht auf eine Deutung lohnt.

Die Art trat im April 1930 vermischt mit anderen Diatomeen auf Schlick in einem Seitenarm des Seebachs bei der Biologischen



Fig. 57. Opephora Martyi. a-k Schalenansichten; 1-u Gürtelansichten (c und g Schalen einer Zelle). Die Schalenzeichnung ist außer in a, c rechts, d-k nur teilweise angedeutet.

Station Lunz auf. Die Längen der Apicalachsen schwankten zwischen 30 und 5 μ (in der Literatur werden die Grenzwerte mit 60 und 5 μ angegeben). Auxosporen kamen nicht vor - obwohl meiner Meinung nach die entsprechende Zellgröße gegeben war.

Besonders auffallend waren bandartige Kolonien vom Aussehen der Fig. 58. Es erscheint in ihnen das wellenförmige Auf- und Abgehen des Bandrandes, wie es entsprechend der Teilungsfolge auch für andere Formen bezeichnend ist (vgl. Fig. 31) maßlos übertrieben. Meist waren allerdings die Kolonien viel kleiner (Fig. 57 p)

Archiv für Protistenkunde. Bd. LXXVIII.

oder die Zellen überhaupt isoliert. Daneben kamen — etwa ebenso häufig — Zellen und kurze Bänder von ganz normalem Aussehen vor (Fig. 571—n).

Das Charakteristische der abnormen Zellen liegt darin, daß die beiden Schalen ungleich lang sind. Dazu kommt sehr häufig eine Aufbiegung des Schalenmantels. Während der Schalenmantel typischerweise im rechten Winkel zur Schalenfläche abgebogen ist, kann er an solchen abnormen Zellen viel größere Winkel erreichen, die sich bisweilen sogar dem Wert von 180° nähern (Fig. 57 u rechte Schale der linken Zelle). Manchmal wird der Winkel auch kleiner (Fig. 57 p rechte Schale der ersten Zelle von links). Bezeichnend ist ferner, daß die Gürtelbänder solcher



Fig. 58. Opephora Martyi, Bandkolonie; im rechten Teil der Chromatophor eingezeichnet.

Zellen im Vergleich zu denen normaler Zellen und zu den Schalen außerordentlich zart — bei Einbettung in Kanadabalsam fast unsichtbar — sind und mehr oder weniger unregelmäßige Vorwölbungen aufweisen. Doch ist — im Gegensatz zu *Eunotia pectinalis* var. *minor*, wo die Gürtel- und Zwischenbänder¹) die größte Länge bestimmen — bei *Opephora* die maximale Länge durch den Rand des Schalenmantels gegeben. Eine weitere Eigentümlichkeit liegt in der sehr verschiedenen Breite der Schalen einer Zelle (Fig. 57 g).

Es ist bemerkenswert, daß bei der Teilung neu angelegte Schalen größer als die Schalen der Mutterzelle werden können (Fig. 57 o, q links, t). Im einzelnen lassen sich die Kolonien aber nicht analysieren, da infolge der geringen Größe übergreifende und übergriffene Schalen nicht unterscheidbar sind. Es bleibt auch eine offene Frage, wie Zellen mit verschieden großen Schalen überhaupt zuerst entstehen. Vielleicht hängt der gesamte Erscheinungskomplex mit dem Ablauf der schon bei *Eunotia pectinalis* var. *minor*

¹⁾ Opephora besitzt keine Zwischenbänder.

geschilderten abnormen Teilungen zusammen, deren Ergebnis Zwergbänder sind.

Unabhängig von allen Deutungen stellt Opephora das interessante Beispiel einer Diatomee mit einer außerordentlich großen Plastizität der Schalen- und Zellgestaltung dar.

d) Achnanthes lanceolata.

Die Art kommt im Lunzer Seebach oft in großen Mengen vor und gehört zu den häufigen Aufwuchsformen auf ausgelegten Objektträgern¹). Besonders reichliche Entwicklung und Auxosporenbildung erfolgte im Februar, April und Dezember 1926.

Die Gattung Achnanthes ist unter anderem dadurch charakterisiert, daß die Schalen einer Zelle verschieden ausgebildet sind: die eine Schale besitzt eine Raphe, die andere nur einen strukturlosen, in der Mediane verlaufenden Streifen, die sog. Pseudoraphe. Die Zellen sind mit der Raphenschale dem Substrat, in unserem Fall dem Objektträger, angeheftet²). Die Gallerte, welche die Festheftung bewirkt, ist durch Färbung mit Hämatoxylin oder Safranin nicht nachweisbar³).

Die Länge der Apicalachsen der Auxosporen beträgt meist $32-36 \mu$, seltener bis 40μ ; Zellen mit Längen von $11-16 \mu$ (selten auch bis 20μ) copulieren. Die kleinsten beobachteten Zellen sind 7 μ lang.

Fig. 59 gibt die Gestaltsveränderungen während des Entwicklungscyclus wieder. Für die Auxosporen ist eine transapicale Verbreiterung bezeichnend; sie wird von den Nachkommen

¹) Die Methodik der Objektträgerauslegung wurde an anderer Stelle geschildert (GEITLER, 1927 d). Hier sei nochmals hervorgehoben, daß sie ein ideales Hilfsmittel zu genauen Studien darstellt, namentlich in vielen Fällen, wo es auf ungestörte Beobachtungen in situ ankommt.

²⁾ Die meisten anderen Arten sind mittels eines Gallertstiels befestigt.

³) Etwas anders verhält sich Achnanthes lanceolata var. rostrata. Diese Varietät tritt oft mit dem Typus vermischt auf. Die Schalen sind breiter und besitzen vorgezogene, geschnäbelte Enden. Die Anheftung der Raphenschale auf dem Substrat erfolgt durch eine mächtige, leicht färbbare Gallertmasse, die sich zwischen Schale und Substrat ausbreitet, aber auch über die Schalenränder hervortritt, so daß die Zellen bei Betrachtung in der Aufsicht von einem ihren Durchmesser oft um das Doppelte übertreffenden Gallerthof umgeben sind. Durch dieses Verhalten wie auch durch die anders geartete Schalenform unterscheidet sich die Varietät sehr deutlich vom Typus. Es handelt sich zweifellos um eine "gute", selbständige Form, und nicht etwa um ein extremes Entwicklungsstadium des Typus.

eine Zeitlang festgehalten, klingt aber allmählich ab. Der Schalenumriß nähert sich mit dem Kleinerwerden der Zellen immer mehr der Ellipse; extrem kleine Zellen besitzen fast genau elliptische Schalen (Fig. 59h). Es ist dabei ersichtlich, daß die Längenabnahme



Fig. 59. Achnanthes lanceolata. a-k Schalenansichten; a, b Auxosporen (raphelose Schalen), in a der Kern und die beiden Chromatophoren mit Pyrenoid sichtbar; c, d große Zellen (c Rapheschale, d raphelose Schale); e raphelose Schale einer Auxospore und f einer zugehörigen Mutterzelle; f, g Zellen von Copulationsgröße (raphelose Schalen); h kleinste beobachtete Zelle; i, k Auxospore und Zelle von Copulationsgröße, den Größenunterschied von Kern und Pyrenoid zeigend; 1 schematischer Querschnitt durch eine Zelle mit Chromatophor und Pyrenoid. Schalenzeichnungen außer in h nicht vollständig wiedergegeben.

der Transapicalachse mit der Apicalachse nicht gleichen Schritt hält, sondern wesentlich langsamer erfolgt. In Zahlenwerten ausgedrückt ergibt sich folgende Übersicht:

	Länge der Apicalachse	Länge der Transapicalachse
Unmittelbare Nachkommen	$32-40 \mu$	8—10 µ
der Auxosporen		
Zellen von Copulationsgröße	11—16 (—20) μ	5-6 (-7) μ
Zellen von Minimalgröße	$\pm 8 \mu$	$4,5-5 \mu$

Einem Längenverhältnis der Apicalachsen von 8:16:32 oder 1:2:4 entsprechen also durchschnittlich Werte der Transapicalachsen von 4,5-5:6:8.

Die Pervalvarachse zeigt im Gegensatz zu den bisher geschilderten Fällen keine durchschnittliche Längenkonstanz, sondern wird im Laufe der Teilungen kürzer. Diese Verkürzung ist durch ein Schmälerwerden der Schalenmäntel und der Gürtelbänder verursacht (Fig. 60 b-e). Die Volumveränderung läßt sich daher nicht einfach durch die früher gegebene Formel der annähernd linearen Abnahme ausdrücken. Die Abnahme ist hier prinzipiell größer (wenn auch die absoluten Werte klein sind).

Die Zeichnungselemente der Schalen verändern sich in bekannter Weise: die Streifen rücken zusammen und werden etwas zarter. Die Zentralarea, die an großen Zellen 3—5 Streifen umfaßt, ist bei kleinen Zellen auf einen oder zwei Streifen beschränkt (Fig. 59 a—h).

Im Zellinnern befindet sich ein einziger großer, plattenförmiger Chromatophor, der eine eigentümliche Lage einnimmt¹). Er liegt einem Gürtel an und greift in der einen Richtung über die Oberschale (= die raphenlose Schale) hinweg auf den gegenüberliegenden Gürtel, nach der anderen Seite hin zum kleineren Teil auf die Unterschale über (Fig. 59 i—l). Er führt ein Pyrenoid, das nicht



Fig. 60. Achnanthes lanceolata. Gürtelansichten. a Auxospore mit Kappen; b, c Zellen maximaler Größe; d Zelle von Copulationsgröße nach eben vollzogener Teilung; e ruhende Zelle von Copulationsgröße mit Chromatophor und Pyrenoid.

unterhalb der Mediane des Gürtels, sondern seitlich verschoben liegt. Die Gürtelseite, welcher der Chromatophor anliegt, ist jene Seite, an welcher der streifenlose Fleck der raphenlosen Schale ausgebildet ist (Fig. 59b); Pyrenoid und Fleck decken sich daher bei Betrachtung der Zellen in Schalenansicht.

Man könnte meinen, daß der Chromatophor die verschobene Lage nur während bzw. vor der Teilung annimmt; bei anderen Arten liegt die Chromatophorenplatte tatsächlich nicht dem Gürtel, sondern der Oberschale an. Dies ist jedoch bei *Achnanthes lanceolata* nicht der Fall: das Pyrenoid, das theoretisch als Mittelpunkt des Chromatophors angenommen werden müßte (in Wirklichkeit ist der der Oberschale anliegende Chromatophorenteil breiter), liegt immer an der einen Gürtelseite, ist daher in Schalenansicht immer im Profil zu sehen (Fig. 59i, k, 60e). Die seitliche, in die Zellecke

¹) Größere Achnanthes-Arten besitzen zwei oder mehr Chromatophoren.

gedrängte Lage des Pyrenoids hängt zweifellos mit einem Raummangel in der Zelle zusammen: das Pyrenoid springt weit nach innen vor und da hier der Kern liegt, weicht es aus ¹). Es ist in diesem Zusammenhang bemerkenswert, daß der der Oberschale anliegende Chromatophorenteil in der Nähe des Kernes eine Ausnehmung hat (Fig. 59 i).

Die Auxosporenbildung erfolgt auf sexuellem Wege nach dem Normaltypus: zwei Mutterzellen treten zusammen, machen die Reduktionsteilung durch und bilden je zwei Gameten, die wechselseitig miteinander copulieren und zwei Auxosporen liefern.

Die Mutterzellen sind meist annähernd gleich groß; manchmal zeigen sich aber auch beträchtliche Größenunterschiede. Die Längen



Fig. 61. Achnanthes lanceolata. a Copulationspaar mit Gameten; b Dreiergruppe: rechts unten eine Zygote (entstanden durch Übertritt des unteren Gameten der mittleren Zelle), Copulation und zwei übrigbleibende Gameten; c Copulation: der obere Gamet der linken Zelle ist nach rechts übergetreten. — Subl.-Alk., Gameten etwas geschrumpft.

der Apicalachsen schwanken zwischen 11 und 16 μ , seltener bis 20 μ . Die folgenden Messungen von Paaren mögen als Beispiele dienen: 11 $\mu \times 12 \mu$, 11 $\mu \times 14 \mu$, 11 $\mu \times 16 \mu$, 12 $\mu \times 15 \mu$, 13 $\mu \times 14 \mu$, 13 $\mu \times 16 \mu$, 16 $\mu \times 20 \mu$ usw. Das Aneinanderlegen erfolgt in der Regel derart, daß die Apicalachsen parallel oder fast parallel zueinander orientiert sind (Fig. 61-63). Die Mittelpunkte der Schalen liegen nebeneinander oder sind wenig oder seltener stark (Fig. 61 b) gegeneinander verschoben. Eine völlig gesetzmäßige Lagerung wie bei *Gomphonema* ist nicht vorhanden. Ziemlich häufig bilden drei (Fig. 61 b), ausnahmsweise auch mehr Zellen (Fig. 62) eine Gruppe.

Nach dem Aneinanderlegen scheiden die Partnerzellen Gallerte aus; oft ist der Anteil der einzelnen Zellen deutlich erkennbar

102

¹) Ein ganz ähnliches Verhalten zeigt sich bei Navicula seminulum (S. 34).

(Fig. 61 a. c. 63). Während der Gallertbildung läuft die Reduktionsteilung ab. die sich wie immer in zwei Teilungsschritten abspielt.



Fig. 62. Achnanthes lanceolata. Zygoten in verschiedenen Stadien : b vor, a nach der Kernverschmelzung; c senkrecht zum Substrat (und zur Bildebene) gestreckte, heranwachsende Auxosporen (das Bild zeigt die Querschnitte); d parallel zum Sub-strat (Bildebene) gestreckte, heranwachsende Auxosporen mit Kappen. — Subl.-Alk., Eisenalaun-Hämatoxylin: Copulationsgallerte nicht gezeichnet.

Die Prophasestadien der heterotypischen Teilung (Synapsis. Pachytän, Diakinese) sind meist ziemlich anschaulich: die weiteren Veränderungen lassen sich aber infolge geringen der Kerngröße nicht genau verfolgen. Ergebnis Als

der Teilungen Gameten mit je einem funktionierenden und



Fig. 63. Achnanthes lanceolata. Gruppe von copulierenden treten in jeder Paaren in gemeinsamer Gallerte: im Bild oben eine an der Mutterzelle zwei Copulation nicht teilnehmende Zelle (Kern im Pachytänstadium), außerdem drei Zygoten und sechs Gameten vor der Copulation; außer den funktionierenden Kernen sind die pyknotischen degenerierenden Kerne sichtbar. - Subl.-Alk., Eisenalaun-Hämat.

einem pyknotisch verklumpten, degenerierenden Kern auf. Die Gameten liegen anfangs wie die Tochterprotoplasten einer vegetativen Teilung, lagern sich aber dann um, wodurch das typische Bild copulationsbereiter Zellen entsteht (Fig. 61a, 63).

Die Copulation selbst konnte nur in zwei Fällen (in fixierten Präparaten) beobachtet werden (Fig. 61 b, c). Aus diesen Stadien sowie aus der häufigen, auf Fig. 62 a dargestellten Lagerung der Zygoten kann geschlossen werden, daß sie häufig in gleicher Weise wie bei *Gomphonema parvulum* abläuft, daß also W and er- und R u h e-g am et en gebildet werden. Doch können anscheinend beliebig e gameten gebildet werden. Doch können anscheinend bellebige Gameten miteinander copulieren; die Copulation kann also sowohl kreuzweise wie auch parallel (Fig. 61c) erfolgen. Nicht selten liegen die Zygoten aber auch in der Mitte zwischen den beiden Mutterzellen (Fig. 62b, 63 links oben). Die für Gomphonema parvulum ausnahmslos gültige Regel der bestimmten Zygotenlage hat hier also keine Anwendung. Ebenso ist das weitere Verhalten schwankend: während bei *Gomphonema* und bei zahlreichen anderen Formen die Streckung der Auxosporen ausnahmslos in der Copulationsebene und parallel zu den Apicalachsen der Mutterzellen erfolgt, wachsen bei parallel zu den Apicalachsen der Mutterzellen erfolgt, wachsen bei Achnanthes lanceolata die Auxosporen nur manchmal in dieser Weise heran; in vielen Fällen erfolgt die Streckung schief oder quer zu den Apicalachsen der Mutterzellen (Fig. 62 d), manchmal auch senkrecht zur Copulationsebene (Fig. 62 c) oder in einer be-liebigen Mittellage. Häufig sind auch die Achsen der Auxosporen eines Paares in verschiedener Richtung gegeneinander verdreht. Diese Verhältnisse lassen sich daraus erklären, daß die Copu-lationsgallerte dünnflüssiger als etwa bei Gompho- nema ist. Während bei diesem die Gameten in relativ fester Callarte, singesponnt⁴⁴ sind und nur guangeweige Bowegungen aus

n e m a 1 st. Während bei diesem die Gameten in relativ fester Gallerte "eingesperrt" sind und nur zwangsweise Bewegungen aus-führen können — woraus dann auch ein zwangsweises Auswachsen der Auxosporen folgt —, besitzen sie bei Achnanthes lanceolata größere Bewegungsfreiheit. Die direkte Beobachtung und das Verhalten gegenüber Farbstoffen zeigt, daß die Gallerte tatsächlich wenig kon-sistent ist. Das gleiche folgt aus der Tatsache, daß bei Achnanthes lanceolata die Zygoten Kugelform annehmen können, bei Gomphonema aber ellipsoidisch gepreßt werden.

aber ellipsoidisch gepreßt werden. Die Unterschiede im Copulationsverhalten zwischen Achnanthes lanceolata und Gomphonema parvulum sind wohl nur graduell. Die Gameten zeigen bei Achnanthes ebenfalls — wenn auch weniger ausgesprochen — physiologische Anisogamie. Doch ist andererseits eine gewisse Annäherung an die isogamen Typen (Beispiele: Rhopalodia, Epithemia) vorhanden. Die morphologischen Veränderungen der Zygoten während ihrer Entwicklung zu Auxosporen zeigen den gewohnten Verlauf. Junge, noch kugelige Zygoten enthalten die beiden unverschmolzenen Ga-

metenkerne und die degenerierenden Kerne. Ältere Zygoten zeigen den Verschmelzungskern, der anfangs noch zwei Nucleolen besitzt (Fig. 62 a, c). Die Pektinmembran der Zygoten ist ziemlich dick und durch ihre starke Färbbarkeit auffallend. Bei der Streckung reißt sie in zwei Stücke auseinander, die an den fertigen Auxosporen als Kappen sichtbar sind (Fig. 61 a, 62 d). Die ausgewachsenen Auxosporen besitzen ein zartes quergestreiftes Perizonium¹). Von den beiden Schalen wird zuerst die Rapheschale gebildet.

Anhang.

Vermischt mit Achnanthes lanceolata treten gelegentlich kleine Zellen auf, die bei flüchtiger Betrachtung mit ihr identisch zu sein scheinen (Fig. 64). Der Bau gleicht — auch was den Zellinhalt anlangt — völlig dem Typus, doch ist das Längen-Breitenverhältnis

der Schalen in Hinblick auf ihre absolute Länge anders: die Schalen sind schmäler. Sie zeigen auch im Umriß das Aussehen typischer Zellen, aber solcher von größerer Länge. Die Apicalachsen waren $8--10 \mu$, die Transapicalachsen 4μ



Fig. 64. Zellen einer Achnanthes lanceolata nahestehenden Form.

lang. Es ist zweifellos, daß diese Form oder Rasse, obwohl auf sie die Diagnose des Typus paßt, selbständig ist und nicht in den Entwicklungscyclus des Typus gehört.

e) Achnanthes minutissima.

Die Art tritt wie die vorige im Lunzer Seebach als eine der häufigsten Aufwuchsformen auf. Auf ausgelegten Objektträgern ist sie auch nicht selten in Copulation anzutreffen.

Der Formwechsel der Schalen verläuft in schon bekannter Weise (Fig. 65). Die Längenextreme der Apicalachsen betragen 25 μ und 5 μ^2). Die Mutterzellen der Auxosporen sind 7-11 μ lang. Den

¹) Näheres läßt sich infolge der geringen Größe nicht in Erfahrung bringen (vgl. *Epithemia*).

²) In der Diagnose wird als Längenvariation 5-40 μ angegeben. Der Unterschied erklärt sich meiner Meinung nach daraus, daß Achnanthes minutissima in der üblichen Fassung eine Sammelart oder doch ein Rassengemisch darstellt. — Var. cryptocephala, die mit dem Typus vermischt auftritt, ist eine selbständige, "gute" Form; sie scheint etwas größer zu sein.

Längenwerten von $25\mu:10\mu:5\mu$ entsprechen durchschnittlich Breiten von $4\mu:3\mu:2,5\mu$. Der Schalenumriß wird also im Lauf der Teilungen relativ breiter; gleichzeitig geht die "Schiffchen"form verloren: kleine Zellen haben fast elliptische Schalen.

Die Schalenzeichnung wird — wie in allen Fällen — zarter und die Streifen rücken zusammen. In Kanadabalsampräparaten sind die Streifen nur an großen Zellen zu erkennen, während sie an kleinen völlig aufgehellt werden.

Die Länge der Pervalvarachse nimmt ab, die Gürtel und Schalenmäntel werden schmäler. Es herrschen also die gleichen Verhältnisse wie bei *Achnanthes lanceolata*.



Fig. 65. Achnanthes minutissima. a Zelle maximaler Größe (Schalenansicht);
b Copulationspaar mit reifen Gameten; c Copulation: der obere Gamet der rechten
Zelle tritt nach links über; d, e Zygoten; f Zelle von Minimalgröße; g Auxosporen
(Gürtelansicht) mit den anhaftenden Schalen der Mutterzellen; h Auxospore in
Gürtelansicht. — Subl.-Alk., Eisenalaun-Hämat.

Die Zellen führen einen einzigen, plattenförmigen Chromatophor, welcher einem Gürtel anliegt und auf die Oberschale übergreift, aber — im Gegensatz zu *Achnanthes lanceolata* — den anderen Gürtel nicht mehr erreicht. Ein Pyrenoid fehlt.

Die Auxosporenbildung erfolgt nach dem Normaltypus, es entstehen also in jeder Zelle zwei Gameten. Die Gameten sind winzig klein, ihr Durchmesser beträgt 2--3 μ . Man sieht, daß die Anzahl der Gameten (ein oder zwei) unabhängig von der Zellgröße ist, daß also auch sehr kleinzellige Arten zwei Gameten zu bilden vermögen ¹).

Die Copulation spielt sich ausnahmslos zwischen Wanderund Ruhegameten ab, was als Ausdruck einer physiologischen Anisogamie aufgefaßt werden kann (Fig. 65e). Die Zygoten liegen daher immer — wie bei *Gomphonema parvulum* — innerhalb der Mutterzellen an der Stelle des entsprechenden Ruhegameten

106

¹) Die noch kleinere *Navicula seminulum* bildet allerdings nur einen einzigen Gameten.

(Fig. 65 d, e). Sie sind im Unterschied zu Achnanthes lanceolata nicht kugelig, sondern ellipsoidisch. Ihre Längsachsen liegen parallel zu den Längsachen der Mutterschalen. In der gleichen Richtung strecken sich die Auxosporen (Fig. 65 g), welche wie bei Achnanthes lanceolata eine mittlere Anschwellung besitzen und an den Polen die aus der Zygotenmembran entstandenen Kappen tragen. Es ist bemerkenswert, daß hier — und sicher in allen anderen analogen Fällen auch —, die Gestalt und Anordnung der Zygoten mit dem strengen Schema der Wander- und Ruhegametencopulation verbunden ist. Die Annahme liegt nahe, diese Zusammenhänge aus der Beschaffenheit der Copulationsgallerte zu erklären. Bei Achnanthes minutissima ist die Gallerte zweifellos fester als bei Achnanthes lanceolata. Der Vergleich der beiden Arten gibt ein lehrreiches Beispiel für die Bedeutung scheinbar unwesentlicher Ausgestaltungen und spricht gegen die völlige Autonomie der Gametenbewegungen (vgl. das über Gomphonema parvulum S. 64 Gesagte).

f) Achnanthes inflata, javanische Form ¹).

Das Material stammt aus einem Bach in Java, wo es von RUTTNER anläßlich der Deutschen Sundaexpedition 1928/1929 gesammelt wurde (Formalinprobe KlQu 2γ); es war völlig rein und sehr reichhaltig, enthielt aber keine Stadien der Auxosporenbildung, obwohl diese eben abgelaufen sein mußten, da mehrmals unmittelbare Nachkommen der Auxosporen beobachtet wurden (Fig. 67 a). Dadurch ist die obere Grenze der Zellgröße gegeben; die Minimalgröße scheint in dem Material nicht erreicht worden zu sein.

Die Längen der Apicalachsen betragen 96—36 μ (von Auxosporen 96—90 μ)²), die Längen der Transapicalachsen 21—14 μ . Die Gestaltveränderungen der Schalen zeigt Fig. 66. An großen Zellen sind die Enden manchmal — als Andeutung der kopfigen Enden des Typus — flach-abgerundet (Fig. 66 a), an kleineren Zellen spitzabgerundet. Die mittlere Anschwellung ist verschieden stark (Fig. 66 a—c), aber nie so deutlich wie bei der typischen Form ausgeprägt. An kleinen Zellen wird die Anschwellung etwas ausgeglichen (Fig. 66 f). Es zeigt sich also das gleiche Verhalten wie bei *Achnanthes lanceolata*, doch ist bei *Achnanthes inflata* die Anschwellung von Anfang an stärker betont. Im allgemeinen verändert sich der Zellumriß, bzw. das

¹) Bestimmung nach Mitteilung HUSTEDT's.

²) Die bisherige Diagnose, in welcher die Längen mit $30-65~\mu$ angegeben werden, ist entsprechend zu korrigieren.



Fig. 66. Achnanthes inflata, javanische Form, Schalenansichten (Rapheschalen) verschieden großer Zellen; die Skulpturen nur teilweise gezeichnet.



Fig. 67. Achnanthes inflata, javanische Form. Gürtelansichten. a Abkömmling einer Auxospore (links die raphelose Schale der Auxospore); b, c große und kleine Zellen (Zeichnung der Schalenmäntel und Zwischenbänder nur teilweise angedeutet).
Längen-Breitenverhältnis nur wenig (verglichen etwa mit Gomphonema parvulum var. micropus); das gleiche zeigen auch Achnanthes lanceolata und minutissima. Die Ursache liegt in der relativ starken Verkürzung der Transapicalachse. Es drückt sich hierin eine Annäherung an das extreme Verhalten von Cocconeis placentula aus. Bei Achnanthes inflata sind die Längen-Breitenverhältnisse der Schalen folgende: 96 μ -85 μ : 21 μ -18 μ , 40 μ -36 μ : 14 μ -13 μ .

Die durchschnittliche Länge der Pervalvarachse nimmt etwas ab, was ebenso wie bei Achnanthes lanceolata und minutissima auf dem Schmälerwerden der Schalenmäntel und Gürtel beruht. Infolge der beträchtlichen Zellgröße sind diese Verhältnisse besonders deutlich (Fig. 67 b, c). Die Abnahme des Volumens erfolgt hier also ebenfalls durch die Veränderung dreier Variabeln.

g) Cocconeis placentula.

1. Allgemeines.

In einer früheren Mitteilung (1927 b) habe ich den Formwechsel dreier Varietäten (*lineata, pseudolineata, klinoraphis*) von Cocconeis placentula aus dem Lunzer Seebach eingehend geschildert¹). Durch das Vorkommen von Isogamie, Anisogamie und Parthenogenese sowie durch die leichte Vergleichbarkeit der Stadien dieser systematisch engverwandten, aber biologisch stark verschiedenen Varietäten gehört die Art zu den interessantesten Protisten überhaupt. Da meine inzwischen angestellten Untersuchungen einige neue Gesichtspunkte ergeben haben, die in der damaligen Publikation nicht berücksichtigt werden konnten, sei nochmals auf diese Tatsachen eingegangen. Außerdem konnte ich an anderen Standorten weitere Varietäten genauer untersuchen, wodurch sich einige Ergänzungen ergeben; es zeigt sich dabei auch der große — in seiner Gänze allerdings kaum erfaßbare — Formenreichtum der Art. Im folgenden seien die wichtigsten Ergebnisse — abgesehen von cytologischen Details — kurz wiederholt²).

Die drei Varietäten unterscheiden sich voneinander durch den Umriß und die Zeichnung der Schalen (besonders der raphelosen),

¹) Die durch viele Jahre und zu verschiedenen Jahreszeiten angestellten Beobachtungen wurden seither wiederholt an neuem Material kontrolliert.

²) Zu einer meiner cytologischen Angaben ist jedoch eine Berichtigung nötig. Es ist unzutreffend, daß in der vegetativen Mitose ein Spirem fehlt und daß die Chromosomen gleich als kurze Stäbchen auftreten, wie ich angab. An gut fixierten und gefärbten Präparaten läßt sich einwandfrei feststellen, daß die z. B. auf der dortigen Fig. 12 oder Taf. 13 Fig. 3-5 dargestellten "Körnchen" nur optische Querschnitte durch vielfach gewundene, lange Chromosomen sind.

durch die Größenvariation der Zellen, durch die Gestalt des Chromatophors und die Anzahl der Pyrenoide, außerdem durch die Art der Auxosporenbildung. Alle Formen bilden einen einzigen Gameten in jeder Mutterzelle¹); doch verhalten sich die Gameten von var. *pseudolineata* anisogam, von var. *klinoraphis* isogam, bei var. *lineata* entwickeln sie sich parthenogenetisch weiter²).

Der Vergleich der drei Varietäten zeigt in bezug auf den Zellinhalt ein bemerkenswertes Verhalten Alle Formen führen eine der raphenlosen Schale (der Oberschale) anliegende Chromatophorenplatte. die in der Mitte eine Ausnehmung besitzt, unter welcher der Kern liegt. Der Chromatophor wird dadurch - schematisch betrachtet hufeisenförmig. Bei der größten Form (lineata) ist er stark gelappt und führt zahlreiche Pyrenoide, bei der mittelgroßen Form (klinoraphis) ist er einfacher gebaut und enthält zwei Pyrenoide, bei der kleinen pseudolineata schließlich prägt sich die Lappung kaum mehr aus und es ist nur ein einziges Pyrenoid vorhanden ³). Der Zellkern ist bei var. lineata hufeisenförmig bis fast ringförmig ausgebildet. bei den kleinen Formen nähert sich seine Gestalt der Ellipse. \mathbf{Es} drücken sich hierin allgemeine Gesetzmäßigkeiten aus, die mit der Abhängigkeit der Organisation von der absoluten Größe und der veränderten Oberflächenspannung zusammenhängen (GEITLER, 1930c). Folgerichtig zeigen sich die gleichen Erscheinungen mutatis mutandis beim Vergleich verschieden großer Zellen dergleichen Varietät (vgl. z. B. Fig. 78, 82).

Cocconeis zeigt noch ein weiteres Verhalten, das aus dem in der Zelle herrschenden Raummangel verständlich wird. Bei der Tei-

³) Die Pyrenoide haben meist deutlich kristalloidartiges Aussehen und bestehen aus zwei flachen aneinander gepreßten Scheiben (Fig. 82).

¹) Beim ersten (heterotypischen) Teilungsschritt der Reduktionsteilung entsteht ein Richtungskörper. Es ist bemerkenswert, daß einmal auch statt des Richtungskörpers ein zweiter, normaler Kern beobachtet wurde (Fig. 69 c). Dieses Verhalten schließt sich meiner früheren Beobachtung einer zweigeteilten Mutterzelle an (l. c. Fig. 27 f.). Es ergibt sich demnach, daß die Bildung eines einzigen Gameten der phylogenetisch jüngere Zustand ist und sich von der Bildung zweier Gameten herleitet.

²) Bei klinoraphis kommt ausnahmsweise Parthenogenese, bei lineata ausnahmsweise Copulation vor. Es handelt sich dabei um ganz seltene unter tausenden normalen Fällen. Bezeichnenderweise zeigen das abnorme Verhalten nicht einzelne Zellen, sondern Zellengruppen. Es liegt daher die Deutung nahe, daß es sich nicht um "zufällige" Störungen, sondern eher um das In-Erscheinung-Treten von "Rassen" handelt, die sich vegetativ, etwa an der Schalenzeichnung, nicht erkennen lassen. Solcher sporadisch auftretender und daher ohne Kultur nicht weiter analysierbarer Rassen gibt es zweifellos noch mehrere.

lung wandert der Chromatophor auf die eine Gürtelseite; in Schalenansicht sieht man den Chromatophor daher von der Kante. Der Kern rückt dabei in entgegengesetzter Richtung aus seiner zentralen Lage aus und nach der anderen Gürtelseite zu, wo sich dann die Mitose abspielt (Fig. 78). Bei der Reduktionsteilung, bei welcher keine Chromatophorenteilung stattfindet, unterbleibt die Wanderung des Kernes. — Auch das Vorhandensein eines seitlichen Aus-



Fig. 68. Cocconcis placentula var. pseudolineata. a-e Auxosporen und zugehörige Schalen der Mutterzellen; f extrem schmale Auxospore; g-i Zellen verschiedener Größe mit Kernen in Methaphase (links der Äquatorialring - die Spindel steht senkrecht zur Bildebene - umgeben von einer Plasmaansammlung).

schnitts im Chromatophor in der ruhenden Zelle hängt zweifellos mit dem Raummangel bzw. der gegenseitigen Behinderung von Kern und Chromatophor in Ruhelage zusammen.

2. Var. pseudolineata.

Die Längen der Apicalachsen schwanken zwischen 38 und 8 μ . Copulierende Zellen sind 10—15 μ , seltener auch nur 8—10 μ , die Auxosporen 30—38 μ lang. Die Länge der Transapicalachse nimmt fast ebenso stark wie die Länge der Apicalachse ab (Fig. 68 d). Die Längen-Breitenverhältnisse von Auxosporenschalen und Schalen von Mutterzellen sind z. B. folgende: $18 \ \mu \times 38 \ \mu \dots 10 \ \mu \times 16 \ \mu$; $17 \ \mu \times 32 \ \mu \dots 8 \ \mu \times 14 \ \mu$; $16 \ \mu \times 30 \ \mu \dots$ $7 \ \mu \times 12 \ \mu$. Die häufigsten Verhältniswerte der Längen und Breiten von Auxosporen sind 1:2 bis $2^{1}/_{4}$, die der Mutterzellen $3^{1}/_{2}:6, 4:7,$ 5:8. Es läßt sich demnach — wie bei allen bisher besprochenen Formen und wohl bei allen Pennalen überhaupt — ein relatives Breiterwerden der Schalen im Lauf der Teilungen feststellen, doch ist der Betrag bei *Cocconeis* sehr gering. Deutlicher tritt die Erscheinung erst an extrem kleinen Zellen hervor, wo das Längen-Breitenverhältnis den Wert von $1:1^{1}/_{2}$ erreichen kann (Fig. 69 b). Ausnahmsweise treten auch besonders schmale Auxosporen auf, bei welchen das Verhältnis $1:2^{1}/_{2}$ beträgt.

Dieses Verhalten hängt offenbar mit der Schalenform zusammen. Wie im Schalenumriß so drückt sich eine Annäherung an



Fig. 69. Cocconeis placentula var. pseudolineata. a, b Copulation (nur die Gametenkerne und Chromatophoren eingezeichnet); c Partner vor der Copulation: der Kern der oberen Zelle in Diakinese; die untere Zelle hat die heterotypische Teilung durchgemacht, deren Ergebnis ausnahmsweise zwei gleichwertige Kerne sind. — Subl.-Alk., Eisenalaun-Hämat. die kreisförmigen Centrales auch in dem geringen Unterschied der Längenabnahme der beiden Achsen aus; bei den kreisrunden Centrales nehmen ja beide Achsen gleich stark ab. Es bliebe zu untersuchen, ob sich wie Cocconeis auch breitellipsoidische Formen anderer Verwandtschaftskreise verhalten, also z. B. Navicula scutelloides, pseudoscutiformis, Diploneis-Arten.

Es ist in diesem Zusammenhang bemerkenswert, daß die heranwachsende Zygote Kugelform besitzt.

Während in allen bisher bekannten Fällen ein Streckungswachstum mit Betonung einer bestimmten Richtung eintritt, erfolgt bei Cocconeis das Wachstum gleichmäßig in drei Raumrichtungen; erst ganz zum Schluß, knapp vor der Ausbildung der Schalen, tritt eine leichte Abflachung ein. Die Auxosporen selbst, namentlich die unteren Schalen, sind aber noch stark gewölbt. Die oberen Schalen zeigen bei var. *lineata* und bei einer Form aus Spitz (vgl. Fig. 86 c) deutliche Neigung zur Ausbildung radiärer Zeichnungen und bilden mehrere sich kreuzende Pseudoraphen!¹)

¹) Die Vorgänge der einseitigen Gallertausscheidung, die zur Stielbildung der Zygote führt (l. c.) und die Bildung eines — entgegen bisherigen Angaben — feinstrukturierten, anscheinend ziemlich stark verkieselten Perizoniums bedürfen noch

Trotz dem wenig veränderlichen Längen-Breitenverhältnis erleiden die Schalen aber eine gewisse Umgestaltung dadurch, daß die Längsseiten, welche an den Auxosporen ziemlich parallel sind, stärker gebogen und die anfangs abgerundeten Enden spitziger werden (Fig. 68).

Die Länge der Pervalvarachse nimmt — wie bei Achnanthes etwas ab. Das Zellvolumen hängt also von drei Variabeln ab.

Die Copulation spielt sich ausnahmslos in der Weise ab. daß der Gamet der einen Mutterzelle aus ihr ans- und zum Gameten der an-Mutterderen zelle übertritt (Fig. 69, 70). Mit dieser physiologischen Ani-



Fig. 70. Cocceneis placentula var. pseudolineata. a—c Copulationspaare nach der homöotypischen Teilung und vor der Verschmelzung (außer den Gametenkernen und den Chromatophoren sind die Richtungskörper eingezeichnet, die sich in Wirklichkeit unterhalb der Zellen befinden); d nach der Copulation: die in der 3 Zelle zurückgebliebene Gallerte punktiert gezeichnet, die Zygote grau. — Subl.-Alk., Eisenalaun-Hämat.

sogamie ist meistens auch eine morphologische Differenzierung verbunden: die abgebende Zelle ist kleiner. Eine Auszählung von 207 Copulationspaaren ergab:

abgebende Mutterzelle kleiner aus die aufnehmende	122	Paare;
abgebende Mutterzelle größer als die aufnehmende	28	"
beide Zellen nicht meßbar verschieden	57	"

Dabei ist es auffallend, daß in den Fällen, wo die kleinere Zelle die abgebende ist, starke Größenunterschiede der Mutterzellen

Archiv für Protistenkunde. Bd. LXXVIII.

8

eingehender Untersuchungen, ebenso das weitere Verhalten der Auxosporen (LIEBISCH, welcher zuletzt, 1929, S. 28, das Verhalten der Pektinmembran bei der Auxosporenbildung schilderte, geht auf die feineren Details nicht ein). Die Struktur des Perizoniums entspricht annähernd der Zeichnung der normalen Schalen, besteht also aus leicht strahlenden Punktreihen. Soweit ich sehen konnte, bildet die Unterschale niemals eine Raphe aus; infolge der starken Wölbung (Fig. 85 c) würde die Raphe auch kaum funktionieren können. Die erste Teilung, die in der Auxospore abläuft, zerlegt sie in zwei ungleich große Zellen (Fig. 85 c): die obere Tochterzelle zeigt normalen Bau, während die untere zwar eine normale obere Schale besitzt, aber die abweichend gebaute untere Schale mitbekommt. Die obere Zelle kriecht aus, die untere bleibt im aufgesprengten Perizoninm zurück und scheint zugrunde zu gehen.

vorkommen (im Maximum Längenunterschiede von 9 und 16μ); im umgekehrten Fall sind die beiden Zellen aber nur wenig verschieden groß (z.B. 12 und 14μ , oder 14 und 15μ lang). Es ist naheliegend, die kleinere Zelle als \Im , die größere als \Im zu bezeichnen. — Bemerkenswerterweise macht die Zygote im Gegensatz zu Gomphonema, Achnanthes u. a. kein Ruhestadium durch. Daher wird die Zygotenmembran nicht gesprengt (der Auxospore haften deshalb auch keine "Kappen" an), sondern wächst mit dem Inhalt weiter.

Das Verhalten bei der Copulation näher zu analysieren gelingt nur in geringem Maß, da Eingriffe den Ablauf verhindern. Es lassen sich also nur Vermutungen anstellen.

Man könnte allenfalls der Meinung sein, daß die Anisogamie bloß vorgetäuscht wird, also nicht wirklich mit der sexuellen Konstitution zusammenhängt; es könnte etwa einer der Gameten die Bewegung zufällig früher als der andere, vielleicht auch mehr oder weniger passiv aufnehmen¹). Auch das Zusammenfallen von Aktivität und geringer Größe ließe sich erklären: die kleinere Zelle würde gerade infolge ihrer Kleinheit zuerst reifen. Tatsächlich fehlen aber für diese Auffassung alle Anhaltspunkte, wie sich im folgenden zeigen wird.

Was die Mechanik des Vorgangs anlangt, so bleibt es ohne Experimente ungewiß, wie stark Quellung der Copulationsgallerte eine Rolle spielt. Die Gallerte tritt, außer an der Stelle, wo die Verbindung der beiden Mutterzellen hergestellt wird, nicht über die Schalenränder hinaus. Der scheinbar leere Raum zwischen Gameten und Schalen auf Fig. 70 a, b ist in Wirklichkeit von Gallerte erfüllt. In der 3 Zelle nimmt die Gallerte an Mächtigkeit in dem Maße zu, als der Gamet austritt²), während der Abstand (in der Bildprojektion) zwischen Schalenrand und Gametenoberfläche in der \mathfrak{P} Zelle gleichbleibt; die durch die Aufnahme des 3 Gameten bedingte Volumzunahme erfolgt senkrecht zur Bildebene und äußert sich in einem Emporheben der Oberschale (die daher den Auxosporen oben an-

¹) Solche Gedankengänge spielen eine Rolle bei der Interpretation des Verhaltens von *Gomphonema*.

²) Allerdings nur bis zu einem gewissen Zeitpunkt; von da an zieht sich der ³ Gamet in die \mathcal{C} Zelle zurück, ohne daß eine weitere Volumzunahme der Gallerte erfolgt. Man sieht dementsprechend nach der Copulation in der Gallerte der ³ Zelle einen Hohlraum, gewissermaßen das Negativ des wandernden ³ Gameten (Fig. 70 d). Der eigentliche Copulationsvorgang scheint also in zwei Phasen zu verlaufen: 1. "aktives" Wandern des ³ Gameten unter Quellung der Gallerte, 2. "Angesaugtwerden" des ³ Gameten durch den \mathcal{Q} .

haftet, — Fig. 70 c—e). Der \mathcal{J} Gamet wird jedoch gewiß nicht rein passiv ausgepreßt. In seinem Plasma erfolgen schon frühzeitig autonome Bewegungen, die sich vor allem darin kundgeben, daß der Kern aus seiner zentralen Lage auswandert und sich an die Berührungsstelle mit der anderen Mutterzelle hinbegibt. Die Folge hiervon ist, daß der Kern als erster in das \mathcal{Q} Plasma übertritt, während der Chromatophor noch innerhalb der \mathcal{J} Zelle, wenn auch etwas verlagert, bleibt (Fig. 70 a, b). Dieser Vorgang läßt sich nicht mit der Annahme einer passiven Bewegung des \mathcal{J} Gameten vereinbaren ¹).

Es ließe sich aber noch immer denken, daß eben die Kernwanderung als Auftakt der Copulation zufällig in einer der beiden Zellen früher beginnt (es würde ebensogut die andere Zelle früher beginnen können). Dagegen spricht: 1. daß niemals beide Zellen ungefähr gleichzeitig "fertig" sind, 2. der Vergleich mit var. klinoraphis. Würde es sich um rein zufällige Altersunterschiede handeln, so müßte in manchen Fällen die Entwicklung gleich schnell ablaufen und isogame Copulation erfolgen. Dies ist nie der Fall. Umgekehrt erfolgt aber bei var. klinoraphis die Copulation ausnahmslos in der Weise, daß beide Gameten ganz gleich aktiv sind. Sowohl bei var. pseudolineata wie bei klinoraphis laufen zwar die Anfangsstadien der Gametenentwicklung in den Partnern nicht genau gleichzeitig ab; so kann sich der eine Kern in Diakinese befinden, während der andere die heterotypische Teilung bereits vollzogen hat (Fig. 69c). Trotzdem ist aber bei beiden Formen das Endverhalten ausnahmslos verschieden. Es ist danach sicher, daß es sich wirklich um mit der sexuellen Differenzierung in Zusammenhang stehende Eigentümlichkeiten handelt.

¹) Die früheren Stadien vor der Gametenbewegung lassen erkennen, daß sich auch eine gewisse wechselseitige "Anziehung" der beiden Zellen — schon während der heterotypischen Teilung — geltend macht. Wie man noch nachträglich an der Lage des Richtungskörpers feststellen kann, liegen bereits die heterotypischen Spindeln etwas einander genähert. Demzufolge sind auch die nach der homöotypischen Teilung entstehenden Gametenkerne einander nahegerückt; der eine — und zwar meist der der kleineren Mutterzelle — liegt der Stelle der späteren Verschmelzung aber näher als der andere (Fig. 70 b). Es ist bemerkenswert, daß auch der andere Kern, der bei der Copulation einen völlig passiven Eindruck macht, in den früheren Stadien eine geringe Verlagerung gegen die andere Zelle zu erfährt; betrachtet man aufmerksam die späteren Stadien (Fig. 70), so sieht man, daß der Kern der aufnehmenden Zelle nicht in ihrem Zentrum liegt, sondern dem einwandernden gewissermaßen entgegen gekommen ist (vgl. auch var. klinoraphis).

Was das Problem der Geschlechts bestimmung anlangt, so habe ich früher (l. c.) angenommen, daß sie phänotypisch in der Diplophase erfolgt, daß also bereits die zusammentretenden Mutterzellen sexuell determiniert sind. Nunmehr scheint mir nur soviel erwiesen, daß die Geschlechtsbestimmung nicht genotypisch erfolgen kann, da Zellen eines Klons miteinander copulieren können. Es erscheint mir aber immerhin möglich, daß nicht die Mutterzellen, sondern erst die Gameten sexuell determiniert werden. Diese Art der Determination müßte allerdings in gegenseitiger Abhängigkeit der Gameten eines Paares erfolgen, da niemals mißglückte Copulationen vorkommen; würden sich die Gameten un abhängig voneinander verhalten, so müßten ja — und zwar nach der Wahrscheinlichkeitsregel ziemlich häufig — Paare mit gleichgeschlechtlichen Partnern angetroffen werden. Die naheliegendere Deutung ist allerdings noch immer die, daß bereits die Mutterzellen determiniert sind, das Einanderaufsuchen also der Ausdruck der vollzogenen Geschlechtsbestimmung ist; die Schwierigkeit der Vorstellung einer "einverständlichen" Bestimmung fällt dabei weg. Dennoch läßt sich die Möglichkeit solcher Vorgänge nicht ganz ausschließen, umso mehr, als sie in anderen Fällen realisiert erscheint (vgl. *Epithemia*). Tatsächliche Beweise fehlen für die eine wie für die andere Auffassung.

3. Var. klinoraphis.

Das auffallende morphologische Kennzeichen ist die schräg stehende Raphe und Pseudoraphe. Die Zeichnung der Schalen ist zarter als bei den anderen Varietäten (Fig. 71).

Die Längenschwankungen betragen 12-55 μ . Auxosporen sind 45-55 μ , copulierende Zellen 15-24 μ , meist 16-21 μ lang. Die Länge der Transapicalachse nimmt fast so stark wie die der Apicalachse ab. Der Grad des relativen Breiterwerdens kleiner Schalen ist noch geringer als bei var. *pseudolineata* (Fig. 71), die Annäherung an das Verhalten zentrischer Diatomeen größer, was in Hinblick auf den breitelliptischen Schalenumriß zu erwarten ist. Nur Zellen unter Copulationsgröße lassen die Breitenzunahme deutlicher erkennen (Fig. 71 c).

Die heranwachsenden Zygoten sind wie bei *pseudolineata* kugelig. Die obere Schale der Auxosporen zeigt annähernd normale Zeichnung. Die untere, welche zuerst entsteht und der Rapheschale entspricht, besitzt eine überaus feine Zeichnung aus unregelmäßig ausstrahlenden Punktreihen und entwickelt keine Rapha; wie bei *pseudolineata* ist



Fig. 71. Cocconeis placentula var. klinoraphis. Schalenansichten: a-c raphelose Schalen vegetativer Zellen; d-f Auxosporen mit den zugehörigen Rapheschalen der Mutterzellen in situ; g Copulationspaar vor der Verschmelzung der Gameten (nur die Kerne und Chromatophoren gezeichnet).



Fig. 72. Cocconeis placentula var. klinoraphis. a Auxospore nach der ersten Teilung in Gürtelansicht (die eben angelegten Tochterschalen sind durch die Fixierung etwas aus ihrer natürlichen Lage gerückt); b Beginn der Bildung der Copulationsgallerte an den einander genäherten Seiten der Partnerzellen; c spätes Copulationsstadium sehr ungleich großer Partner. — Subl.-Alk., Safranin-Lichtgr.

sie stark gewölbt (Fig. 72 a). Die erste Teilung ergibt demnach in der Größe verschiedene Tochterzellen. Die Copulation erfolgt ausnahmslos unter dem Bild typischer Isogamie. Zwar sind die Partnerzellen manchmal ungleich groß (der größte Längenunterschied beträgt 13,5 und 21 μ , Fig. 72 c), doch zeigt sich an dem Copulationsverhalten, daß solchen Größenunterschieden keinerlei Bedeutung zukommt. Am häufigsten trifft man fast gleich große Partner an (Fig. 73). Obwohl die heterotypische



Fig. 73. Cocconeis placentula var. klinoraphis. Aufwuchs auf einem im Lunzer Seebach ausgelegten Objektträger (die versinzelten großen Zellen gehören zu var. lineata); zahlreiche Copulationspaare in verschiedenen Stadien. Die Copulationsgallerte ist je nach dem Alter rosa bis dunkelrot (im Bild grau bis schwarz) gefärbt; die verschwommenen dunklen Flecken rühren von der Gallerte von Auxosporen her, die sich oberhalb der Einstellebene befinden. — Subl.-Alk., Safr.-Lichtgr. Mikrophoto, ZEISS Apo 20, 0,65, REICHERT-Aufsatzkamera.

und homöotypische Teilung in beiden Partnerzellen meist nicht genau gleichzeitig abläuft, befinden sich doch unmittelbar vor der Copulation beide Zellen in genau dem gleichen Zustand. Die Gametenkerne wandern völlig symmetrisch zur Berührungsstelle der Mutterzellen aufeinander zu. Die Nucleolen befinden sich während der Wanderung regelmäßig im Hinterende des Kerns (Fig. 72b, 75, 76; Fig. 71g zeigt in der im Bild unteren Zelle einen ausnahmsweise anders gelagerten Nucleolus). Schon zu Beginn der Gallertausscheidung und lange vor der Herstellung der plasmatischen Verbindung haben die Kerne die größtmögliche Annäherung erfahren. Die Chromatophoren sind zu diesem Zeitpunkt noch unverändert und



Fig. 74. Wie Fig. 73: Zahlreiche Zygoten und Auxosporen, welche auf Gallertstielen über das Substrat emporgehoben wurden. Drehaufnahme.

nehmen die gleiche Stellung wie in den vegetativen Zellen ein (Fig. 71 g). Es handelt sich also um spezielle Bewegungen der Kerne selbst, nicht um Bewegungen des gesamten Protoplasten. Sehr charakteristisch ist es auch, daß die Wanderung der Kerne ganz unabhängig von der Lage, welche die Mutterzellen zueinander einnehmen, erfolgt. Stehen die Längsachsen senkrecht aufeinander, so wandert der eine Kern an die Schmalseite, der andere an die Breitseite (Fig. 71 g). Berühren sich die Zellen mit den Breitseiten, so wandern beide Kerne an die Breitseiten, berühren sie sich mit den Enden, so wandern die Kerne in die Enden.

Die Copulation selbst besteht in einem vollkommen "symmetrischen" Zusammenfließen der Protoplasten: beide Gameten sind gleich aktiv. Die Kerne treffen sich in der Mitte zwischen den beiden Mutterzellen¹); um sie herum kontrahieren sich die verschmolzenen Protoplasten zur Kugel. In dem Maß, als die Protoplasten zusammenfließen, verbreitert sich der Copulationskanal; seine



Fig. 75. Wie Fig. 73, Detailbild von fünf Copulationspaaren: vier vor, das mittlere während der Copulation. — Mikrophoto, ZEISS Apo 90, 1,30, REICHERT-Aufsatzkamera.

Wand geht in die Zygotenmembran und schließlich in die Hülle der Auxospore ein.

Das Verhalten stellt somit ein ausgezeichnetes Beispiel von Isogamie dar: außer der Verschmelzung selbst sind keine Anzeichen einer sexuellen Differenzierung erkennbar.

¹) Eine Ausnahme machen nur Paare, deren Partner sehr verschieden groß sind: in diesem Fall wird der Inhalt der kleineren Zelle "angesaugt"; der gemeinsame Mittelpunkt der beiden Kerne liegt dann im Raumzentrum der verschmolzenen Protoplasten (Fig. 72 c). Dagegen verhalten sich die Kerne völlig symmetrisch auch in Fällen, wo drei Zellen miteinander copulieren (vgl. Fig. 19, l. c.).



Fig. 76. Wie Fig. 75, aber mit Eisenalaun-Hämat. gefärbt und mit HCl-Alkohol differenziert (Copulationsgallerte kaum gefärbt): fünf Paare unmittelbar vor und während der Copulation.

4. Var. lineata 1).

Die Längenwerte betragen: Auxosporen 57–80 μ , Auxosporenmutterzellen 20–42 μ , kleinste beobachtete Zellen 16 μ .

Die starken Schwankungen der Längen von Auxosporen und ihren Mutterzellen legen die Vermutung nahe, daß die Varietät vielleicht nicht einheitlich ist, sondern ein Gemisch verschiedener, wenn auch sehr ähnlicher Rassen darstellt. Damit in Einklang würde die starke Variabilität des Schalenumrisses gleichgroßer Zellen stehen (Fig. 78); auch die Größe und Anordnung der Streifen ist Schwankungen unterworfen. Ohne Beobachtungen von Kulturen läßt sich die Frage nicht klären. Es ist jedoch andererseits sicher, daß die rein individuelle Variation sehr groß ist. So können kleine Zellen breitabgerundet oder ziemlich zugespitzt sein; wie Fig. 80 zeigt, können

¹) Die von mir mit diesem Namen bezeichnete Form stimmt in der Schalenzeichnung nicht genau mit den üblichen Diagnosen und Abbildungen überein (vgl. HUSTEDT, 1930).

sowohl aus der einen wie aus der anderen Zellform Auxosporen von gleicher (breit-abgerundeter) Gestalt hervorgehen.

Besonders bemerkenswert ist, daß das Längen-Breiten-Verhältnis der Schalen während der Zellverkleinerung annähernd konstant bleibt. In manchen Fällen können sich die für andere Formen normalen Verhältnisse sogar umkehren: nicht selten kann man Auxosporen beobachten, deren Transapicalachsenicht nur absolut,



Fig. 77. Cocconeis placentula var. lineata. Aufwuchs auf einem im Lunzer Seebach ausgelegten Objektträger: vegetative Zellen und zehn Azygoten. — Subl.-Alk., Safr.-Lichtgr., Mikrophoto, ZEISS Apo 20, 0,65, REICHERT Aufsatzkamera.

sondern auch relativ breiter als die ihrer Mutterzelle ist (Fig. 80 links). Manchmal sind die Auxosporen aber auch relativ schmäler als ihre Mutterzelle (Fig. 81).

Die Zeichnung der oberen (raphelosen) Schale der Auxospore weicht von den vegetativen Zellen durch mehrfache Pseudoraphenbildung und durch die unverkennbare Tendenz, radiäre Strukturen auszubilden, ab (Fig. 87). Die stark gewölbte, zuerst entstehende untere Schale zeigt sehr feine, leicht strahlige bis unregelmäßig radiäre Punktreihen und besitzt keine Raphe.

Var. *lineata* ist — wie schon früher erwähnt wurde — besonders durch die parthenogenetische Entstehung der Auxosporen interessant. Es ist dabei sehr bezeichnend, daß meist zwei Mutterzellen zusammentreten und in der Richtung "aufeinander zu" Gallerte bilden (Fig. 77, 79); solche Anfangsstadien zeigen große



Fig. 78. Cocconeis placentula var. lineata. a, b raphelose Schalen einer großen und kleinen Zelle; c, d große und kleine Zelle in Teilung: c Kern in später Anaphase (Spindel senkrecht zur Bildebene), Chromatophor in Rückwanderung begriffen; d Kern in Methaphase. — Subl.-Alk., Eisenalaun-Hämat.

Ähnlichkeit mit den analogen Stadien copulierender Formen¹). Tatsächlich fließen aber die Gallerten nicht zusammen. Der Umstand, daß auch isolierte Zellen Auxosporen bilden können (Fig. 77

¹) Ganz ähnlich verhalten sich nach KARSTEN (1900) Cymatopleura elliptica und solea.



Fig. 79. Cocconeis placentula var. lineata. Parthenogenetische Entwicklung der Auxosporen unter Schein-Paarbildung: die Gallerten (grau) zeigen eine "Anziehung" (in b wurden die — im rechten Winkel zueinander stehenden — Schalen nicht eingezeichnet).

H-10 H

Fig. 80. Cocconeis placentula var. lineata. Zwei parthenogenetisch aus einem Schein-Paar entstandene Auxosporen mit den zugehörigen unteren Schalen derMutterzellen'in situ. am Rand links), zeigt andererseits, daß ein durch die Partnerbildung geregelter Reizablauf nicht vorhanden ist.

Die nebeneinanderliegenden Mutterzellen — die man als Pseudopartner bezeichnen kann — sind sehr häufig verschieden groß (in extremen

(in Fällen verhalten sich die Längen der Apicalachsen wie2:3). Manchmal erfolgt auch die Auxosporenbildung nicht gleich schnell. In Hinblick auf die bei der anisogamen var. pseudolineata erörterte Frage. ob nicht die geringere Größe der einen Zelle unmittelbar den schnelleren Entwicklungsablauf (in jenem Fall die Aktivität des Gameten) bewirkt, ist die Beachtung eventueller Zusammenhänge zwischen Zellgröße Schnelligund keit der Entwicklung anch bei var. lineata von Interesse. \mathbf{Es} zeigt sich, daß solche Be-



Fig. 81. Cocconeis placentula var. lineata. Eine parthenogenetisch entstandene Auxospore und die zugehörige untere Schale der Mutterzelle in situ.



Fig. 82. Cocconeis placentula var. lineata. Chromatophor und Pyrenoide zweier verschieden großer Zellen. — Subl.-Alk., Eisenalaun-Hämat.

ziehungen nicht bestehen, sondern daß bald die kleinere, bald die größere Zelle in der Entwicklung vorauseilt.

5. Var. tenuistriata nova var.

In den Fischteichen bei der Biologischen Station in Lunz tritt alljährlich vom Frühjahr bis zum Herbst (im Winter werden die Teiche entleert) als häufige Aufwuchsalge auf *Ranunculus pauci*stamineus eine Form auf, die von allen bisher beobachteten Typen durch die besonders feine Schalenstruktur verschieden ist. Die Zeichnung der Oberschale ist mit bester Optik bei Einbettung in Styrax an großen Zellen eben noch erkennbar, an kleinen aber auch bei Verwendung schiefer Beleuchtung oft kaum mehr auflösbar. In der Größenvariation kommt die Form var. klinoraphis am nächsten, von der sie sich — abgesehen von der Schalenzeichnung — durch die geradestehende Raphe und durch den Besitz nur eines einzigen Pyrenoids unterscheidet¹).

Diagnose.

Zellen kaum gewölbt. Schalen im Umriß mäßig breit elliptisch, 12—42 μ lang, 9—18 μ breit. Raphelose Schale mit außerordentlich zarter Zeichnung, mit ca. 30—40 transapicalen Streifen in 10 μ ; Streifen aus sehr wenig transapical verbreiterten Punkten zusammengesetzt, die in der Umgebung der Pseudoraphe zu mehr oder weniger deutlichen Längsreihen angeordnet sind; Axialarea gerade, sehr schmal, leicht lanzettlich. Unterschale mit etwas weiterer Streifung. Ein einziges Pyrenoid. Auxosporenbildung bisher nur auf den Weg isogamer Copulation beobachtet. Die Auxosporen sind nicht oder wenig gestielt. In Fischteichen bei der Biologischen Station in Lunz (Niederösterreich) als Aufwuchs auf *Ranunculus paucistamineus*.

Die "Kardinalpunkte" der Größenvariation sind: Auxosporen 38—42 μ , Mutterzellen 13—18 μ lang; die kleinsten beobachteten (wohl nicht minimalen) Zellen waren 12 μ lang.

Das Längen-Breiten-Verhältnis ändert sich im Laufe der Teilungen nur sehr wenig. Kleine Schalen sind fast genaue geometrische Verkleinerungen großer, da sich auch der Umriß nicht nennenswert verändert (kleinere Schalen werden also nicht etwa gespitzter, wie dies bei var. *pseudolineata* der Fall ist). Vergleicht man eine große Zahl von Individuen, so läßt sich aller-

¹) Nur ausnahmsweise kann die Raphe auch leicht schräg stehen. Dieses Verhalten, das sich als bloße individuelle Eigentümlichkeit auch bei anderen Formen gelegentlich zeigt, ist von dem bei var. *klinoraphis* konstanten, genotypisch fixierten Verhalten gut zu unterscheiden.

dings feststellen, daß sich das Längen-Breiten-Verhältnis unmittelbarer Nachkommen von Auxosporen dem Wert von $1:1^{1}/_{2}$, das der Zellen von Copulationsgröße dem Wert von $1:1^{1}/_{3}$ nähert. Die allgemeine Tendenz der relativen Breitenzunahme während der Zellverkleinerung ist also auch hier — wenn auch nur andeutungsweise — gegeben (Fig. 83).

Die Copulation erfolgt genau in der gleichen Weise wie bei var. *klinoraphis*, also isogam (Fig. 83b, c, 84); die Kerne und Protoplasten verhalten sich völlig symmetrisch, obwohl häufig Größenunterschiede der Partner vorkommen. Eingehendere cyto-



a und b ist die Struktur der raphelosen Schale teilweise eingezeichnet. Die Figur ist stärker als die anderen Figuren von Cocconeis vlacentula vergrößert.

logische Untersuchungen wurden nicht vorgenommen, doch ist der allgemeine Ablauf (Reduktionsteilung unter Richtungskörperbildung) der gleiche wie in den schon bekannten Fällen. Von var. *klinoraphis* abweichend ist nur das spätere Verhalten der Zygoten bzw. Auxosporen. Während diese bei *klinoraphis* infolge mächtiger, einseitiger Gallertproduktion hoch über das Substrat emporgehoben werden (die Länge der Gallertstiele kann bis 80 μ betragen!), bleiben sie bei var. *tenuistriata* fast in der Höhe des Substrates liegen oder wachsen höchstens 20--30 μ empor¹).

6. Var. I.

Im September 1930 trat in einem Warmhausbecken der Biologischen Station Lunz auf den Wasserblättern von Salvinia reich-

¹) Das Merkmal der Gallertproduktion ist in rein systematischer Beziehung vielleicht nicht sehr bedeutungsvoll, da wohl Außenbedingungen modifizierend eingreifen können.

lich eine zu *Cocconeis placentula* gehörige Form in Auxosporenbildung auf, die mit keinem der bisher untersuchten Typen genau übereinstimmt. Auf eine Namengebung sei jedoch verzichtet, da die Merkmale zu geringfügig sind, um für den Systematiker Interesse zu besitzen ¹).

Die Längen der Auxosporen betragen 34—39 μ , die der Mutterzellen 11—15 μ ; die kleinsten beobachteten Zellen besitzen eine Länge von 10 μ . Der Schalenumriß ist lang-elliptisch und verändert



Fig. 84. Cocconeis placentula var. tenuistriata. Copulationsstadien nach dem Leben (ohne Zeichenapparat gezeichnet, daher der Umriß der Schalen nicht genau wiedergegeben): a frühes Stadium unmittelbar nach der Verschmelzung der Gameten; b, c später: Verbreiterung des Copulationskanals; d Beginn der Abrundung der Zygote; e ungefähr gleichaltes Stadium in Profilansicht; f vollkommen abgerundete Zygote. a-d, f Aufsichten; zum Teil die unteren, teilweise auch die oberen, seitlich aufgeklappten Schalen der Mutterzellen dargestellt.

sich kaum merklich; kleinere Zellen sind deutlich zugespitzt (Fig. 85). Die Punkte der Querreihen der Oberschalen sind ziemlich stark transapical verbreitert und in Längsreihen angeordnet. Die Zeichnung ist also der var. *lineata* ähnlich, doch wesentlich zarter. Die Größe stimmt weitgehend mit *pseudolineata* überein. Wie bei dieser verläuft die Copulation ausnahmslos anisogam: eine

128

¹) Bei dem bekannten Polymorphismus der Art ließe sich fast jede Form eines bestimmten Standorts eigens beschreiben. Obwohl dieses Vorgehen an sich — von einem "höheren" Standpunkt aus betrachtet — gerechtfertigt wäre (handelt es sich doch meist nicht um bloße Standortsmodifikationen, sondern — wie die vieljährige Beobachtung der Seebach-Varietäten gezeigt hat — um genotypische Rassenbildung) würde es in praxi ins Uferlose führen und dem Freilandsystematiker, der notwendigerweise extensiv eingestellt ist, wenig dienen.

Partnerzelle, und zwar in der Regel die kleinere, gibt ihren Gameten ab, die andere nimmt ihn auf; die Zygote entsteht daher innerhalb der

einen Zelle (Fig. 85d). Die Reduktionsteilung verläuft unter Bildung eines Richtungskörpers.

7. Var. *euglypta*.

Die Form stammt aus einem Urgesteinsbach bei Spitz (Wachau), wo ich sie im Oktober 1930 zusammen mit Hildenbrandia rivularis in großen Menautraf. gen Das Material enthielt sehr verschieden große Zellen (Fig. 86 a, b), doch konnte keine Auxosporenbildung



Fig. 85. Cocconeis placentula var. I. a Raphelose Schale einer Auxospore (etwas schräg gesehen, daher die Pseudoraphe scheinbar seitlich gelagert); b raphelose Schale einer kleinen Zelle; c optischer Querschnitt durch eine geteilte Auxospore mit den anhaftenden, aufgeklappten Schalen der o[¬] Mutterzelle; d Copulationspaar, in der ♀ Zelle (rechts) die Zygote; e—g Zellen von Copulationsgröße.



Fig. 86. Cocconeis placentula. a, b var. euglypta: raphelose Schalen einer großen und kleinen Zelle; c, d var. II: raphelose und Rapheschale der oberen Tochterzelle einer geteilten Auxospore; die Schalen sind richtig zueinander orientiert.

beobachtet werden. Diese trat erst ein, als ich Kulturen auf alkalischem KNOP-Agar anlegte¹). Nach einer Zeit guten vegetativen

Damit ist die Möglichkeit einer experimentellen Behandlung der Formwechselprobleme von Cocconeis placentula, sogar an einer Form des fließenden Wassers, gezeigt. Frühere Versuche mit den Typen des Seebachs führten zu keinem Archiv für Protistenkunde. Bd. LXXVIII.

Wachstums zeigten sich nach Überimpfung zum erstenmal am 26. November Auxosporen. Sie entwickelten sich wohl in der gleichen Weise wie bei var. *lineata*, also parthenogenetisch¹): aus zwei nebeneinander gelagerten Zellen entstanden zwei Auxosporen; seltener bildeten auch isolierte Zellen Auxosporen. Die Kultur mußte später aus äußeren Gründen abgebrochen werden.

Der Zellbau stimmt gut mit der Diagnose und dem Bild von var. *euglypta* überein, das HUSTEDT (1930) gibt. Große Zellen besitzen auf der raphelosen Schale ca. 19 Streifen in 10 μ . Der kaum veränderliche Schalenumriß ist immer lang-elliptisch; auch große Schalen haben keine mehr oder weniger parallelen Längswände, im Unterschied zu var. *pseudolineata*, mit der im übrigen — auch in der Größe — Ähnlichkeit besteht. Die Auxosporen sind 30—35 μ , die Mutterzellen 11—15 μ lang.

8. Var. 11.

Zusammen mit var. euglypta trat eine durch ihren sehr breitelliptischen, fast kreisförmigen Umriß auffallende Form auf, allerdings zu wenig zahlreich, um eine eingehende Untersuchung zu ermöglichen. Nach der Ausbildung der Zeichnung der raphelosen Schale (breite, hyaline Längsstreifen) fällt die Form in der üblichen Fassung unter *lineata*, doch ist sie auch abgesehen vom Schalenumriß durch die viel geringere Größe — die maximale Länge der Apicalachse beträgt 23μ — und die feinere Zeichnung von der *lineata*-Form des Lunzer Seebachs vollkommen verschieden. Die Auxosporen scheinen aber wie bei dieser parthenogenetisch zu entstehen.

Der Grund für die Erwähnung an dieser Stelle ist die Zeichnung der raphelosen Schale der Auxosporen. Neben annähernd normal gezeichneten Schalen kommen auch solche mit ausgesprochener, wenn auch nicht ganz regelmäßiger radialer Zeichnung vor (Fig. 86 c). Dieses Verhalten stimmt gut zu der früher hervorgehobenen Tatsache (S. 112), daß *Cocconeis* in mehrfacher Beziehung Annäherungen an zentrische Diatomeen zeigt. Ähnliche radiale Strukturen mit mehreren gekreuzten Pseudoraphen treten auch bei der *lineata*-Form des Lunzer Seebachs auf²); ich bringe hier zum Erfolg, wohl deshalb, weil die Aufstellung der Kulturen an einem entsprechend

Erfolg, wohl deshalb, weil die Aufstellung der Kulturen an einem entspreehend kühlen Ort nicht möglich war.

¹) Eine genaue cytologische Untersuchung wurde nicht vorgenommen. Es bliebe als zweite — unwahrscheinliche — Deutungsmöglichkeit noch Autogamie.

²) Bei allen anderen untersuchten Typen sind die Auxosporenschalen normal gezeichnet.

Vergleich nochmals meine alte Zeichnung (Fig. 87). Man sieht aber als bemerkenswerte Steigerung, daß bei der Spitzer Form die Querstreifenanordnung viel stärker durch die Nebenpseudoraphen beein-

flußt wird. Bei der Lunzer Form, bei welcher entsprechend dem länglicheren Umriß die Pseudoraphen sehr spitze Winkel mit der Apicalachse einschließen, ist das Vorherrschen einer bestimmten Hauptachse noch ausgeprägter. Bermerkenswert und in der gleichen Richtung weisend ist es auch, daß Hauptpseudoraphe die der Oberschale nicht über



Fig. 87. Cocconeis placentula var. lineata. Raphelose Schale einer Auxospore. Nach Geitler 1927 b.

die Raphe der Unterschale fällt, sondern etwas verdreht steht (Fig. 86 c, d).

9. Zusammenfassung über Cocconeis placentula.

Cocconeis placentula zeigt eine Reihe von Eigenheiten, die sich bei anderen bisher untersuchten pennaten Diatomeen überhaupt nicht finden oder die besonders extreme Ausbildungen auch sonst verbreiteter Eigentümlichkeiten darstellen.

1. Das Längen-Breiten-Verhätltnis der Schalen ist sehr wenig veränderlich: die Schalen werden im Laufe der Teilungen kaum, in manchen Fällen überhaupt nicht nachweislich relativ breiter.

2. Die Zygoten und Azygoten wachsen zunächst gleichmäßig dreidimensional heran. Auch die fertiggestellten Auxosporen sind nur wenig abgeflacht. Dadurch, aber besonders durch radiale Zeichnungen und mehrfache Pseudoraphenbildung der raphelosen Auxosporenschale zeigt sich eine bemerkenswerte (morphologische, nicht phylogenetische¹)) Annäherung an zentrische Diatomeen. Sie drückt sich auch im Schalenumriß aus.

3. Während des Auxosporenwachstums erfolgt meist (in stärkstem Maß bei var. *klinoraphis*) Bildung mächtiger, relativ weicher Gallertmassen, die zur Entstehung von Stielen führen kann. Die Er-

¹⁾ Wenigstens läßt sich hierüber nichts sicheres ausmachen!

scheinung läßt sich im Zusammenhang mit der Kugelform der jungen Auxosporen verstehen. Den Gegensatz hierzu bilden Fälle vom Typus *Gomphonema*, wo die Zygoten in fester Gallerte zwischen den Schalen der Mutterzellen "eingesperrt" sind und daher Zwangsformen aufweisen.

4. Die Auxosporen zeigen in Gürtelansicht asymmetrische Gestalt: die untere Schale ist stärker konvex als die raphelose Schale und bildet anscheinend niemals eine Raphe aus (es schiene gewagt, auch darin eine Annäherung an die Centrales zu sehen). Die erste in der Auxospore ablaufende Teilung ist "inäqual"; die untere Tochterzelle, welche die raphelose "Raphenschale" mitbekommt, dürfte nicht weiter entwicklungsfähig sein (dies bedarf weiterer Untersuchung).

5. Der Vergleich verschiedener Varietäten wie auch verschieden großer Zellen der gleichen Varietät zeigt sehr deutlich den Einfluß der Zellgröße auf die innere Organisation: Gestalt und Form von Chromatophor und Kern und die Zahl der Pyrenoide sind von der absoluten Größe der Zelle abhängig. Die Wanderung des Kernes während der vegetativen Prophase ist durch den infolge der gleichzeitigen Chromatophorenwanderung verursachten Raummangel bedingt (bei der Reduktionsteilung, während welcher der Chromatophor sich nicht teilt und daher auch nicht wandert, unterbleibt die Kernwanderung).

6. Vor der Copulation führen die Gametenkerne autonome Wanderungen aus. Das morphologische (verschiedene Größe der Mutterzellen) und physiologische (Aktivität und Passivität der Gameten) Verhalten der anisogamen Formen ist sehr wahrscheinlich als Ausdruck von Geschlechtsunterschieden im Sinne der HARTMANNschen Sexualitätstheorie anzusehen (bei anisogamen Formen, die zwei Gameten bilden, stehen dieser Auffassung Schwierigkeiten entgegen; vgl. S. 63)¹).

¹) Es sei betont, daß die Copulatien bei *Cocconeis placentula* nur an fixierten Präparaten beobachtet wurde, bzw. bei Lebensbeobachtung wegen Sistierung der Bewegung nicht weiter verfolgt werden konnte. Es ist aber möglich, daß gerade die kontinuierliche Beobachtung des Ablaufes im Leben manches zum Verständnis beitragen würde. So scheint es z. B., daß das auf Fig. 69a abgebildete Stadium von var. *pseudolineata* — seiner Häufigkeit in den Präparaten entsprechend länger als andere Stadien dauert. Damit würde das auf Fig. 70 dargestellte Verhalten der Gallerte übereinstimmen. Der Vorgang dürfte so ablaufen, daß zuerst eine langsame, mit Quellung der Gallerte verbundene Bewegung einsetzt, während dann die eigentliche Copulation sehr rasch erfolgt (vgl. auch die Bemerkung über die verschiedene Schnelligkeit des Ablaufs der Copulation im Abschnitt d 4 des allgemeinen Teiles und die Anm. 2 auf S. 114).

7. Die Auxosporenbildung erfolgt durch isogame Copulation bei zwei Formen (klinoraphis, tenuistriata); durch anisogame Copulation bei drei Formen (pseudolineata, var. I, Form KARSTEN'S 1900); parthenogenetisch (oder in den nicht näher untersuchten Fällen doch nicht durch Copulation zweier Zellen) bei fünf Formen (lineata aus dem Lunzer Seebach, euglypta, var. II, Form SMITH'S 1853, die aber nach den Bildern vielleicht mit lineata aus dem Seebach identisch ist, Form SCHUMANN'S, 1862).

h) Pinnularia gibba.

Die Art trat in einem Warmhausbecken der Biologischen Station Lunz im Dezember 1931 in fast reinen Beständen auf. Da keine



Fig. 88. Pinnularia gibba. a-d Schalenansichten; e, f Gürtelansichten.

Auxosporenbildung zu beobachten war, sind die folgenden Angaben etwas fragmentarisch.

Die Längen der Zellen betrugen $50-110\mu$; es handelt sich jedenfalls nicht um die Maximal- und Minimalwerte. Doch läßt sich der Verlauf des Schalenformwechsels im wesentlichen feststellen: die Länge der Apicalachse sinkt am stärksten, die der Transapical- und Pervalvarachse viel weniger. Der Schalenumriß erfährt charakte-

Veränderungen: ristische sind an den große Zellen Enden leicht kopfig und besitzen eine mittlere transapicale Verbreiterung (Fig. 88 a). Beim Kleinerwerden der Schalen werden die kopfigen Enden wie die mittlere Verbreiterung ausgeglichen (Fig. 88 b-d). Die gleiche Erscheinung zeigt sich auch anderen (oder allen?) bei Diatomeen, so bei Pinnularia viridis (vgl. weiter unten), Achnanthes lanceolata, inflata,





Fig. 89. Diploneis oculata. Große und kleine Zelle.

Fig. 90. Pinnularia viridis. a, b Schalenansichten, c, d Gürtelansichten verschieden großer Zellen.

minutissima, Gomphonema parvulum, olivaceum, Diploneis oculata (Fig. 89)¹).

i) Pinnularia viridis²).

Die Untersuchung fast reinen Materials aus einem Erlenbruch im Grunewald (Berlin) ergab den gleichen Schalenformwechsel wie bei *Pinnularia gibba* (Fig. 90): große Zellen (Apicalachse mehr oder weniger 180μ) besitzen eine mittlere Anschwellung, die sich im Laufe der Teilungen verliert. Kleinere Zellen sind allerdings relativ schmäler als es der Erwartung auch dem Verhalten anderer lang-

¹) Aus einem Warmhausbecken der Biologischen Station Lunz.

²) Die Form nähert sich in der Ausbildung der Enden Pinnularia gentilis.

gestreckter Typen entspricht. Entweder handelt es sich, um eine besondere Arteigentümlichkeit oder die im Material vorhandenen großen und kleinen Zellen gehören nicht zur gleichen Form (vgl. den Abschnitt b des allgemeinen Teils). Ersteres ist wahrscheinlicher, da ich ganz analoge Beobachtungen auch an Material anderer Standorte machen konnte.



Fig. 91. Pinnularia viridis. Übersichtsbild aus einer Klonkultur auf Torfagar: kleine Zellen, die meisten in Gürtellage.

Von dieser Art wurden 11 Klonkulturen auf 0,5 proz. Torfagar (nach F. v. WETTSTEIN) angelegt. Sie mußten nach drei Monaten aus äußeren Gründen abgebrochen werden. Da die Teilungsfrequenz verhältnismäßig niedrig ist, konnten sie nicht weiter ausgewertet werden. Das Wachstum war jedoch ausgezeichnet (Fig. 91). Es zeigt sich somit, daß auch diese großzellige Form der Kultur keine Schwierigkeiten entgegensetzt.

j) Cymbella lanceolata.

Infolge der sehr beträchtlichen Zellgröße (Apicalachsen der Auxosporen 215—225 μ , der Mutterzellen 110—158 μ lang) und der relativ geringen Zahl großer Chromosomen kann die Art als das günstigste bisher bekannt gewordene Objekt für die Untersuchung der Reifungsteilungen gelten. Ich bin seinerzeit (1927 a) ausführlich auf diese Dinge eingegangen. Damals nicht oder unvollständig behandelte Probleme seien hier nachgetragen.

Cymbella lanceolata verhält sich in bezug auf die Veränderungen der Schalen etwa wie Achnanthes: alle drei Achsen werden während der Teilungen verkürzt, am stärksten die Apicalachse (Fig. 92). Kleine Schalen sind also gedrungener. Als Eigentümlichkeit — die auch für alle an-



Fig. 92. Cymbella lanceolata. a Schalenansicht einer großen,
b, c kleiner Zellen (Skulpturen nur teilweise eingezeichnet);
d, e Gürtelansichten eben geteilter Zellen; die dünneren inneren Linien sind die Projektionen der schmäleren (konkaven) Zellseite — der Querschnitt der Zellen ist trapezförmig.

scheint — stellt sich eine stärkere Krümmung kleiner Zellen ein · während die konkaveSeiteunverändert bleibt (die beiden Zellenden und die mittlere Anschwellung liegen annähernd auf einer Geraden), sinkt der Krümmungsradins der konvexen Seite und damit auch der Raphe (Fig. 92

deren *Cymbella*-Arten zu gelten

Wie bei den anderen bisher

a-c).

untersuchten Arten bildet jede Mutterzelle zwei Gameten. Die eigentliche Copulation konnte nur in fünf Fällen beobachtet werden; es zeigte sich, daß jede Mutterzelle einen Wander- und einen Ruhegameten bildet (Fig. 93a, b). Die damalige Vermutung, daß dieses Verhalten typisch ist, daß also die Gameten sich anisogam verhalten, kann durch die inzwischen erfolgte Auffindung zahlreicher anderer gleicher Fälle als erwiesen gelten. Dementsprechend wachsen auch die Zygoten parallel zu den Apicalachsen der Mutterzellen heran. Cymbella lanceolata zeigt dabei besonders deutlich die Zwangsform der Zygoten, die sich aus der Art der Copulation und der Einklemmung zwischen den durch Gallerte zusammengehaltenen Schalen ergibt: die Zygoten sind — auch in den jüngsten Stadien — niemals kugelig, sondern \pm cylindrisch (Fig. 93 c)¹). Die fertigen Auxosporen sind so orientiert, daß sie

Fig. 93. Cymbella lanceolata. a Copulationspaar; der untere Gamet der linken Mutterzelle auf dem Weg in die rechte (wahrscheinlich "stecken geblieben"); b der untere Gamet der linken Mutterzelle verschmilzt mit dem unteren Gameten der rechten Mutterzelle; c eben entstandene Zygoten (etwas geschrumpft). — Subl.-Alk., Eisenalaun-Hämat. Nach GEITLEE 1927 a.

die Gürtelseite zeigen, wenn die Mutterzellen in Schalen ansicht zu sehen sind. Dies ist das gleiche Verhalten wie bei *Gomphonema parvulum* u. a. Wie dort entstehen die Schalen eines Paares in der Weise, daß zuerst die voneinander abgekehrten Seiten die Schale bilden

¹) Bei dem kleineren *Gomphonema parvulum* sind sie ellipsoidisch, bei der noch kleineren *Achnanthes lanceolata* kugelig. Vielleicht spielt neben der Festigkeit der Gallerte die mit der sinkenden Größe wachsende Oberflächenspannung eine Rolle.

Über die Anfangsstadien der Copulation schrieb ich damals, daß die Mutterzellen Schwesterzellen sind und daß im Fall von Größenunterschieden "sekundäres Schalenwachstum" (GEMEINHARDT, 1926) erfolge. Diese Annahme ist zweifellos ganz falsch: sekundäres Wachstum fertiger, verkieselter Schalen gibt es nicht (auch CHOLNOKY, HUSTEDT und KARSTEN lehnen meine und GEMEINHARDT'S Angaben ab)¹). In den Fällen, wo die Gametenmutterzellen verschieden groß sind, sind sie nicht Schwesterzellen; Pädagomie erfolgt also nur zwischen gleich großen Mutterzellen (Pädogamie wurde inzwischen von CHOLNOKY auch an *Rhoicosphenia curvata, Anomoeonis sculpta* u. a. nachgewiesen).

Im einzelnen gibt es noch eine Reihe ungelöster Probleme. Die Gameten liegen - wie in allen Fällen - zuerst nebeneinander wie vegetative Tochterzellen. Sekundär erfolgt die Umlagerung, nach welcher die Gameten in Copulationsstellung übereinander angeordnet sind. Die Umlagerung scheint zuerst in der größeren Mutterzelle einzutreten (vgl. Fig. 93 b, c, l. c.). Das gleiche erfolgt vielleicht auch bei Cymbella ventricosa, doch sind die Stadien in beiden Fällen zu wenig zahlreich, um statistisch ausgewertet werden zu können. Wenn tatsächlich die größere Mutterzelle zuerst "fertig" ist, so herrschen hier die umgekehrten Verhältnisse wie bei Cocconeis placentula var. pseudolineata. Es bliebe festzustellen, ob der erste Wandergamet in der größeren Mutterzelle liegt. Unklar und untersuchungsbedürftig bleibt schließlich die Frage des Zusammentretens der beiden Mutterzellen (sofern sie nicht Tochterzellen sind). Da die Copulationspaare einen einzigen Stiel besitzen, setzt sich wohl die eine, frei bewegliche Mutterzelle an der anderen, unbeweglichen fest.

k) Cymbella sumatrensis²).

Das Material verdanke ich Herrn Prof. F. RUTTNER, welcher es in Sumatra sammelte (Probe SK2a; fix. in Sublimatalkohol). Es enthielt praktisch reine Lager, deren Zellen zu fast 100 Proz. Paare

¹) Auch andere meiner Anfängeransichten (l. c.), wie die "Entbehrlichkeit" der Auxosporenbildung für manche Formen sind inzwischen überholt (*Eunotia pectinalis* var. *minor* ist ein Ausnahmefall). Was cytologische Details anlangt, so gab ich vor der Diakinese das Vorkommen von "Mixochromosomen" an (schon damals unter Anführungszeichen). Ich wollte damit ausdrücken, daß die Individualität der Chromosomenpartner nicht sichtbar ist; an eine wirkliche Aufhebung derselben. also an ein völliges Verschmelzen der homologen Chromosomen ist aber nicht zu denken. Dies sei betont, da meine Angabe mißverstanden wurde (z. B. von SHARP-JARETZKY, Einführung in die Cytologie, 1931).

²⁾ Det. Dr. F. HUSTEDT.

gebildet hatten (Fig. 94). Die nähere Untersuchung zeigte, daß ganz bestimmte Stadien vorherrschten, andere sehr spärlich vorhanden waren und manche trotz der Reichhaltigkeit des Materials überhaupt fehlten. Am häufigsten waren vertreten: Paare, deren Kerne ein synaptisches Pachytän¹) zeigten (Fig. 96 a) und ausgewachsene Auxo-



Fig. 94. Cymbella sumatrensis. Übersicht über einen Teil eines Lagers, fast ausschließlich Copulationspaare vor und nach der Auxosporenbildung enthaltend. — Subl.-Alk., Parakarmin. Mikrophoto, ZEISS Apo 20, 0,65, REICHERT-Aufsatzkamera.

sporen ohne Schalen oder mit einer Schale oder beiden Schalen. Selten waren die auf das Pachytän folgenden Stadien; doch konnte die Diakinese und Metaphase der ersten (heterotypischen) Teilung einige Male gesehen werden (Fig. 96 b). Die fertigen Gameten (wie

¹) Entgegen meiner 1927 vertretenen Meinung bin ich nunmehr überzeugt, daß die sog. Synapsis oder Synizese ein Artefakt darstellt (nach Bälak, 1930 ein "vitales Entmischungsartefakt").

bei allen Arten werden in jeder Mutterzelle zwei gebildet) fand ich unter vielen hundert Paaren nur zweimal; der Copulationsvorgang und die jungen Zygoten konnten überhaupt nicht beobachtet werden ¹). Nach der Lage der Auxosporen (Fig. 97 a—c, 98) und in Analogie zu anderen Arten werden wohl Ruhe- und Wandergameten ausgebildet.

Die Mutterzellen sind 25—36 μ lang, selten etwas kürzer (24 μ) oder etwas länger (bis 39 μ), die Auxosporen 50—56 μ lang. Die Rücken-

seite und Raphe kleiner Zellen ist stärker gekrümmt



Fig. 95. Cymbella sumatrensis. Schale einer Auxospore und einer zugehörigen Mutterzelle.



Fig. 96. Cymbella sumatrensis. Copulationspaare. a synaptisches Pachytän der Kerne (rechts bzw. links der Chromatophor mit Pyrenoid); b links: Anaphase (nur ein Chromosomenring gezeichnet, der zweite in Deckung), rechts: Metaphase der heterotypischen Teilung; beide in Polansicht, die Spindel steht senkrecht zur Bildebene. Subl.-Alk., Eisenalaun-Hämat.

als die großer, die Schalenform wird gedrungener (Fig. 95); die Pervalvarachse nimmt wie die Transapicalachse etwas ab. Der Formwechsel der Schalen ist also der gleiche wie bei *Cymbella lanceolata* und anderen *Cymbella*-Arten. Wie bei diesen erfolgt auch Wachstum und Ausgestaltung der Auxosporen: die Auxosporen strecken sich parallel zur Apicalachse der Mutterzellen, die Transapicalachsen sind

¹) Diese Verhältnisse sprechen dafür, daß in diesem Fall der Ablauf der Auxosporenbildung von bestimmten, mit der Tageszeit zusammenhängenden Außenbedingungen beeinflußt wurde. Die Häufigkeit verschiedener Stadien ist zwar auch sonst ihrer verschiedenen Dauer entsprechend verschieden, derartig extrem verschiedene Frequenzen lassen sich daraus aber nicht erklären. Allerdings ist zu beachten, daß das Material erst mehrere Stunden nach der Entnahme konserviert wurde. Bei der großen Empfindlichkeit gewisser Stadien kann auf diese Weise eine "Selektion" stattfinden.

140

aber gekreuzt; liegen also die Mutterzellen in Schalenansicht, so zeigen die Auxosporen die Gürtel. Die ersten Schalen entstehen in einem Paar an den abgekehrten Seiten und sind stärker als die inneren gewölbt. Die Ausgestaltung der Auxosporen erfolgt also sichtlich in gegenseitiger Abhängigkeit (Fig. 98)¹). Polare Kappen (= Reste der Zygotenmembran) sind nicht erkennbar.

Wie bei anderen *Cymbella*-Arten legen sich die Partnerzellen vor der Copulation mit den Bauchseiten aneinander. Wie das Zusammentreten erfolgt, läßt sich aus dem fixierten Material nicht erschließen. Es scheint jedoch, daß sich die Zellen von den Gallertstielen ablösen, da die Paare in den Präparaten keinen Stiel besitzen. Meist sind die Partner ziemlich gleich groß, doch kommen manchmal auch beträchtliche Größenunterschiede vor (z. B. 28 μ und 37 μ). Daß annähernd gleich große Partner am häufigsten auftreten, ergibt sich auch aus der Kurve 17, welche zeigt, daß mittlere Größenklassen vorherrschen.

Die Kerne liegen in den vegetativen Zellen den Bauchseiten an, sind daher in den Paaren einander genähert. Das gleiche ist bei *Cymbella lanceolata* u. a. der Fall. Doch steht diese Tatsache in keiner Beziehung zu der Art des Sich-Aneinanderlegens; dies zeigt *Cymbella ventricosa* (vgl. z. B. CHOLNOKY, 1929, Taf. 8 Fig. 15), deren Kern dem Rücken anliegt; die Partner legen sich aber ebenfalls mit den Bauchseiten aneinander. Die relative Lage der Mutterzellen zueinander ist hier wie auch bei anderen Formen einfach der Ausdruck einer möglichst engen und für die Copulation geeigneten Annäherung.

Von besonderem Interesse sind in den Auxosporen vor sich gehende Veränderungen, die bis vor kurzem (MEXER, 1929) ohne jede Analogie dastanden. Der Verschmelzungskern erfährt eine Teilung, deren Ergebnis ein rekonstruierter und ein degenerierender Kern ist (Fig. 97). Diese Teilung findet am häufigsten in der fertig gestreckten Auxospore vor der Schalenbildung statt; sie erfolgt niemals früher, wohl aber manchmal später, so in Auxosporen, die bereits eine Schale gebildet haben, doch nicht mehr in Auxosporen, die beide Schalen besitzen. Der zugrunde gehende, pyknotische und stark färbbare Tochterkern ist aber manchmal noch auf späteren Stadien zu sehen; in jungen Auxosporen ist er immer nachweisbar. Daraus folgt, daß die Teilung kein zu-

¹) Das gleiche Verhalten zeigen auch andere Arten und Gattungen, die zwei Auxosporen bilden.

fälliger, sondern ein regelmäßig ablaufender Vorgang ist¹). Die Spindel ist im allgemeinen wie bei einer vegetativen Teilung





Fig. 97. Cymbella sumatrensis. Kernteilungen in den Auxosporen vor Ausbildung der Schalen: a—c Seitenansichten (in a die Mutterzellen in Gürtelansicht, daher nur eine Auxospore sichtbar, die zweite in Deckung); d optischer Querschnitt. a Prophase; b links späte Anaphase, rechts nach der Teilung (der rekonstruierte Kern in später Telophase, der andere bereits pyknotisch); von den beiden Chromatophoren wurde der Deutlichkeit halber nur einer gezeichnet; c links rekonstruierter

und pyknotischer Kern, rechts mittlere Telophase der Tochterkerne; d links späte Anaphase in Profilansicht, rechts frühe Telophase in schräger Ansicht (der linke Kern liegt höher als der rechte). Subl.-Alk., Eisenalaun-Häm.; die Protoplasten sind leicht deformiert.

orientiert, steht also in pervalvarer Richtung, allerdings meist etwas schief; Winkel von 45° sind keine Seltenheit (Fig. 97b). Manchmal

¹) Die Mitosen selbst beobachtete ich in rund 90 Fällen!

liegt die Spindelachse auch fast parallel zur Apicalachse der Auxospore. Wie Fig. 97c rechts zeigt, machen beide Tochterkerne zunächst eine Telophase durch; man kann an diesem Zeitpunkt noch nicht entscheiden, welcher Kern zugrunde gehen wird. Während aber der eine Kern schließlich unter starker Rückbildung des Chromatins, abnehmender Färbbarkeit und Bildung des Nucleolus gänzlich rekonstruiert wird, schrumpft der andere zu einer Kugel zusammen, die homogen und intensiv färbbar wird.

Diese Teilung hat mit der Reduktionsteilung zweifellos nichts zu tun (sie erfolgt ja in der Zygote!). Es handelt sich also um eine vegetative "rudimentäre" Kernteilung. Rein spekulativ läßt sich vermuten, daß sie auf eine Zellteilung zurück-

geht. In diesem Zusammenhang ist vielleicht eine Beobachtung CHOLNOKY's verwertbar. Bei *Rhoicosphenia* (CHOLNOKY, 1927) erfolgt nach seiner Angabe (im Gegensatz zu früheren Beobachtungen anderer Autoren) Bildung einer einzigen Zygote durch Copulation je eines Gameten aus



Fig. 98. Cymbella sumatrensis. Auxosporen mit den anhaftenden Mutterschalen in Gürtellage (c genau orientiert, a und b etwas schräg).

zwei Mutterzellen. Die junge Auxospore erfährt noch innerhalb der Copulationsgallerte eine Teilung; die dabei entstandenen Tochterzellen sollen wachstumfähig sein (trotz bereits vorhandener Kieselschalen!). CHOLNOKY nennt daher auch erst die Tochterzellen Auxosporen, die ursprüngliche Zelle aber Auxosporenmutterzelle¹).

¹) Allerdings erscheinen mir die Angaben in mehr als einer Hinsicht zweifelhaft: Die Bilder sind zwanglos durch die Annahme deutbar, daß von vier entstehenden Gameten zwei zugrunde gehen (wie das z. B. in schlecht wachsenden Kulturen von Gomphonema parvulum oft der Fall ist und sich auch im Freiland beispielsweise an Gomphonema olivaceum sehr häufig beobachten läßt). Tatsächlich beschreibt CHOLNOKY zwei degenerierende Plasmamassen, die sich allerdings erst von der jungen Zygote abtrennen sollen (!). Nach meiner Annahme beobachtete CHOLNOKY: einzelne Auxosporen, zwei Auxosporen, zwei Tochterzellen einzelner Auxosporen (Tochterzellbildung in Verbindung mit der Copulationsgallerte kommt auch bei Gomphonema parvulum vor). Jene beiden Zellen, die nach CHOLNOKY an den Polen nur eine halbe Kappe (= $\frac{1}{4}$ der Zygotenmembran)

Die Tatsache der rudimentären Kernteilung bleibt an sich vorläufig rätselhaft. Doch sind Reduktionsvorgänge als Ausdruck eines stark abgeleiteten Verhaltens bei Diatomeen ganz allgemein häufig. Jedenfalls erfolgt keine derartige Teilung bei *Cymbella lanceolata* und *ventricosa* sowie bei allen anderen von mir untersuchten größeren Arten verschiedener Gattungen. Dagegen beobachtete MEYER (1929) bei *Gomphonema geminatum* in den jungen, noch unbeschalten Auxosporen eine Kernteilung, die, wie er schreibt, "unter mehreren Hunderten bzw. Tausenden Auxosporen lediglich viermal gefunden worden" war. Er bildet eine Meta- und eine Anaphase ab; das weitere Schicksal der Auxosporen, also auch das eventuelle Zugrundegehen des einen Tochterkerns, blieb unbekannt. MEYER betrachtet das Verhalten als Anomalie — was für sein Objekt wohl auch zutreffend ist — und



Kurve 17. Cymbella javanica. Variation der Apicalachsenlängen von Copulationspartnern.

faßt den Vorgang in Anlehnung an die oben mitgeteilten Beobachtungen CHOLNOKY's als Rudiment einer Teilung der Zygote in zwei Auxosporen auf. Diese Möglichkeit besteht zweifellos.

Ein Vorgang, der eine gewisse entfernte Ähnlichkeit mit dem Verhalten von *Cymbella* zeigt, ist die inäquale Teilung der Auxosporen von *Cocconeis*. Es wurde zwar nicht beobachtet, daß die untere, raphelose und ge-

wölbte Tochterzelle zugrunde geht, doch ist dies nach ihrem Bau fast selbstverständlich. Es läuft bei *Cocconeis* also eine Teilung ab, deren endgültiges Ergebnis doch nur eine einzige Zelle ist.

Es bliebe schließlich noch eine Deutungsmöglichkeit, nämlich die, daß überhaupt keine Gametenbildung und keine Copulation erfolgt, sondern daß — wie bei manchen Varietäten von Cocconeis sich zwei Mutterzellen aneinanderlegen und eine Pseudoreduktion in zwei Teilungsschritten durchmachen. Es wäre allerdings auffallend, daß die der homöotypischen Teilung entsprechende Kern-

tragen, sind durch Teilung aus einer einzigen Auxospore entstanden; ungleich große Zellen — die Cholnoky als Beweis für das nachträgliche Wachstum anführt — sind aber aus zwei Zygoten (vier Gameten) entstandene Auxosporen (vgl. im übrigen GEITLER, 1928, Anm. S. 90).
teilung erst in der Auxospore (= Azygote), statt vor ihrer Bildung ablaufen sollte. Die zweimal beobachteten Gameten wären dann das Ergebnis eines ausnahmsweisen Verhaltens (auch bei *Cocconeis* u. a. kommen solche Schwankungen vor). Diese Auffassung läßt sich ohne Zählungen der Chromosomen nicht beweisen. Sie erscheint mir als die weit unwahrscheinlichere. Andererseits beobachtete SCHMITZ (1872) bei *Cymbella cistula* in einem sehr reichhaltigen Material trotz eigens darauf gerichteter Untersuchungen keine Gameten und keine Copulation. Es ist allerdings auch in diesem Fall möglich, daß die Gametenbildung zu einem außerhalb der Beobachtung gelegenen Zeitpunkt (z. B. während der Nachtstunden) erfolgte, obwohl SCHMITZ das Vorkommen einer Copulation überhaupt leugnet.

1) Cymbella ventricosa, zwei Varietäten.

Unter den Aufwuchsformen auf den im Lunzer Seebach ausgelegten Objektträgern (vgl. *Cocconeis* und *Achnanthes*) traten häufig zu verschiedenen Jahreszeiten in großen Mengen (Fig. 99) zwei zu *Cymbella ventricosa* gehörige Formen auf. Die genauere Untersuchung zeigte, daß die beiden Varietäten oder Rassen sich trotz großer Ähnlichkeit durch die verschiedene Größenvariation und durch an sich geringfügige, aber konstante Eigenheiten der Schalenzeichnung und des Schalenumrisses gut unterscheiden lassen.

Die Zellen beider Formen (als var. I und var. II bezeichnet) wachsen weder auf Gallertstielen noch in Gallertschläuchen, sondern einzeln und sind meist mit einer Schale dem Substrat (= Objektträger) angeheftet. Die Auxosporenbildung erfolgt bei beiden gewöhnlich nach dem Normaltypus (zwei Gameten in zwei Mutterzellen). Jede Zelle bildet einen Wander- und einen Ruhegameten (Fig. 100f, g), die Zygoten liegen daher innerhalb der Mutterzellen an den Stellen der Ruhegameten (Fig. 100f-h). Das Aneinanderlegen erfolgt mit den Bauchseiten; bei beträchtlichem Größenunterschied sind die Zellen manchmal etwas gegeneinander verschoben (Fig. 100c, 102b). Durch solche Verschiebungen ist auch die Möglichkeit zur Bildung von Dreiergruppen gegeben (Fig. 100d). Die Copulationsgallerte entsteht innerhalb der Schalen; sie nimmt besonders am Rücken bald an Mächtigkeit zu und wird hier zuerst stark färbbar (Fig. 99, am unteren Rand links, Fig. 100a). Später bildet sie wie bei den anderen Arten große, auch die Auxosporen einhüllende Massen. Die Apicalachsen der Auxosporen liegen

Archiv für Protistenkunde. Bd. LXXVIII.

parallel zu den der Mutterzellen (Fig. 100i), die Transapicalachsen gekreuzt.

Die kleinere Form (var. I) zeigt Längenextreme von 7—23 μ , die größere (var. II) von 14—48 μ . Die Längen der Mutterzellen betragen 8—13 μ bzw. 16—20(—23) μ . Die Variationsbreiten überlagern sich also. Daraus kann sich bei wenig eingehender



Fig. 99. Cymbella ventricosa var. I. Übersichtsbild einer Stelle eines im Lunzer Seebach ausgelegten Objektträgers mit zahlreichen Copulationen: im Gesichtsfeld befinden sich 33 Paare vor der Auxosporenbildung in verschiedenen Stellungen zum Beschauer; Subl.-Alk., Safranin-Lichtgr. Mikrophoto, ZEISS Apo 20, 0,65, die stark gefärbte Copulationsgallerte erscheint im Bild undurchsichtig schwarz.

Beobachtung, namentlich wenn Auxosporen fehlen, eine völlige Verkennung der Sachlage ergeben, - ein lehrreiches Beispiel für Diatomeenfloristen. In der üblichen systematischen Fassung der Art (z. B. bei Hu-STEDT, 1930) werden $10-40\,\mu$ als Längen und 12 ¹bis 18 Streifen in 10 μ angegeben. Var. I besitzt 15-19, var. II 12-15 Streifen in 10 µ. Die angegebenen

Längen werden von var. I etwas

unter-, von var. II etwas überschritten. Es fragt sich, ob die Art überhaupt aus den zwei Varietäten zusammengesetzt ist oder ob es außerdem noch andere Formen gibt, darunter etwa eine solche, die sich mit der bisherigen Diagnose deckt. An sich kann die Tatsache, daß auf rein floristischer Grundlage aufgestellte Arten sich bei näherer Untersuchung in kleinere Einheiten auflösen, nicht erstaunen (vgl. auch *Cocconeis*!). Daß var. I und II nicht bloße Standortsmodifikationen darstellen, ergibt sich mit Sicherheit daraus, daß sie häufig durcheinanderwachsen und auch in engster Nachbarschaft auf den gleichen Objektträgern unter strenger Wahrung ihrer Merkmale copulieren und Auxosporen bilden.

Gleich lange, zu verschiedenen Varietäten gehörende Zellen lassen sich daran erkennen, daß die Zellen der var. I relativ schmäler ge-



Fig. 100. Cymbella ventricosa var. I. a—c, e—h Copulationspaare; d Dreiergruppe; i junge Auxosporen; k große Zelle. a Beginn der Gallertbildung, besonders an den Rücken; b Gallerte stärker entwickelt; c seltene Lagerung der Partner; e fertiggestellte Gameten; f rechts eine Zygote, der obere Gamet der rechten Zelle ist degeneriert; g links Zygote, der obere Gamet der linken Zelle verschmilzt mit dem restlichen Gameten der rechten Zelle; h fertiggestellte Zygoten. Subl.-Alk., Eisenalaun-Hämat.; f—i halbschematisch.

baut und feiner und enger gezeichnet sind (vgl. Fig. 100 k und 102 a, b). Der Schalenformwechsel läuft im übrigen bei beiden Typen erwartungsgemäß ab: kleine Zellen sind relativ breiter als

große, ihr Rücken ist stärker gekrümmt (die Raphenäste bilden immer eine Gerade); der durchschnittliche Schalenabstand nimmt ab.

Ein besonderes Verhalten zeigt manchmal var. I: die Auxosporen entstehen aus einzelnen Mutterzellen ohne Fremdcopulation (Fig. 101). Infolge der Seltenheit des Vorkommens und der Schwierigkeit



Fig. 101. Cymbella ventricosa var. I. Auxosporenbildung aus einer einzigen Mutterzelle (wahrscheinlich parthenogenetisch): fertiggestellte Auxosporen in der Gallerte mit den anhaftenden Schalen der Mutterzelle. Umrißzeichnung.

der cytologischen Untersuchung läßt es sich aber nicht entscheiden, ob es sich hierbei wie bei *Cocconeis placentula* um Parthenogenese oder wie bei *Amphora Normanni* (GEITLER, 1928) um Autogamie handelt. Die Mutterzellen wie auch die Auxosporen stimmen im Aussehen und der Größe vollkommen mit der normal copulie-10* renden Form überein. Es ist danach nicht wahrscheinlich, daß eine eigene "Rasse" vorliegt. Die Mutterzellen liegen teils isoliert, teils



Fig. 102. Cymbella ventricosa var. II. a-c Copulationspaare (in c die fertiggestellten Gameten, etwas geschrumpft); d, e Auxosporen; f mittelgroße Zelle.



Fig. 103. Cymbella ventricosa aus der Donau bei Wien. te a Gameten; b Copulation; c Zygoten. Nach dem Leben. La

in Gruppen zu 2—5 beisammen. Im ganzen wurden nur ungefähr 40 Fälle beobachtet; sie verteilten sich auf zwei zu verschiedenen Zeiten im Seebach ausgelegte Objektträger.

Anhang.

Im November 1929 fand ich eine kleine Form von Cymbella ventricosa in der Donau bei Wien ("Nußdorfer Spitz"). Sie verhält sich genau wie die eben geschilderten Formen. Fig. 103 gibt den Verlauf der Copulation und Zygotenbildung wieder. Die Zygoten zeigen die für die Copulation zwischen Wandernnd Ruhegameten charakteristische Lage (c).

m) Gomphonema olivaceum aus dem Traunsee.

Die im folgenden als Gomphonema olivaceum bezeichnete Form ist eine sehr häufige litorale Diatomee des Traunsees (Oberösterreich) und kommt namentlich im Bereich von Ortschaften in großen Mengen vor, wo sie die Nähe von Abwässereinflüssen zu bevorzugen scheint. Ich fand sie im Juli 1927 auf Cladophora beim Dampfschiff-Landungsplatz in Gmunden und Ebensee. Das Material enthielt reichlich Auxosporen und wurde wiederholt unmittelbar nach dem Einsammeln untersucht. Trotzdem ließ sich die Copulation nicht im einzelnen verfolgen, da die Gameten nach Auflegen des Deckglases die Bewegung einstellen und bald zugrunde gehen.

Die Form stimmt nicht genau mit der Diagnose HUSTEDT'S (1930) überein. Die Streifung ist enger und zarter (13-16 transapicale Streifen in 10 μ , statt 10-14), die Dimensionen sind etwas größer: die Apicalachsenlängen der Gametenmutterzellen betragen 20-33 μ , die der Auxosporen 55-60 μ (Fig. 104)¹).

Gomphonema olivaceum wurde bereits von CHOLNOKY (1929) untersucht. Es folgt bei der Auxosporenbildung dem Normaltypus: zwei



Fig. 104. Gomphonema olivaceum aus dem Traunsee. Schalenansichten: a, g Zellen von Copulationsgröße; b-d Auxosporen (b und c zu a gehörig); e große; f mittelgroße Zelle.

Mutterzellen bilden je zwei Gameten, durch die Copulation entstehen zwei Auxosporen. Hetero- und homöotypische Teilung laufen in gewohnter Weise ab (das synaptische Pachytän dauert besonders lange). In bezug auf cytologische Details ist die Art weit ungünstiger als *Cymbella lanceolata*.

Die Copulation wird durch das Aneinanderlegen zweier (seltener dreier) Zellen eingeleitet. Im Gegensatz zu CHOLNOKY, der Pädogamie nachwies, konnte ich unter vielen hundert Fällen niemals Gametenbildung in Schwesterzellen beobachten. Daß die Gametenmutter-

¹) Für var. calcarea werden Längen bis 70 μ angegeben. Diese Var. ist außerdem durch in der Mitte aufgetriebene und schlankere Schalen charakterisiert. Sie ist mit der Traunsee-Form sicher nicht identisch (s. Anm. 1, S. 152).

zellen nicht Schwesterzellen sind, folgt nicht nur aus ihrer verschiedenen Größe, sondern auch daraus, daß eine der Partnerzellen auf ihrem "angestammten" Gallertstiel sitzt, während die andere, hinzugetretene einen eigenen kleinen Stiel bildet (Fig. 107, 108). Es erfolgt also ganz deutlich Aufsuchen einer passiven, festsitzenden durch eine aktive, bewegliche Mutterzelle. Beide Zellen bilden reichlich Gallerte, die zu einer zusammenhängenden Hülle zusammenfließt; oft sind die Anteile der einzelnen Zellen noch lange kenntlich (Fig. 107 b, c). Innerhalb dieser anscheinend ziemlich weichen



Fig. 105. Gomphonema olivaceum aus dem Traunsee. Gürtelansichten: a Enkelzelle einer Auxospore; b-d große Zellen; e mittelgroße Zelle; f Zelle von Copulationsgröße (d-f nach der Teilung).

Gallerte wird eine stärker lichtbrechende und festere Hülle gebildet (Fig. 107 d, 108 a; vgl. auch CHOLNOKY). An der äußeren Gallerte haften Kalkteilchen ¹).

Die Größenunterschiede der Partner sind in keiner Hinsicht für das Aufsuchen und die späteren Vorgänge von Bedeutung. Bald verhält sich die kleinere (Fig. 107 a), bald die größere (Fig. 108 a) Mutterzelle aktiv; manchmal beginnt die Copulation in der kleineren (Fig. 107 c rechts), manchmal in der größeren (Fig. 108 a) Zelle.

150

¹) Die Auxosporenbildung erfolgt ausschließlich in den inneren Lagerteilen, wo reichlich kohlensaurer Kalk gefällt wird. Es ist wohl anzunehmen, daß Milieuunterschiede auf kleinstem Raum eine Rolle spielen und Copulation und Auxosporenbildung von Außenbedingungen beeinflußt werden.

Dagegen ist die Art des Aneinanderlegens ganz gesetzmäßig und erfolgt ausnahmlos derart, daß die Apicalachsen parallel und die Basal- bzw. Apicalenden nebeneinander in gleicher Höhe liegen. Die Verschmelzung tritt dann zwischen nebeneinanderliegenden Gameten ein, also nicht kreuzweise wie bei *Gomphonema parvulum* (das außerdem inverse Lagerung der Mutterzellen zeigt).

Jede Mutterzelle bildet einen Wander- und einen Ruhegameten (Fig. 107c, e, 108a, b). Dementsprechend liegen die Zygoten innerhalb der Schalen der Mutterzellen, infolge der

Lage von Wander- und Ruhegamet meist gegeneinander verschoben, seltener in gleicher Höhe wie auf Fig. 107 d. Die Auxosporen strekken sich parallel zu den Apicalachsen der Mutterzellen, die Transapicalachsen stehen gekreuzt. Nebeneinanderliegende Auxosporen zeigen daher die Gürtelansicht. Die Beschalung erfolgt in gleicher Weise wie bei Gomphonema parvulum, Cymbella u. a.: zuerst entstehen die außen, dann



Fig. 106. Gomphonema olivaceum aus dem Traunsee. Gürtelansichten: a Auxospore; b Auxospore vor der Teilung; c geteilte Auxospore.

die innen liegenden Schalen (Fig. 98). Die äußeren Schalen sind stärker gewölbt und besitzen kein Gürtelband. Die fertiggestellten Auxosporen zeigen daher ein sehr charakteristisches Aussehen (Fig. 106). Polare Membrankappen (= die Reste der Zygotenwand) sind in meinem Material im Gegensatz zu CHOLNOKY'S Angaben für seine Form nicht vorhanden ¹).

Für die Schalenansicht der Auxosporen ist eine mittlere transapicale Auftreibung bezeichnend (Fig. $104 \text{ b}-d)^2$). Im Laufe der Teilungen wird sie jedoch bald ausgeglichen (Fig. 104 e), so daß

¹) Die Ausbildung schwankt wohl infolge des verschiedenen Grades der Verschleimung.

²) Das gleiche ist bei Gomphonema parvulum, Achnanthes lanceolata u. a. der Fall.



Fig. 107. Gomphonema olivaceum aus dem Traunsee. Copulationspaare; nach dem Leben ohne Zeichenapparat gezeichnet, die Schalenumrisse daher nicht genau wiedergegeben: a Gallertstiel mit Tintenstift gefärbt; b fertiggestellte Gameten; c Dreiergruppe: der untere Gamet der rechten Zelle ist nach links gewandert und mit dem unteren Gameten der mittleren Zelle verschmolzen; der untere Gamet der linken Zelle ist während der Wanderung zum oberen Gameten der mittleren Zelle abgestorben; d junge Zygoten; e eine heranwachsende Auxospore, der zweite Wanderund Ruhegamet zugrunde gegangen. Auf der Oberfläche der Gallerte Kalkkörnchen. (Schwächer als die vorhergehenden Figg. vergrößert.)



Fig. 108. Wie Fig. 107. a erster Wandergamet unmittelbar vor, b unmittelbar nach der Verschmelzung mit dem ersten Ruhegameten.

kleinere Zellen immer die für die Art typische 'abgerundet keulige Gestalt zeigen ¹). Im übrigen erfolgt wieder in bekannter Weise eine ungleiche Verkürzung der Apical- und Transapicalachse, wodurch die kleineren Zellen gedrungener werden (Fig. 104). Die Zahl der an der Bildung der Zentralarea beteiligten verkürzten Querstreifen nimmt von ca. sieben auf ca. drei ab.

¹) Deshalb kann die Form nicht als var. *calcarea* betrachtet werden. Bei dieser besitzen auch kleinere, wie HUSTEDT'S Fig. 721 zeigt z. B. 40 μ lange Zellen die Auftreibung; sie sind außerdem viel schlanker (nicht nur relativ, sondern auch absolut). Ohne Berücksichtigung der gesetzmäßigen Größenveränderungen wäre es allerdings naheliegend, meine Form falsch als var. *calcarea* zu bestimmen.

Der durchschnittliche Schalenabstand (= Länge der Pervalvarachse) ist wie bei Gomphonema parvulum konstant. Es läßt sich infolge der beträchtlichen Größe leicht feststellen, daß die Breite der Schalenmäntel und Gürtel gleich bleibt (Fig. 105). Nur die Auxosporen zeigen im Zusammenhang mit der starken Schalenkrümmung Abweichungen (Fig. 106). Größere Zellen sehen allerdings in Gürtelansicht meist schmäler als kleinere aus; dies kommt wohl daher, daß ihre Teilungsfrequenz höher ist.

Bemerkenswert ist der Bau des Pyrenoids. Die Zellen führen einen wandständigen Chromatophor, der einem Gürtel anliegt, dessen Lappen aber auch auf die Schalen übergreifen (Fig. 109). Im

Mittelstück liegt ein Pyrenoid. Im Gegensatz zu Gomphonema parvulum, wo es aus mehreren Teilen zusammengesetzt ist (ähnlich scheint sich nach MEYER, 1929 Gomphonema geminatum zu verhalten), besteht es, wie die Profilansicht deutlich erkennen läßt, aus zwei sehr flachen aneinander gepreßten Scheiben (Fig. 109b). Im Flächenbild (Fig. 109a) macht es einen kristalloidartigen Eindruck; am häufigsten sind zu Rhomboedern oder Trapezen verzogene quadratische Gestalten. Die größte Ähnlichkeit zeigen die Pyrenoide von Cocconeis (vgl. auch Gomphonema olivaceum aus der Umgebung von Wien).



Fig. 109. Gomphonema olivaceum aus dem Traunsee. Gürtelund Schalenansicht mit Chromatophor und Pyrenoid. Subl.-Alk., Safr.-Lichtgr.

n) Gomphonema olivaceum aus Bächen in der Umgebung von Wien.

In fließenden Gewässern der Wiener Umgebung (Liesingbach, Halterbach, Wienfluß, Donaukanal) kommt namentlich während der Wintermonate massenweise eine Form vor, die sich von den Traunsee-Exemplaren durch die gröbere Streifung (\pm 10 Streifen in 10 μ), durch die geringere Größe (copulierende Zellen 20-25 μ , Auxosporen 45-50 μ lang) und durch eine nur schwache transapicale Auftreibung der Auxosporenschalen unterscheidet (Fig. 110). Im übrigen herrscht in allen wesentlichen Punkten völlige Übereinstimmung. Auch das Pyrenoid besitzt den gleichen eigentümlichen Bau (Fig. 110 e-g). Die Copulation kann nur in an Ort und Stelle fixierten Präparaten studiert werden (die Entnahme der Proben aus dem fließenden Wasser hat schon nach kurzer Zeit das Absterben der Gameten zur Folge). Sie spielt sich zwischen Wander- und Ruhegameten ab (Fig. 110b). Die Zygoten liegen daher aus-



Fig. 110. Gomphonema olivaceum aus der Umgebung Wiens (Halterbach). a Zelle von Copulationsgröße; b Copulation (Subl.-Alk., etwas geschrumpft, Gallerte nicht gezeichnet); c Auxospore in Schalenansicht; d in Gürtelansicht; e große Zelle (Pyrenoid); f mittelgroße Zelle (Chromatophor und Pyrenoid); g kleine Zelle in Gürtelansicht (Chromatophor und Pyrenoid); f und g fixiert mit FLEMMING-BENDA, gef. mit Safranin-Lichtgrün; h, i Gürtelansicht einer kleinen und großen Zelle.

nahmslos innerhalb der Schalen der Mutterzellen an der Stelle der Ruhegameten. Heranwachsen und Ausgestaltung der Auxosporen erfolgt in der gleichen Weise wie bei der Traunseeform.

o) Amphora ovalis var. pediculus.

Auch diese Form gehört zu den häufigen Besiedlern der im Lunzer Seebach ausgelegten Objektträger und bildet zu allen Jahreszeiten Auxosporen. Den Formwechsel der Schalen illustriert Fig. 111. Am stärksten sinkt die Länge der Apicalachse, weniger stark nehmen die beiden anderen Achsen ab ¹). Die Längenwerte der Apicalachsen betragen für Gametenmutterzellen $8-13 \mu$, für Auxosporen $24-30 \mu$.

Die Auxosporen entstehen wie bei allen untersuchten Arten (abgesehen von der wahrscheinlich autogamen Amphora Normani) zu zweien aus zwei Mutterzellen, deren jede zwei Gameten bildet (KARsten 1899). Da die Auxosporen gekreuzt zu den Mutterzellen liegen, war zu vermuten, daß sich die Gameten isogam verhalten. Dies ist tatsächlich der Fall. Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Formen mit zwei Gameten verhalten sich die Gameten von Amphora ovalis var. pediculus nicht als Wander- und Ruhegameten, sondern vereinigen sich "auf halbem Wege" zwischen den Mutterzellen. Es herrscht hierin völlige Übereinstimmung mit Rhopalodia (KLEBAHN, 1896) und Epithemia.

Die Partnerzellen legen sich wie bei Cumbella mit den Bauchseiten aneinander: die fertiggestellten Gameten zeigen die übliche Anordnung (Fig. 112 a-c). Die Verschmelzung tritt zwischen zwei neben-



Fig. 111. Amphora ovalis var. pediculus. Schalen: a, b Zellen von Copulationsgröße (Schalen- und Gürtelansicht); c—e Auxosporen in Schalen- und Gürtelansicht (e).

einander liegenden Gameten ein, vermutlich durch Vorstülpung von Plasmafortsätzen, wie dies KLEBAHN für *Rhopalodia* angibt. Infolge der geringen Größe lassen sich diese Vorgänge bei meiner Form im einzelnen nicht verfolgen. Jedenfalls zeigt die Lage der fertigen Zygote (Fig. 112 d, e), daß beide Gameten sich gleich aktiv verhalten. Die Zygote läßt unmittelbar nach der Verschmelzung keine Membran erkennen (Fig. 112 e rechts), bildet aber bald eine dünne, feste und stark färbbare Hülle aus (Fig. 112 e links). Trotz der Reichlichkeit der Stadien konnte niemals eine abgekugelte Zygote beobachtet werden. Da gerade dieses Stadium in Analogie mit anderen Fällen nicht als besonders kurz dauernd angenommen werden kann, muß man schließen, daß es

¹) Ebenso erfolgt bei *Amphora Normani* (GEITLER, 1928) die Zellverkleinerung unter Verkürzung aller drei Achsen.

tatsächlich fehlt, daß also die zusammengeflossenen Gameten ohne weitere Kontraktion das Streckungswachstum aufnehmen (das gleiche ist nach KLEBAHN bei *Rhopalodia* der Fall). Dafür spricht auch, daß die Chromatophoren an den Stellen, die sie in den Gameten eingenommen haben, liegen bleiben (Fig. 112 d, g). Das auf Fig. 112 g abgebildete Stadium ist jedenfalls nicht als Abkugelung aufzufassen, sondern stellt den Beginn des Auxosporenwachstums dar: das Wachstum erfolgt zuerst in der Breite, dann erst in der Länge (Fig. 112 h); vor der endgültigen Ausgestaltung werden die Auxosporen s chmäler (Fig. 112 k).



Fig. 112. Amphora ovalis var. pediculus. Auxosporenbildung. a—c Gameten vor der Kopulation (in c sind auch die pyknotischen degenerierenden Kerne sichtbar); d, e Copulation (in e links hat die Zygote bereits ihre feste Membran ausgebildet); f, g ältere Zygoten mit stark färbbaren Schleimkappen; heranwachsende Auxospore (die zweite in Deckung); i Polansicht eines Auxosporenpaars; k Auxosporen mit quergestreiftem Perizonium und polaren Schleimkappen. Subl.-Alk., Hämalaun-Eosin.

An den Polen der behäuteten Zygoten fallen mit Safranin und Hämalaun stark färbbare Kappen auf, die jedoch von den bei Gomphonema parvulum, Achnanthes lanceolata u. a. bekannten Bildungen durch ihre schleimige Beschaffenheit abweichen. Es handelt sich nicht um distinkte, deutlich häutige Gebilde, sondern um verschwommen begrenzte Gallertmassen (Fig. 112 f, g). Sie dehnen sich beim späteren Wachstum und bleiben lange Zeit erhalten (Fig. 112 h, k). Diese Kappen können nicht als die Reste der Zygotenmembran angesehen werden, zumal die Zygoten gar nicht kugelig sind, wie es der Form der Kappen entsprechen würde. Es handelt sich vielmehr um eigene Bildungen, die vielleicht die Ausfüllung jenes Raumes darstellen, der durch das Aufeinander-Zuwandern der Gameten frei wird¹). Für derartige Fälle, aber nur für diese, besteht der Zweifel KARSTEN'S (1928) an CHOLNOKY'S Deutung der Kappen als Zygotenmembran zu Recht.

Außer der Ausbildung der Gallertkappen zeigt Amphora ovalis var. pediculus noch zwei andere Eigentümlichkeiten, die sich bei den bisher besprochenen Formen nicht finden: das scheinbare Fehlen oder Zurücktreten einer eigentlichen Copulationsgallerte und die "wellblechartige" Ausbildung des Perizonium. Daß Gallerte überhaupt vorhanden ist, folgt daraus, daß die Mutterschalen aneinander und an den Auxosporen haften; die Gallerte ist jedoch weder un-

mittelbar optisch auffallend noch mit irgendeinem der in anderen Fällen wirksamen Farbstoffen darstellbar²). Mit Schleimfarbstoffen färben sich nur die polaren Gallertkappen und die Wände der Zygoten bzw. das Perizonium; die Gameten und jungen Zygoten sind in den Präparaten ausschließlich durch Plasma- und Kernfärbung kenntlich. Es ist anzunehmen, daß die Gallerte sehr dünnflüssig ist — dafür spricht auch die leichte Verschiebbarkeit der abgeworfenen Mutterschalen - und daß sie nicht aus Pektinen besteht. --- Das Perizonium zeigt manchmal die von KARSTEN (1899) beschriebene Querringelung (Fig. 112 k). Die Struktur ist meist sehr schwer sichtbar und tritt selbst an aus-



Fig. 113. Amphora ovalis var. pediculus. Auxosporenpaar mit anhaftenden Mutterschalen, links nach der Bildung der ersten Schale; Synkaryon mit zwei Nukleolen. Subl.-Alk., Eisenalaun-Hämat.

gewachsenen Auxosporen oft nicht in Erscheinung (Fig. 113). Worauf die Struktur im einzelnen beruht, ist infolge der geringen Größe nicht entscheidbar (vgl. *Epithemia*).

KARSTEN deutet den "wellblechartigen" Membranbau in mechanischem Sinn. CHOLNOKY erhebt dagegen mit Recht Zweifel und meint, daß es sich eher um eine mit den Wachstumsvorgängen in Zusammenhang stehende Ausgestaltung handelt: die Membran würde zu groß für das gleichzeitige Stadium angelegt werden und

¹) In den beigegebenen Bildern kommt dies kaum zum Ausdruck.

²) Auch nicht bei starker Überfärbung. Der graue Grundton, welchen Fig. 112 zeigt, entspricht nicht einer sichtbaren Gallerte, sondern hat reproduktionstechnische Gründe.

sich erst beim weiteren Wachstum "entfalten" und glätten. Es scheint, daß in Wirklichkeit das Bild quergeringelter Perizonien auf sehr verschiedene Weise zustande kommen kann (vgl. *Nitzschia* fonticola und Epithemia zebra!).

Der äußerlich auffallendste Unterschied gegenüber den früher besprochenen Formen (mit Ausnahme der gewisse Annäherungen zeigenden Achnanthes lanceolata) ist die zu den Mutterzellen gekreuzte Lage der Auxosporen. Sie ist der sichtbare Ausdruck der isogamen Copulation, wodurch sich Amphora in biologischer Hinsicht bemerkenswert von den Formen unterscheidet, die Wander- und Ruhegameten ausbilden.

p) Epithemia zebra var. saxonica ¹).

Die Form fand sich in lebhafter Auxosporenbildung in einer von RUTTNER auf Sumatra gesammelten Probe (R 1 c). Obwohl das Material



Fig. 114. Epithemia zebra var. saxonica. Gürtelansichten großer und kleiner, eben geteilter Zellen.

in Formalin konserviert wurde, also einer eingehenden cytologischen Untersuchung nicht zugänglich ist, erscheint eine Mitteilung doch von Interesse, da es sich um eine zwei Gameten bildende isogame Form handelt, die durch ihre beträchtliche Größe (Länge bis 120μ) wesentlich günstiger als Amphora ovalis var. pediculus ist.

Der Schalenformwechsel bietet nichts neues: die Länge der Apicalachse nimmt am stärksten ab, die Längen der Transapicalund Pervalvarachse sinken entsprechend weniger. Die Verschmälerung des Schalenmantels und Gürtels läßt sich leicht beobachten (Fig. 114). Auffallend ist, daß mitunter kürzere Schalen absolut breiter als längere sind (Fig. 1161). Vielleicht beruht dies auf ähnlichen Vorgängen wie bei *Eunotia formica*, also auf einer Verlängerung der Apicalachse; vielleicht aber gehen die breiteren Schalen auf

Auxosporen mit von Anfang an breiteren Schalen zurück. Eine Ent scheidung ist ohne Kultur nicht möglich. Erwähnenswert ist das Verhalten der Raphe: der Teil, wo die beiden Raphenäste zusammenstoßen, bleibt während der Zellverkleinerung nahezu unverändert;

¹⁾ Nach Bestimmung HUSTEDT's.

die allgemeine Verkleinerung erfolgt auf Kosten der geraden Endstücke.

Die Untersuchung der Auxosporenbildung erfolgte teils an in Formol liegendem Material ohne weitere Behandlung, teils wurde zur Sichtbarmachung der Copulationsgallerte mit Mucikarmin gefärbt; ein Teil des Materials wurde mit Parakarmin behandelt und in Kanadabalsam eingebettet. Außerdem wurden zum Studium der Verkieselung des Perizoniums Glühpräparate verfertigt, die zwecks vollständiger Entfernung aller organischen Reste mit Überschlorsäure behandelt wurden; die Einbettung erfolgte in Styrax.

Der allgemeine Ablauf stimmt mit den Angaben THWAITES', W. SMITHS und LÜDER'S sowie mit der Schilderung KLEBAHNS für *Rhopalodia* überein: zwei Mutterzellen legen sich aneinander, jede Zelle bildet zwei Gameten, die wechselseitig copulieren und zwei Auxosporen liefern, welche sich in Richtung der Copulation und senkrecht zur Apicalachse der Mutterzellen strecken.

Die Längen der Apicalachsen der Mutterzellen schwanken meist zwischen 30 und 40 μ ; seltener copulieren auch kleinere Zellen (Fig. 116 i). Die Partner weisen in der Regel beträchtliche Größenunterschiede auf. Das Aneinanderlegen erfolgt ausnahmslos mit den Ventralseiten (die Mittelpunkte liegen in gleicher Höhe, Fig. 115 a, 116 a), wobei als Befestigungsmittel eine zarte Gallerte dient, die sich besonders an den Polen zu mehr oder weniger mächtigen Schleimkappen entwickelt (Fig. 115 a). Diese Gallerte ist — wenigstens in Formolmaterial — nicht färbbar und läßt sich nur durch Tusche sichtbar machen. Dagegen färbt sich sehr intensiv eine andere Gallerte, die zu Beginn der Gametenbildung innerhalb der Schalen ausgeschieden wird (Fig. 115). Die Vorgänge sind -- wie auch sonst -mit einer Kontraktion des Protoplasten verbunden, die bei *Epithemia* besonders weit geht: während die Schalen auseinandergleiten, bis sich die Ränder der Gürtelbänder eben noch berühren (Fig. 116 b), zieht sich der Protoplast zusammen und scheidet relativ stark lichtbrechende Gallerte aus. Die Kontraktion erfolgt in apicaler und transapicaler, nicht aber in pervalvarer Richtung (Fig. 115 a, 116 a, b)¹).

Vor Ablauf der Reduktionsteilung liegt so in jeder Mutterzelle ein flacher Plasmakörper, der von der Kante gesehen (Fig. 116 a) nahezu undurchsichtig erscheint, dagegen in der Flächenansicht um so deutlicher den Kern und von Schrumpfungshöfen umgebene Pyrenoide

¹) Die Kontraktion ist keine artifizielle Schrumpfung.



Fig. 115. Epithemia zebra var. saxonica. Halbschematische Darstellung des Verhaltens der Gallerte bei der Auxosporenbildung; Zellinhalt nicht eingezeichnet. a Copulationspaar unmittelbar vor der Gametenbildung: die Protoplasten kontrahiert, der Raum zwischen ihnen und den Schalen von stark färbbarer Gallerte erfüllt außerdem polare Gallertkappen; b-d Paare nach der Copulation: die Schalen werden durch die heranwachsenden Auxosporen auseinander getrieben; e, f spätere Stadien; g Auxosporen, welche die erste Schale ausgebildet haben (nur in der im Bild oberen Zelle gezeichnet). Formol, Mucikarmin (in a die sich nicht färbenden, nur durch Tusche sichtbar zu machenden Gallertkappen dazugezeichnet); die Schalenzeichnung ist nur teilweise wiedergegeben.

erkennen läßt (Fig. 116 b)¹). Cytologische Details sind kaum erkennbar; immerhin läßt sich häufig ein wohl als Diakinese aufzufassendes Stadium beobachten (Fig. 116 b). Die Chromosomenzahl scheint sehr niedrig zu sein (n = 4 wie bei *Rhopalodia*?). Die erste Spindel (der heterotypischen Teilung) liegt wie bei einer vegetativen Teilung in pervalvarer Richtung, die Teilprodukte liegen dementsprechend wie die Tochterzellen einer gewöhnlichen Teilung nebeneinander. Es folgt hierauf der zweite Teilungsschritt der Kerne (Fig. 116 c), dessen Ergebnis je ein Gametenkern und ein degenerierender Kern ist (Fig. 116 d, e). Die erste Kernteilung ist somit bei *Epithemia* mit einer Zellteilung verbunden, die zweite Kernteilung spielt sich bereits im Gametenplasma ab²).

Nach vollzogener Reduktionsteilung lagern sich die beiden Protoplasten (= Gameten) um, jedoch nicht so weitgehend wie bei Amphora, Cymbella, Gomphonema und anderen, wo sie sich um 90° drehen, sondern bleiben auf halbem Wege stecken (Fig. 116d, e). Es sind dabei zwei Fälle möglich: entweder erfolgt die Umlagerung derart, daß die Gameten der Partnerzellen gegeneinander kreuzweise verschoben sind (Fig. 116 d, e), oder die Drehung erfolgt gleichsinnig, so daß sich je zwei Gameten der Partner decken (dieser schwer darstellbare Fall ist in der Figur nicht abgebildet). Das erste Verhalten ist weit häufiger; die Auszählung von 100 Paaren dieses Stadiums ergab das Verhältnis von 78:22 oder annäherud 4:1. Die Umlagerung erfolgt also nicht rein zufällig (im Verhältnis 1:1), sondern in gegenseitiger Abhängigkeit der Partner untereinander. Diese Feststellung ist von Bedeutung für das Verhalten der Formen, welche Wander- und Ruhegameten bilden: die Deutung der Beweglichkeit als Geschlechtsmerkmal hat die Annahme einer "einverständlichen" Lagerung in einem Paar zur Voraussetzung (vgl. das bei Gomphonema parvulum Gesagte und den Allgemeinen Teil).

Die ersten Stadien der Copulation sind in dem Material nicht enthalten (wohl deshalb, weil es erst einige Stunden nach der Entnahme konserviert wurde). Es ist aber sicher, daß vor der Copulation keine vollkommene Gametenumlagerung wie in anderen Fällen eintritt: 1. ist die auf Fig. 116 d, e abgebildete Situation zu

¹) Der Chromatophor läßt sich (infolge der mangelhaften Fixierung) nicht distinkt färben. Die graue Fläche der Fig. 116 stellt somit den ganzen Protoplasten dar. Nur in den fertiggestellten Auxosporen treten die Chromatophoren als solche in Erscheinung (Fig. 116 n).

²) Bei *Rhopalodia* erfolgen nach KLEBAHN die beiden Teilungen in dem noch ungeteilten Protoplasten.

Archiv für Protistenkunde. Bd. LXXVIII.



Fig. 116. Epithemia zebra var. saxonica. a Copulationspaar in Seitenansicht: Kontraktion des Inhalts vor der Gametenbildung (die helleren Stellen sind randständige Chromatophorenlappen); b Zelle eines Paares in Gürtelansicht ungefähr im gleichen Stadium wie a, der Kern befindet sich wahrscheinlich in Diakinese; c wie b, aber späteres Stadium nach der ersten Teilung, die beiden Kerne in Meta- oder Anaphase der homöotypischen Teilung; d, e wie b und c, noch später: die Gameten umgelagert und copulationsbereit (es wurden die vier Gameten beider Zellen die sich in verschiedenen Höhen befinden — dargestellt, in e wurde die zweite in (Fortsetzung der Erklärung am Fuß S. 163.)

häufig, um als bloßes Durchgangsstadium aufgefaßt werden zu können; 2. liegen nach eben vollzogener Copulation Lappen der Protoplasten an Stellen, wie sie der früher geschilderten Lage der Gameten entsprechen (Fig. 115, 116 d—f); 3. kann man beobachten, daß bereits die unverlagerten Gameten dort, wo sie in der Bildprojektion übereinanderfallen, sich gegeneinander vorwölben.

Der weitere Verlauf nach vollzogener Copulation scheint zu zeigen, daß wie bei *Rhopalodia gibba* Isog amie vorliegt (vgl. Fig. 116)¹). Auch in den Fällen verschiedener Größen der Partner liegt der Verschmelzungskern genau in der Mitte zwischen den beiden Mutterschalen (Fig. 116 i).

Die heranwachsenden Auxosporen treiben unter reichlicher Gallertproduktion die Schalen allmählich auseinander. Zwischen den Auxosporen bleibt jedoch eine Lücke (Fig. 116 b-d, g-m); es bildet also gewissermaßen jedes Gametenpaar einen eigenen Copulationsschlauch bzw. -kanal (genau das gleiche ist bei *Rhopalodia* der Fall). Später wachsen die Auxosporen über die Schalen hinaus, wobei die Gallerte weiter an Mächtigkeit zunimmt (Fig. 115 e, f, 116 l, m). Schließlich ergibt sich das bekannte charakteristische Bild der zueinander parallelen, zu den in bestimmtem Abstand zurückgelassenen Schalen gekreuzten fertigen Auxosporen (Fig. 115 g).

Eigentümlich ist die Art des Wachstums und der Membranbildung der Auxosporen. Die jüngsten Stadien lassen allerdings infolge der ungünstigen optischen Verhältnisse im Innern der Mutterschalen wenig erkennen (Fig. 115 b, c, 116 g). Es scheint, daß noch keine feste Membran ausgebildet ist, sondern daß zunächst die früher gebildete Gallerte allein als Hülle dient. Auffallend sind oft sehr zarte Lamellen (Fig. 116 f, g), die nach ihrer relativ starken Lichtbrechung verkieselt zu sein scheinen; doch sind sie in Glühpräparaten nicht auffindbar. Später (Fig. 116 i und folgende) wird eine eigene Hülle der Auxosporen deutlich, die anfangs schwach licht-

Deckung liegende Zelle fortgelassen); f wie b--c, nach der Copulation: frühes Stadium, die den Gürtelseiten der Mutterzellen anliegenden Gametenteile sind noch nicht völlig eingezogen; g--m spätere Stadien in Seitenansicht; n ausgewachsene Auxosporen, welche eben die ersten Schalen ausbilden. --- Von der Schalenzeichnung sind nur die Querrippen wiedergegeben; in g--m sind die Protoplasten stark geschrumpft; im Zellinhalt sind sichtbar: die von einem Schrumpfungshof umgebenen Pyrenoide, die fast homogen fixierten und mehr oder weniger deformierten Kerne, in d, e und g unten außerdem die degenerierenden, stark färbbaren Kerne. Formol, Parakarmin, Kanadabalsam.

¹⁾ Der strenge Beweis ließe sich nur durch Lebendbeobachtung erbringen.

brechend und nicht strukturiert ist, bald aber das typische Aussehen verkieselter Membranen annimmt und auch eine feine Struktur erkennen läßt; im optischen Schnitt wechseln ziemlich regelmäßig stärker und schwächer lichtbrechende Stellen miteinander ab, im Flächenbild zeigt sich eine schwer wahrnehmbare weite Querstreifung (Fig. 116 i---m). Das allgemeine Aussehen gleicht dem von KLEBAHN an *Rhopalodia* und KARSTEN an verschiedenen anderen Formen geschilderten "quergeringelten" oder "wellblechartigen" Perizonien. In



Fig. 117. Epithemia zebra var. saxonica. Perizonien zweier Auxosporen mit den anhaftenden Mutterschalen (außerdem eine zufällig dabeiliegende, nicht zur Copulationsgruppe gehörige Zelle). Man sieht den Gitterbau (im Bild dunkel die Zwischenräume, hell die Maschen), die massiv verkieselten Enden und die feine Querstreifung (links). Mit Überchlorsäure behandeltes Glühpräparat; Mikrophoto, REICHERT, Obj. 7 a, Planoc. 2, ca. 490 X. Phot-RUTINER.

Wirklichkeit handelt es sich nicht um eine Querringelung allein, sondern ein Gitter: um dies zeigt sehr deutlich die Betrachtung fertig ausgebildeter Auxosporen, deren Perizonium etwas stärker verkieselt ist (Fig. 116 n, 117). Daß das Perizonium aber bereits frühzeitig (noch bevor die Auxosporen aus den Schalen auswachsen, Fig. 116 i, k) tatsächlich verkieselt ist, beweisen

die Glühpräparate. Die Verkieselung ist allerdings sehr schwach, wie daraus ersichtlich ist, daß die ausgeglühten Perizonien zu einer unansehnlichen Haut zusammenfallen.

Das Wachstum der Auxosporen erfolgt offensichtlich an den Enden, deren Membran lange Zeit unverkieselt bleibt. Erst an den fertiggestellten Auxosporen verkieselt das Perizonium auch hier, und zwar in seiner Gänze, ohne eine Gitterstruktur auszubilden; es entsteht dadurch ein sehr bezeichnendes Aussehen (Fig. 117). Außer dem groben Gitter besitzt das Perizonium der ausgewachsenen Auxosporen noch eine sehr feine Querstreifung (Fig. 117 links). Die Abstände dieser Streifen entsprechen ungefähr den Abständen der Areolenreihen der Schalen, während die Abstände der Querbalken des Gitters annähernd mit den Abständen der Querrippen übereinstimmen. Im wesentlichen (abgesehen von den Längsverbindungen des Gitters) imitiert also das Perizonium den Bau der für die Art typischen Schalen. Das gleiche ist bei *Cocconeis* der Fall. Es scheint möglich, daß ähnliches auch bei anderen Formen vorkommt (soforn das Perizonium nicht überhaupt glatt ist), daß der feinere Bau bisher übersehen wurde. Die Angaben KARSTEN's über "wellblechartige" Perizonien wären demnach zu revidieren.

Die fertiggestellten Auxosporen tragen an ihren Enden auffallende Membrankappen (Fig. 115g). Ihre Herkunft läßt sich nicht mit Sicherheit feststellen: in den jüngeren Stadien (wie z. B. Fig. 115f) sind sie nicht sichtbar. Es ist aber gewiß, daß sie nicht wie in vielen anderen Fällen die Membranreste der Zygote darstellen (vgl. auch Amphora).

Die Auxosporen sind derart angeordnet, daß sie bei gleichzeitiger Sichtbarkeit dem Beschauer die Schalen ansicht zeigen (bei den Formen, die Wander- und Ruhegameten bilden, liegen die Auxosporen in Gürtelansicht). Sie kehren einander die Ventralseiten zu. Die Ausgestaltung der ersten Schalen läßt sich infolge der bedeutenden Größe gut verfolgen. Es zeigt sich, daß die Ausbildung der Zeichnung in der Umgebung der Raphe beginnt (Fig. 116 n). Die feine Streifung, die zuerst sichtbar wird, entspricht den späteren Areolenreihen; sie breitet sich allmählich über die ganze Schale aus. Erst zum Schluß entstehen die kräftigen Querrippen.

Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß in manchen reifen Auxosporen außer dem Verschmelzungskern noch je ein kleiner, stark färbbarer Körper sichtbar ist, der anscheinend ein degenerierter Kern ist (Fig. 116n). Möglicherweise erfolgt in der Auxospore noch eine Kernteilung ohne Zellteilung, wie dies bei *Cymbella sumatrensis* der Fall ist. Da die Formolfixierung gerade die Kernstrukturen und die Mitosen stark mitgenommen hat, ist eine sichere Entscheidung ausgeschlossen.

g) Denticula Vanheurckii.

Die Auxosporenbildung dieser Gattung war bisher nicht bekannt. Sie sei hier kurz geschildert, soweit dies an dem mir zur Verfügung stehenden, wenig reichhaltigen, in Formol konservierten Material RUTTNER's aus Sumatra (Probe R 1 a α) möglich ist. Bemerkenswerterweise ist der allgemeine Ablauf der gleiche wie bei *Epithemia* und *Rhopalodia*; es zeigt sich somit, daß diese Art der Auxosporenbildung kennzeichnend für die Epithemiaceen überhaupt ist¹).

Die Gameten zeigen wie bei *Epithemia* wahrscheinlich keine vollkommene Umlagerung. Zumindest ließen sich niemals völlig gedrehte Gameten beobachten. Auch zeigen die Fälle, wo drei Mutterzellen copulieren und einzelne Gameten von der Copulation

ausgeschlossen werden, daß diese halbgedreht liegen (Fig. 118d, e). Das Copulationsbild weicht rein äußerlich von *Epithemia* dadurch ab, daß die Partnerzellen nicht immer eine fixe Lage zueinander einnehmen. Am häufigsten erfolgt zwar Aneinanderlegen mit den Ventralseiten; der Ablauf der Copulation ist dann der gleiche wie bei *Epithemia* (Fig. 118 b, c). Manchmal sind jedoch die Apicalachsen der Mutterzellen gekreuzt; die Folge ist dann die, daß nur die einander gegenüberliegenden Gameten copulieren, die beiden anderen aber zugrunde gehen. Eine weitere Folge des mehr oder weniger willkürlichen Zusammentretens der Partner ist die Möglichkeit von Copulationen zwischen drei Zellen (Fig. 118d, e). Es handelt sich dabei wie in Fall von Gomphonema parvulum, Ach-nanthes lanceolata und anderen nicht um die Copulation dreier Gameten unter Bildung triploider Zygoten; es verschmelzen vielmehr je nach der Lage der Mutterzellen zueinander je zwei benachbarte der sechs Gameten. In den beiden abgebildeten Fällen ist ersichtlich, daß aus "topographischen" Gründen zwei Gameten übrig bleiben, die dem Tod verfallen sind. Bemerkenswerterweise erfolgt die Copulation in den Dreiergruppen genau so wie im Normalfall, also völlig isogam.

Das Perizonium verkieselt wie bei Epithemia verhältnismäßig frühzeitig und zwar ebenfalls im mittleren Teil, während die Enden zunächst unverkieselt bleiben (Fig. 118f). Die Verkieselung fällt unmittelbar durch die Lichtbrechung und durch die ausgeglichenen Formen auf; die weichen Enden sind infolge Schrumpfung bei der Konservierung oft verbogen und gefaltet. In den mittleren Stadien erscheint das Perizonium vollkommen glatt²). Erst nach Beendigung des Wachstums zeigt es ein ähnliches Aussehen wie bei Epithemia: im optischen Schnitt wechseln stärker und schwächer lichtbrechende Stellen miteinander ab, im Flächenbild ist eine Querringelung sichtbar. Eine Gitterstruktur scheint zu fehlen; da aber das Perizonium überhaupt zarter als bei *Epithemia* ausgebildet ist, entzieht sich der feinere Bau vielleicht bloß der Wahrnehmung.

 ¹) Sonst kommt sie nur bei Amphora und der nahe verwandten Auricula vor.
²) In Formol; Styraxpräparate konnten nicht angefertigt werden.

Das sehr charakteristische Bild der ausgewachsenen Auxosporen mit den anhaftenden Mutterschalen (Fig. 118g) kommt wie bei *Epithemia* dadurch zustande, daß die gesprengten Schalen zunächst von den heranwachsenden Auxosporen auseinander getrieben, später



Fig. 118. Denticula Vanheurckii. Halbschematische Darstellung der Auxosporenbildung nach Formolmaterial. a Partnerzellen nach Aufklappen der Schalen (etwas schräg gelagert); b nach der Copulation; c noch später; d, e Dreiergruppen: in e liegen die Gameten bzw. die Enden der jungen Auxosporen infolge der unvollkommenen Umlagerung der Gameten in verschiedenen Ebenen (dunkel oben, hell unten); f heranwachsende Auxosporen, in der Mitte bereits mit verkieseltem Perizonium; g ausgewachsene Auxosporen, welche die erste Schale gebildet haben (in der im Bild unteren Zelle nicht gezeichnet). Die dunklen Körper in den Protoplasten sind wahrscheinlich Pyrenoide.

aber bei zunehmender Gallertproduktion an einer bestimmten Stelle zurückgelassen werden, während die Enden weiterwachsen. Der Zeitpunkt des "Durchbrechens" der Auxosporenenden liegt später als bei *Epithemia*, der Abstand der Schalen ist daher relativ größer. Die fertiggestellten Auxosporen bzw. die Erstlingsschalen sind fast immer mehr oder weniger verbogen (Fig. 118g). Sie liegen wie bei *Epithemia* (und im Gegensatz zu den Formen, die Wanderund Ruhegameten bilden) in Schalenansicht nebeneinander, an den Polen führen sie auffallende Kappen, die früher als bei *Epithemia* sichtbar werden (Fig. 118f). Sie könnnen auch in diesem Fall nicht als Reste einer gesprengten Zygotenmembran angesehen werden.

Der Schalenformwechsel ist der gleiche wie bei *Epithemia*: alle drei Achsen, am stärksten die Apicalachse, nehmen an Länge ab.

r) Nitzchia fonticola.

Die Auxosporenbildung dieser Art konnte ebenfalls auf im Lunzer Seebach ausgelegten Objektträgern studiert werden (Fig. 119). Sie verhält sich am ähnlichsten mit den von KARSTEN (1899) untersuchten Arten *longissima* und *hybrida*: zwei Mutterzellen bilden je zwei Gameten, die zwei Auxosporen ergeben. Gallerte ist durch Färbungen nicht nachweisbar. Auch KARSTEN I. c. schreibt, daß keine Gallerte ausgeschieden wird. In Wirklichkeit muß sie aber vorhanden sein ¹), da die gesprengten Mutterschalen der Paare aneinander und an den Zygoten bzw. Auxosporen haften bleiben. Doch ist die Gallerte jedenfalls sehr weich, da die Gameten in ihr weitgehende Bewegungsfreiheit besitzen und sich vor der Copulation vollkommen abkugeln (Fig. 120 b); ebenso zeigen die Zygoten Kugelgestalt (Fig. 120 c). Die Beschaffenheit der Gallerte hat auch zur Folge, daß die gesprengten Mutterschalen ganz beliebige Lagen einnehmen (bei in situ-Beobachtung!).

Die Längen der Gameten-Mutterzellen schwanken zwischen 8 und 13 μ ; die Auxosporen sind 35—40 μ lang. Die Stellungen der Mutterzellen zueinander sind völlig regellos; sie liegen mehr oder weniger parallel, gekreuzt oder auch windschief orientiert; oft sind auch ihre Mittelpunkte gegeneinander verschoben (Fig. 120 a). Das gleiche ist bei *Nitzschia subtilis* der Fall (GEITLER, 1928). Während aber bei dieser Art die Mutterzellen durch einen sehr deutlichen, aus fester und stark färbbarer Gallerte aufgebauten Copulationsschlauch miteinander verbunden sind, ist bei *Nitzschia fonticola* nur die — nicht sichtbare — zarte, undifferenzierte Gallerte vorhanden. Im Zusammenhang mit dieser verschiedenen Ausbildung steht der verschiedene Ablauf der Gametenbildung, der Copulation und der

¹⁾ Und ließe sich wohl durch Tusche sichtbar machen.

Ausgestaltung der Zygote. Bei Nitzschia subtilis bleiben die Gameten innerhalb anfklaffender den Schalen ...eingesperrt", ebenso spielt sich das Sich-Hinbewegen der Wandergameten zu den Ruhegameten zwangsläufig ab nnd auch die Zygoten passen sich den sie einhüllenden Mntterschalen an. sind also von Anfang an länglich¹). Bei Nitzschia fonticola nehmen die Gameten Kugelgestalt an und sind innerhalb der Gallerte frei beweglich (Fig. 120 b), die Zygoten runden sich ab (Fig. 120 b links, c). Von Wander- und Ruhegameten kann man hier eigentlich nicht sprechen, da die Copulation anscheinend in beliebiger Weise erfolgt. Die größte Ähnlich-



Fig. 119. Nitzschia fonticola. Übersichtsbilder der Auxosporenbildung auf einem im Lunzer Seebach ausgelegten Objektträger: Zygoten und Auxosporen in verschiedenen Stadien der Entwicklung. Subl.-Alk., Hämalaun. Mikrophoto, ZEISS Apo 90, 1,30, REICHERT-Aufsatzkamera.

¹) Dementsprechend sind die an den Auxosporen als polare Kappen erscheinenden Reste der Zygotenmembran nicht halbkugelig, sondern lang-zylindrisch bis kegelig!

keit im Verhalten zeigt wohl Achnanthes lanceolata. Gegenüber Amphora liegt der hauptsächliche Unterschied darin, daß sich bei dieser die Gameten, wenn auch nicht als Wander- und Ruhegameten, so doch ganz gesetzmäßig isogam verhalten.

Die noch kugeligen Zygoten bilden eine zarte Membran aus (Fig. 120 b), die während des folgenden Wachstums an Dicke zunimmt und intensiv färbbar wird (Fig. 120 d, e). Auf diesem Stadium zeigen sehr viele (oder alle?) Zygoten eine Abplattung und nehmen die Gestalt eines kurzen Cylinders an. Häufig stehen ihre



Fig. 120. Nitzschia fonticola. Auxosporenbildung: a Partner vor der Copulation die Schalen klaffend, Kerne in Synapsis; b Gameten (rechts) und Zygote (links); c eben entstandene Zygoten mit zarter, kaum färbbarer Membran; d, e ältere Zygoten mit dicker, stark färbbarer Membran; f Zygoten zu Beginn der Streckung im optischen Querschnitt. Subl.-Alk., Hämalaun-Eosin. Zellinhalt in d-f nicht eingezeichnet.

Achsen im rechten Winkel aufeinander, so daß von den Zygoten eines Paars die eine im Profil (Fig. 120 d links), die andere von der Fläche sichtbar ist (Fig. 120 d rechts). Ob dieses Verhalten konstant oder mehr zufälliger Art ist und in welcher Richtung das spätere Streckungswachstum erfolgt, läßt sich infolge der völlig willkürlichen Lagen der Zygoten zueinander und zu den Mutterzellen nicht feststellen.

Während des Streckungswachstums nimmt die Zygotenmembran, die unmittelbar in das Perizonium übergeht (es fehlen daher auch polare Kappen), eine eigentümliche Beschaffenheit an: es zeigen sich an ihrer Oberfläche ringförmige Verdickungen, die ziemlich, aber nicht ganz regelmäßig angeordnet sind (Fig. 121 a). Diese Struktur hat eine gewisse Ähnlichkeit mit den von KARSTEN beschriebenen quergeringelten Perizonien, unterscheidet sich aber abgesehen von der unregelmäßigeren Ausbildung dadurch, daß die Innenseite der Membran glatt ist, also keine eigentliche Wellung vorhanden ist¹).



Fig. 121. Nitzschia fonticola. a, b auswachsende Zygoten (b rechts im optischen Querschnitt); c späteres Stadium; d fertiggestellte Auxospore in Gürtelansicht e Auxospore nach Bildung der ersten Schale; f optischer Querschnitt durch auswachsende Zygoten. Subl.-Alk., Hämalaun-Eosin.

In Wirklichkeit handelt es sich vielleicht nicht um Verdickungszonen, sondern um Falten. Die weiteren Veränderungen während des Wachstums bestehen darin, daß die Ringe auseinanderrücken (Fig. 121 b—e). Gleichzeitig nimmt die Lichtbrechung und die Färbbarkeit ab. Da bei der Ausgestaltung der Auxosporen eine Verschmälerung eintritt, wird die Hülle schließlich zu weit; die

¹) Dies ist aber bei Amphora der Fall — soweit die geringe Größe eine Entscheidung zuläßt. Deutlich tritt dieser Bau auf CHOLNOKY'S Bildern (1929, Taf. 9 Fig. 7, 11, 16) hervor.

fertiggestellten Auxosporen erhalten dadurch eine sehr charakteristisches Aussehen (Fig. 119, 121 d, e). Wahrscheinlich beruhen diese Veränderungen hauptsächlich auf Quellung, es läßt sich jedoch nicht ausschließen, daß auch Wachstum unter Substanzaufnahme erfolgt¹). Jedenfalls tritt im Laufe des Auxosporenwachstums eine gewisse Glättung ein. Dies stimmt mit der Auffassung CHOL-Noky's über die quergeringelten Perizonien überein (vgl. S. 157 unten.

Die heranwachsenden Auxosporen sind typischerweise halbmondförmig gebogen (Fig. 119b, 121c). Auch die fertige Auxospore zeigt in Gürtelansicht eine Krümmung der Apicalachse (Fig. 121d). Die gleiche Erscheinung kommt bei *Meridion* und *Eunotia* vor.

Der Formwechsel der Schalen verläuft wie bei Amphora und manchen anderen: die Länge der Apicalachse nimmt stark, die der Transapical- und Pervalvarachse wenig ab.

Anhang.

Die folgenden fragmentarischen Beobachtungen seien in Hinblick auf das Interesse, das abweichenden Typen der Auxosporenbildung auf jeden Fall zukommt, mitgeteilt. KARSTEN (1899) fand außer der eben geschilderten Art der Auxosporenbildung bei Nitzschia paradoxa (= Bacillaria paradoxa) Bildung einer einzigen Auxospore aus einer isolierten Mutterzelle. Die cytologischen Vorgänge konnten dabei nicht geklärt werden; es kann sich also um Apomixis oder Autogamie handeln. Das gleiche ist bei einer Nitzschia-Art der Fall, die in einer mit Neapler Meerwasser angelegten Kultur in Dahlem aufging. Die geringe Zahl der beobachteten Stadien und die relativ geringe Größe (Mutterzellen 17-24 μ , Auxosporen 32-38 μ lang), machten eine genaue Untersuchung unmöglich. Sicher ist nur, daß bei dieser Art nicht zwei Mutterzellen an der Auxosporenbildung beteiligt sind. Eigentümlicherweise enthalten die Auxosporen bald zwei, bald vier Chromatophoren (Fig. 122). Da niemals zweikernige Auxosporen gefunden wurden, ist es wahrscheinlich, daß Apomixis vorliegt. Auffallend ist der geringe Längenunterschied zwischen Mutterzellen und Auxosporen.

¹) Die Bilder geben das Aussehen fixierter, in Kanadabalsam eingebetteter Zellen wieder. Die Membranen sind also entquollen und besitzen keineswegs die natürliche Beschaffenheit. Für eine eingehende Untersuchung zum Zwecke einer richtigen Deutung wären Lebendbeobachtungen wesentlich.

r) Melosira nummuloides.

Anhangsweise sei kurz als Beispiel einer zentrischen Diatomee Melosira nummuloides behandelt, die ich in großen, fast reinen Mengen in Brackwasser an der adriatischen Küste bei Trpanj (Dal-



matien) fand. Der Schalenumriß ist kreisförmig, "Apical"- und "Transapical"achse ¹) verkürzen sich also gleich stark. Damit ist jener extreme Fall erreicht, zu dem unter den Pennales *Cocconeis* eine deutliche Annäherung zeigt. Gleich-



Fig. 122. *Nitzschia* sp. Apomiktische (?) Auxosporenbildung: a junge, b ausgewachsene Auxospore mit der ersten Schale (außen

anhaftend die eine Schale der Mutterzelle, die andere nicht gezeichnet). — Sublimat-Alkohol, Eisenalaun-Hämat.

Fig. 123. Melosira nummuloides. Auxosporenbildung: a—c Fadenstücke, welche Auxosporen bildeten, die sich im Zusammenhang mit dem Mutterfaden teilten; d aus einer Auxospore entstandenes Fadenstück (in den Details ungenaue Freihandzeichnung nach dem Leben; sog. "Kragen" der Zellen weggelassen).

zeitig nimmt die Breite der Schalenmäntel und der Gürtelbänder und damit die Länge der Pervalvarachse deutlich ab (Fig. 123), allerdings in viel geringerem Maß, so daß kleine Zellen relativ länger als große sind. Auch die Wölbung der Schalen (disci) unterliegt Veränderungen (Fig. 123). Aus alledem ergibt sich die gleiche Tatsache wie bei den pennaten Formen: kleine Zellen sind nicht einfach geometrische Verkleinerungen großer Zellen²).

¹) Mit diesen Ausdrücken können zwei beliebige aufeinander senkrecht stehende Durchmesser bezeichnet werden.

²) Die gleichen Verhältnisse lassen die schönen Bilder W. Smith's (1853, 1856) von *Melosira nummuloides* und *subflexilis* erkennen.

D. Allgemeiner Teil¹).

a) Der Formwechsel im allgemeinen.

In Übereinstimmung mit der durch PFITZER und MAC DONALD begründeten Auffassung des Formwechsels zeigt das Studium von Kulturen besonders einleuchtend, daß im großen und ganzen ein Entwicklungscyclus vorhanden ist, der mit der Auxospore beginnt. sich in den vegetativen Teilungen unter Kleinerwerden der Zellen fortsetzt und durch die meist mit Sexualität verbundene Bildung der Auxosporenmutterzellen und Auxosporen geschlossen wird. Kleine Zellen, die an der Auxosporenbildung gehindert wurden, teilen sich unter dauernder Verkleinerung weiter, bis eine bestimmte Minimalgröße erreicht ist. Solche Zellen können nicht mehr in den Entwicklungscyclus einbezogen werden, sondern sterben ab. Schon früher machen sich Anzeichen einer Degeneration bemerkbar, die sich in morphologischen Abweichungen und in dem Sinken der Teilungsfrequenz ausdrücken; als erstes Anzeichen kann bereits die Unfähigkeit zur Auxosporenbildung angesehen werden. Auch diese Beobachtungen stehen mit älteren Freilanduntersuchungen im Einklang, die zeigten, daß Auxosporen nicht aus den kleinsten Zellen gebildet werden.

Als Ergebnis wiederholter Beobachtungen in Klonkulturen und eingehender Untersuchungen großen Freilandmaterials kann es als erwiesen gelten, daß der Zellgröße eine wesentliche Bedeutung zukommt. Zur Auxosporenbildung und sexuellen Fortpflanzung sind nur Zellen einer bestimmten Größenklasse fähig. Ebenso ist den Auxosporen eine bestimmte Größe eigentümlich. Der Entwicklungscyclus jeder Art wird somit durch für sie charakteristische "Kardinalpunkte" bestimmt. Gewisse, relativ geringfügige Schwankungen kommen naturgemäß vor, treten jedoch gegenüber dem in der Organisation ein für allemal festgelegten starrem Schema ganz zurück. Es kann also weder willkürlich der Zeitpunkt Auxosporenbildung verschoben, noch die Größe der Auxosporen verändert werden²).

¹) Dieser Abschnitt enthält nicht in jeder Hinsicht eine Rekapitulierung der beiden vorhergehenden Teile. Manche Tatsachen und Begründungen, die hier nur kurz gestreift werden, sind dort ausführlich erörtert.

²) In dieser Hinsicht sind die Beobachtungen SCHREIBER'S (1931) lehrreich, der auf experimentellem Wege "zu kleine" Auxosporen von *Melosira* erzeugte, die aber schon am nächsten Tage unter Sprengung des Panzers zu Auxosporen von normaler Größe auswuchsen. "Die Auxospore läßt sich also ihre Größe nicht beliebig diktieren, sondern zeigt im großen und ganzen die Tendenz eines artspezifischen Volumens."

Außer Formen mit "normalem" Entwicklungsgang — für welchen Zellverkleinerung während der Teilung bezeichnend ist — gibt es Typen, die durch einen besonderen, im einzelnen nicht näher bekannten Teilungsmechanismus ausgezeichnet sind. Dies ist bei *Eunotia pectinalis* var. *minor* der Fall, deren Zellen während längerer Zeiträume nicht kleiner werden ¹).

b) Die Gestaltsveränderungen.

1. Der normale Entwicklungscyclus.

Mit dem Kleinerwerden der Zellen sind in allen Fällen Gestaltsveränderungen verbunden. Anders ausgedrückt: kleine Zellen sind nicht verkleinerte geometrische Abbilder großer Zellen. Die architektonischen Veränderungen drücken sich im Schalenbau und mehr oder weniger deutlich auch im Zellinhalt aus. Eins der auffallendsten Beispiele für Veränderungen des Inhalts bieten die Chromatophoren und Kerne von *Cocconeis placentula*, die in kleinen Zellen abgerundetere, einfachere Formen als in großen Zellen besitzen.

Die Gestaltsveränderungen, die die Schalen während des Entwicklungscyclus einer Art durchmachen, lassen sich in einigen Regeln zusammenfassen:

1. Die Länge der Apicalachse nimmt nicht nur absolut, sondern auch relativ stärker als die der Transapicalachse ab; kleinere Zellen sind daher relativ breiter als größere.

2. Die Länge der Apicalachse nimmt absolut und relativ stärker als die Breite der Schalenmäntel und Gürtel- (evtl. auch Zwischen-) bänder ab, welche die Länge der Pervalvarachse bestimmt; kleinere Zellen sind daher in Gürtelansicht relativ breiter als größere.

3. Der Schalenumriß kleinerer Zellen ist "unkomplizierter" und abgerundeter als der größerer.

4. Die Zeichnungselemente der Schalen (Streifen, Striche, Punkte) werden im Vergleich zur Verkürzung der Apicalachse wenig verkleinert; ihre Anzahl pro Flächeneinheit bleibt daher innerhalb enger Grenzen konstant.

¹) Es ist allerdings fraglich, ob es sich dabei um eine konstante Eigentümlichkeit handelt, oder ob nicht solche Formen unter Umständen zum normalen Verhalten übergehen können.

5. Die Dicke der Schalen, Gürtel- und Zwischenbänder nimmt im Lauf der Teilungen ab.

ad 1. Als Belege dieser Regel können alle pennaten Diatomeen dienen. Doch ist der Grad des Unterschieds der Längenabnahme von Apical- und Transapicalachse bei verschiedenen Arten sehr verschieden. Bei den im experimentellen Teil behandelten und den meisten anderen Formen ist er so stark, daß er bei bloßer vergleichender Betrachtung großer und kleiner Zellen unmittelbar auffällt. Bei *Cocconeis placentula* ist dies jedoch nicht der Fall. Bei den meisten Varietäten sind genaue Messungen notwendig, um eine Verschiebung des Längen-Breitenverhältnisses festzustellen; bei manchen (var. *lineata*, var. II) läßt sich eine Veränderung oft nicht einmal dann nachweisen. Bemerkenswerterweise können sogar aus Mutterzellen mit relativ schmalen Schalen Auxosporen mit relativ breiten Schalen entstehen, was eine völlige Umkehrung des sonst normalen Verhaltens darstellt. Allerdings folgt daraus nicht, daß auch relativ breite Auxosporen im Lauf der Teilungen relativ schmälere Zellen bilden können (dies ließe sich allenfalls durch das Studium von Klonkulturen beweisen, ist aber unwahrscheinlich). Es ist wohl kein Zufall, daß gerade *Cocconeis*, die an sich br eitelliptische Schalen besitzt, dieses Verhalten zeigt. Bei zentrischen

Es ist wohl kein Zufall, daß gerade Cocconeis, die an sich breitelliptische Schalen besitzt, dieses Verhalten zeigt. Bei zentrischen Diatomeen mit kreisförmigem Schalenumriß (Melosira) sind alle Schalenachsen gleichwertig; kleine Schalen stellen also tatsächlich geometrisch verkleinerte große Schalen dar. Vergleicht man Formen mit stark betonter Apicalachse (Eunotia formica, Meridion und andere) mit verhältnismäßig breit gebauten Typen, so zeigt sich, daß bei ersteren die Verschiebung des Längen-Breitenverhältnis stärker ist. Man kann — zunächst als Arbeitshypothese — den Satz aufstellen, daß eine innige Beziehung zwischen Schalenform und der Veränderung im Lauf der Teilungen besteht und zwar derart, daß Schalen um so stärker relativ breiter werden, je langgestreckter sie gebaut sind. Der gewissermaßen "statischen" Betonung der Apicalach se entspricht eine "dynamische" Betonung während der Größenveränderungen: die Volumverminderung erfolgt dann hauptsächlich auf Kosten der Apicalachse.

Im Vergleich zu der Anzahl der tatsächlich existierenden Typen ist die Zahl der untersuchten Formen sehr gering. Immerhin zeigt der Vergleich dieser einige Anhaltspunkte für die Richtigkeit der Hypothese. Die folgende Tabelle gibt das Längen-Breitenverhältnis der Schalen großer Zellen (wo bekannt der unmittelbaren Nachkommen der Auxosporen) und den Verhältniswert wieder, um welchen die Länge der Transapicalachse abnimmt, wenn die Länge der Apicalachse auf die Hälfte sinkt¹).

	LängBrV. großer Schalen	Abn. d. TransapA. um 1/n ihrer Länge
Melosira Cocconeis placentula Cymbella ventricosa var. I Navicula seminulum Gomphonema olivaceum aus d. Traunsee Cymbella ventricosa var. II. Diploneis oculata Achnanthes lanceolata Gomphonema olivaceum aus d. Um- gebung Wiens Achnanthes inflata Gomphonema parvulum var. micropus Amphora ovalis var. pediculus Cymbella sumatrensis " lanceolata Pinnularia gibba viridis	$\begin{array}{c} 1:1\\ ca. 2:1\\ 3:1\\ 3^{1/2}:1\\ 3^{1/2}:1\\ 4:1\\ 4:1\\ 4:1\\ 4:1\\ 5:1\\ 5^{1/2}:1\\ 6:1\\ 6:1\\ 6^{1/2}:1\\ 8:1\\ 8:1\\ 1:1\end{array}$	annähernd $\frac{\frac{1}{2}}{\frac{1}{2}}$ $\frac{1}{2}$ $\frac{1}{3}$ $\frac{1}{4}$ $\frac{1}{3}$ $\frac{1}{4}$ $\frac{1}{3}$ $\frac{1}{4}$ $\frac{1}{5}$ $\frac{1}{5}$ $\frac{1}{4}$ $\frac{1}{5}$ $\frac{1}{5}$ $\frac{1}{5}$ $\frac{1}{5}$ $\frac{1}{4}$ $\frac{1}{5}$
Eunotia formica ²)	11:1 18:1	1/8 1/9

Tabelle 1.

Aus dieser Übersicht ergibt sich, daß im großen und ganzen die relative Verkürzung der Transapicalachse um so geringer ist, je größer das Längen-Breitenverhältnis der Schalen ist. Vollkommen aus der Reihe herausfallend verhält sich jedoch *Pinnularia viridis*. Wären die gedanklichen Zusammenhänge, welche die Tabelle veranschaulichen soll, mehr als eine vorläufige Hypothese, so könnte man schließen, daß das Material von *Pinnularia viridis* nicht einheitlich war. Es ist allerdings möglich, daß die Regel zwar im allgemeinen gilt, daß aber auch Ausnahmen vorkommen.

Unabhängig von diesen Zusammenhängen (die erst an größerem Material überprüft werden müssen), bleibt die Richtigkeit der Tatsache bestehen, daß kleine Schalen einer Art relativ breiter als große sind.

¹) Der Tabelle sind Durchschnittswerte von Messungen an Bildern zugrunde gelegt, die mittels des Zeichenapparates verfertigt wurden.

²) Wie *Eunotia formica* oder vielleicht noch extremer verhält sich nach KLE-BAHN'S Untersuchungen (1896) auch *Rhopalodia gibba*. KLEBAHN gibt an, daß ein sicherer Unterschied der Schalenbreite großer und kleiner Zellen überhaupt nicht sicher nachweisbar ist.

Archiv für Protistenkunde. Bd. LXXVIII.

ad 2. Die Länge der Pervalvarachse (= Schalenabstand) hängt einerseits von der Breite der Schalenmäntel, der Gürtel- und evtl. der Zwischenbänder, andererseits von dem jeweiligen Wachstumsstadium der Zelle ab. Nach der Teilung übergreifen sich die Gürtel entlang einer größeren Zone als vor der Teilung, der Schalenabstand eben geteilter Tochterzellen ist also kleiner als der vor der Teilung stehenden Mutterzellen. Sieht man von dem Verhalten unternormalgroßer Zellen¹) oder abweichend gestalteter Auxosporen ab, so kann der Grad des Übereinandergreifens der Gürtel während des Entwicklungscyclus für jedes Wachstumsstadium als konstant angenommen werden. Die Länge der Pervalvarachse wird dann ausschließlich von der Breite der Schalenmäntel und Gürtelbzw. Zwischenbänder bestimmt.

Als Extreme lassen sich zwei Fälle unterscheiden: die Breite der Schalenmäntel und Bänder nimmt ab oder sie bleibt konstant. Das zweite Verhalten stellt sich zwanglos als Grenzfall des ersten dar und ist mit ihm durch zahlreiche Übergänge verbunden. Es scheint bis zu einem gewissen Grad auch fraglich, ob absolute Konstanz tatsächlich vorkommt oder ob nicht in Wirklichkeit eine sehr geringe Breitenabnahme vorhanden ist, die sich aber der Messung entzieht. Praktisch kann man jedoch gewiß von einer Konstanz sprechen. Beispiele für eine deutliche Breitenabnahme sind Achnanthes lan-

Beispiele für eine deutliche Breitenabnahme sind Achnanthes lanceolata, minutisima, inflata, Cocconeis placentula, Pinnularia gibba, viridis, Cymbella lanceolata, sumatrensis, ventricosa, Nitzschia subtilis, fonticola. Bei Eunotia formica, Meridion, Gomphonema und nach KLEBAHN (1896) bei Rhopalodia gibba erfolgt dagegen keine Veränderung.

Es scheint, daß zwischen der Betonung der Apicalachse und dem Grad der Veränderung der Pervalvarachse keine derartige Beziehung wie zwischen Apical- und Transapicalachse besteht. Eunotia formica, die sehr langgestreckt ist, zeigt zwar Konstanz der Pervalvarachsenlänge und bei der extrem breiten Cocconeis placentula nimmt die Länge der Pervalvarachse stark ab. Doch trifft die angenommene Beziehung nicht auf den Vergleich von Gomphonema parvulum und Cymbella lenceolata oder Pinnularia zu, die alle langgestreckt sind, deren Pervalvarachsen sich aber verschieden verhalten. Vielleicht aber läßt sich folgende Beziehung aufstellen: Arten mit langen Schalen können konstante oder veränderliche Pervalvarachsen besitzen, solche mit relativ breiten Schalen müssen aber abnehmende Per-

¹) Vgl. das nächste Kapitel.

valvarachsenlängen zeigen. Das Verhalten von *Melosira* mit stark verkürzter Pervalvarachse schließt sich zwanglos an ¹).

ad 3. Eine häufige, in verschiedenen Verwandtschaftskreisen konvergente Eigentümlichkeit besteht in einer mittleren Auftreibung der Schalen in transapicaler Richtung, die auf die Ausbildung der Auxosporen zurückgeht. Diese Ausgestaltung zeigen von den untersuchten Formen: Navicula seminulum (schwach und nicht immer), Gomphonema parvulum var. micropus, olivaceum, Meridion circulare (nur manchmal an den Auxosporen und ihren unmittelbaren Nachkommen), Opephora Martyi (deren Auxosporen jedoch nicht bekannt sind), Achnanthes lanceolata, minutissima, inflata, Pinnularia gibba und viridis (Auxosporen nicht bekannt). Die Auftreibung wird je nach ihrer Stärke früher oder später ganz oder teilweise ausgeglichen. Das gleiche gilt von jener als "kopfige" oder "vorgezogene" Enden bekannten Ausbildung (Eunotia formica, Pinnularia). Die Regel gilt jedoch nicht ohne Ausnahmen (Nitzschia fonticola, subtilis). — Bei Cocconeis placentula var. pseudolineata wird der durch die fast parallelen Seiten und ziemlich spitzen Enden charakterisierte Umriß großer Schalen im Lauf der Teilungen abgerundeter.

Ganz allgemein zeigt sich die Tendenz zur Ausgleichung von Vorsprüngen und Buchten, also eine Annäherung an die Ellipse oder bei an sich breiten Schalen an die Kreisform. Diese Erscheinung hängt wohl kausal mit der verschiedenen Längenveränderung von Apical- und Transapicalachse zusammen.

ad 4. Daß die Größe der Zeichnungselemente verhältnismäßig geringen Schwankungen unterworfen ist, ist eine altbekannte Tatsache. Auf ihr baut sich zum großen Teil die Artsystematik auf. Von einer wirklichen Konstanz kann allerdings keine Rede sein, es erfolgt vielmehr ausnahmslos gleichzeitig mit der Verkleinerung der Zelle eine Verkleinerung der Punkte, Striche, Streifen usw. (vgl. die Figuren). Kleine Schalen enthalten daher pro Flächeneinheit mehr Zeichnungselemente als große. Die Verfolgung von Klonkulturen aber auch der Vergleich von Auxosporenschalen mit den Schalen ihrer Mutterzellen zeigt diese Verhältnisse anschaulich. Es ist bemerkenswert, daß manchmal auch gleich große nahe verwandte Zellen, ja die beiden Schalen einer Zelle, sich deutlich, wenn auch innerhalb der gegebenen Grenzen unterscheiden (Fig. 16).

¹) Die Durchsicht von älterem Bildermaterial versagt fast vollständig, da fast niemals Gürtelansichten abgebildet werden. Auch ist die Zusammengehörigkeit verschieden großer Zellen meist nicht gesichert, da die hier ausgesprochenen Gesetzmäßigkeiten nicht (oder nur "zufällig") berücksichtigt werden.

SCHUMANN (1869) stellte die Gesetzmäßigkeit fest, daß sich die Streifenzahl entsprechend einer Exponentialfunktion verändert und bildete folgende Formel

$$a = b + c \cdot d^{\frac{1}{L}}$$

"in der a die der variablen Länge lentsprechende Riefenzahl, Lirgendeine unveränderliche Länge bedeutet, b, c und d Konstanten sind, die für jede Species der Diatomeen besonders bestimmt werden müssen". Anders ausgedrückt zeigt sich, daß die auf die Längeneinheit bezogene Streifenzahl im Lauf der Verkürzung der Apicalachse immer weniger zunimmt¹).

ad 5. Die seit MIQUEL bekannte Erscheinung des Dünnerwerdens der Schalen und Gürtelbänder findet sich wohl bei allen Diatomeen. Bei sehr kleinen Formen läßt sie sich allerdings aus rein optischen Gründen nicht feststellen, größere Typen zeigen die Verhältnisse ohne weiteres bei unmittelbarer Betrachtung. In welchem Ausmaß die Dickenabnahme erfolgt, ist aber einer exakten Messung kaum zugänglich.

Zu diesen fünf Hauptregeln kommen noch einige Regeln mehr spezieller Natur hinzu, die nur Gültigkeit für Formenkreise bestimmter Organisation besitzen, innerhalb dieser aber sehr bezeichnend sind. Extensive Untersuchungen werden die Zahl solcher Eigentümlichkeiten noch vermehren.

Bei Formen, die eine deutliche Zentralarea ausbilden, ist diese an kleinen Zellen relativ größer als an großen Zellen, die Zahl der Streifen und Punkte, von welchen sie begrenzt wird, ist aber kleiner als bei größeren Zellen. Diese Erscheinung zeigen z. B. Navicula seminulum, Gomphonema parvulum u. a. Arten, Cymbella lanceolata u. a. Arten, Pinnularia.

Die Krümmung der Apicalachse in transapicaler Richtung, die für die Gattung *Cymbella* und *Amphora* charakteristisch ist, nimmt während der Verkleinerung der Zellen zu.

Bei Eunotia formica, Meridion circulare u. a ist die Apicalachse der Auxosporen in pervalvarer Richtung gebogen oder geknickt. Diese Biegung wird später ausgeglichen (ganz ähnlich wie dies bei den mittleren transapicalen Anschwellungen der Fall ist).

¹) Eine Überprüfung der sehr eingehenden Berechnungen Schumann's an größerem Material wurde meines Wissens nicht vorgenommen.
Für *Eunotia* ist die Kürze der Raphenäste bezeichnend. Sie werden an kleinen Zellen relativ länger und nehmen kaum an der Verkürzung der Apicalachse teil. Der Abstand der Zentralknoten verringert sich dadurch beträchtlich.

2. Das Verhalten "unternormalgroßer" Zellen; Ausnahmefälle; Plastizität der Organisation¹).

Zellen, welche die Auxosporenbildung "verpaßt" haben, gehen früher oder später zugrunde, wobei sich verschiedene Abnormitäten einstellen, die mitunter schon längere Zeit vor Erreichen der Minimalgröße sichtbar werden. In extremen Fällen zeigen sich anomale Schalenzeichnungen (Gomphonema parvulum var. micropus). Die häufigste (und wohl allgemeine) hierher gehörige Erscheinung ist ein charakteristisches Auseinanderklaffen der Schalen. Der Schalenabstand wird dabei so groß wie vor einer Teilung, die Teilung selbst unterbleibt jedoch. Außerdem kann ein Herausrücken der Schalen aus ihrer normalen parallelen Lage erfolgen: so bei Navicula seminulum, wo die Schalen ganz kleiner Zellen miteinander spitze Winkel einschließen, so daß gomphonematoide Formen entstehen. RICHTER (1909) hat solche Zellen auch in Kulturen von Nitzschia putrida erhalten²).

Es bleibt zu untersuchen, ob nicht in manchen Fällen das Auseinanderklaffen weiter geht, als es dem Auseinanderrücken vor der Teilung entspricht. Namentlich bei keilförmig gebauten Typen (Gomphonema, Meridion) kann man gelegentlich beobachten, daß der Schalenabstand kleiner ruhender Zellen größer ist als der großer in Teilung befindlicher Zellen (vgl. die Figuren). Diese Erscheinung kann sich auch bereits an Zellen von Copulationsgröße bemerkbar machen (z. B. bei Gomphonema olivaceum). Es scheint hier also der Grad des Übereinandergreifens mit der Zellgröße wechseln zu können. In teleologisch-antropomorphistischem Sinn könnte man hierin eine Neigung der Zellen erblicken, sich gegen die Volumsverminderung zu "wehren".

¹⁾ Vgl. auch den übernächsten Abschnitt.

²) Es geht aus RICHTER'S Angaben nicht klar hervor, welcher Größenklasse seine "var. gomphonemiformis" angehört, da er den Größenfaktor nicht berücksichtigt. Wahrscheinlich können nur kleine Zellen diese Wuchsform aufweisen. Doch folgt aus RICHTER'S Beobachtungen, daß geringe Größe an sich noch nicht notwendigerweise den gomphonematoiden Wuchs auslöst. Die geringe Zellgröße ist also nur eine Voraussetzung.

Noch auffallender ist das Verhalten von *Eunotia formica:* ganz kleine Zellen können die Zahl der Zwischenbänder erhöhen, wodurch die Länge der Pervalvarachse tatsächlich zunimmt. Bemerkenswerterweise können auch die Schalen eine Verbreiterung erfahren, so daß innerhalb gewisser Grenzen eine Konstanz des Volumen erreicht wird. Es ist aber unbedingt festzuhalten, daß es sich hierbei um Zellen handelt, die das Existenzminimum fast erreicht haben. Der normale Entwicklungscyclus ist an allen Fällen mit einer Volumverminderung verbunden.

Eine sehr eigentümliche Ausnahme bildet Eunotia pectinalis var. minor, bei der die durchschnittlichen Achsenlängen durch längere Zeiträume hindurch unverändert bleiben. Die Erscheinung läßt sich aus einer gewissen Elastizität der Gürtel- und Zwischenränder erklären. Die Form stellt dadurch einen extremen Fall von Plastizität dar, der in auffallendem Gegensatz zu der starren Organisation anderer Formen steht. Daß allerdings auch sonst die Möglichkeit eines plastischen Verhaltens besteht, zeigen die mehr oder weniger mißgebildeten kleinen und kleinsten Zellen von Eunotia formica, deren Transapicalachsenlängen zunehmen können und deren Umrisse starken Schwankungen unterworfen sind¹).

Weniger auffallend aber bedeutungsvoller ist die Plastizität, die sich im normalen Formwechsel äußert und als deren Ergebnis die veränderte Architektonik kleiner Zellen erscheint. Die als Regel 3 zusammengefaßten Erscheinungen, wie Ausgleichung von Anschwellungen u. dgl., aber auch die Zunahme der Krümmung der Apicalachse von *Cymbella* und *Amphora*, ist nur daraus verständlich, daß die neugebildeten Schalen nicht genaue "Abdrücke" der alten sind. Es handelt sich dabei gewiß um an sich sehr geringfügige Abweichungen, die erst durch Summation im Laufe vieler Teilungen sichtbar werden. Die markanteste Erscheinung ist die Verschiebung des Längen-Breitenverhältnisses der Schalen überhaupt.

Als rein spekulative Deutung dieser Verhältnisse läßt sich die Wirkung des Turgordruckes heranziehen. Mit der Tendenz zur Abkugelung ist in zwangsweise länglichen Zellen die Neigung gegeben Längsseiten und besonders einspringende Stellen vorzuwölben. Bei

¹) Diese Befunde wurden an Klonen erhalten, es ist also jeder Irrtum ausgeschlossen. — Aus dem Studium der Literatur ergeben sich noch zahlreiche andere Fälle von plastischem Verhalten, die jedoch nicht genug eingehend untersucht sind, um sie verwerten zu können. Besonders auffallend sind regulär-dreistrahlige Formen von Fragilaria F. pinnata var. trigona, construens var. exigua; vgl. SCHULZ, 1918).

jeder Teilung kann die Zelle infolge der Elastizität der Gürtelbänder diesem "Ziel" etwas näher kommen. Das Ergebnis muß eine allmähliche Verbreiterung in transapicaler Richtung und eine Abrundung des Schalenumrisses sein¹).

3. Die Veränderung des Volumens; Kritik der "Varietäten" RICHTER's.

Alle untersuchten Formen lassen erkennen, daß das Volumen während des normalen Entwicklungscyclus abnimmt. Nur "unternormale" Zellen (*Eunotia formica*) zeigen gelegentlich Konstanz des Volumens; obwohl diese Tatsache an sich bemerkenswert ist, kommt ihr doch keine allgemeinere Bedeutung zu, da derartige Zellen zahlreiche Abnormitäten aufweisen, der ganze Vorgang also als mehr oder weniger pathologisch aufgefaßt werden muß. Auch verhalten sich Zellen desselben Klons verschieden.

Demgegenüber sind die Angaben RICHTER'S (1909) für Nitzschia putrida auffallend, bei welcher regelmäßig die Verkürzung der Apical-achse durch Zunahme der "Dicke" derart ausgeglichen werden soll, daß sich Volumskonstanz ergibt²). RICHTER versteht unter "Dicke" offensichtlich die Länge der Pervalvarachse. Das Verhalten der Transapicalachse wird überhaupt nicht untersucht, sondern ihre Länge wird stillschweigend als konstant angenommen. Bei der Beurteilung der Pervalvarachse wird außerdem ihre Veränderung von einer Teilung bis zur nächsten nicht berücksichtigt. Die schematische Fig. 4, welche die angenommene Volumskonstanz veranschaulichen soll, stimmt schlecht mit der Tabelle 7 überein, welche die tatsächlich gemessenen Längen und Breiten wiedergibt. So wird die Breite der längsten Zellen (var. "gigas"3), 46 µ lang) in der Figur mit 3,8 μ , in der Tabelle aber mit 5 μ angegeben. Dadurch kommt dieser Größenklasse bei RICHTER ein zu kleines Volumen zu, das dann im Vergleich zu kleineren Zellen freilich konstant zu bleiben scheint. Bei näherer Betrachtung der Tabelle zeigt sich schließlich, daß z. B. einer Länge von mehr oder weniger $25 \,\mu$ Breiten von $5-10 \,\mu$ entsprechen, daß die gleichen Breitenwerte $(4,5-10 \mu)$ aber auch bei 10-16 μ langen Zellen vor-kommen. Die Tatsachen lassen sich ohne weiteres in die früher aufgestellten Regeln einordnen: die Länge der Pervalvar-

¹) Die gelegentliche Verlängerung der Pervalvarachse (*Eunotia formica*) beruht dagegen auf formativen Einflüssen (Einschiebung neuer Zwischenbänder).

²) RICHTER'S Untersuchungen galten hauptsächlich ernährungsphysiologischen Problemen und sind in dieser Beziehung einwandfrei.

³) Die Bezeichnung von Wuchsformen als Varietäten ist völlig irreführend.

achse bleibt tatsächlich die gleiche (oder nimmt vielleicht etwas ab), doch findet man in großzelligen Kulturen hauptsächlich eben geteilte, daher "schmale" Tochterzellen, in kleinzelligen aber Individuen mit klaffenden Schalen, die in der Teilung gehemmt sind. Die Angaben RICHTER's werden dadurch gegenstandslos.

Somit kann als allgemeine Regel gelten, daß das Volumen im Laufe der Teilungen abnimmt; nur Formen mit abweichendem Teilungsmechanismus wie *Eunotia pectinalis* var. *minor* und unternormal große Zellen können sich anders verhalten.

Der Grad der Abnahme ist bei verschiedenen Formen etwas verschieden und muß im Hinblick auf die Unmöglichkeit, die Größe der Auxosporen oder der Mutterzellen zu verschieben als artspezifisch angesehen werden. Die Unterschiede der Volumia von Auxosporenmutterzellen und Erstlingszellen schwanken im allgemeinen zwischen den Verhältnissen 1:3 und $1:5^{1}$).

Die Abnahme des Volumens erfolgt in verschiedener Weise. Die vorhandenen Typen lassen sich zu einer Reihe mit zwei Extremen gruppieren. Das eine extreme Verhalten stellt *Melosira* (und ähnliche Centrales) dar, wo die Achsen der Schalen gleichwertig sind und die Länge der Pervalvarachse deutlich abnimmt. Das Volumen ändert sich hier quadratisch mit dem Schalenradius plus einer durch die Veränderung der Pervalvarachse bedingten Korrektur. Das andere Extrem bilden Formen wie *Eunotia formica* mit stark betonter Apicalachse und konstanter Länge der Pervalvarachse, deren Volumen im lin earen Verhältnis zur Apicalachse plus einer durch die (geringfügige) Verkürzung der Transapicalachse notwendigen Korrektur sinkt. Zwischen diesen Grenzfällen ordnen sich jene Formen ein, deren Transapical- und Pervalvarachsen sich in verschiedenem Maße an der Volumenveränderung beteiligen²).

4. Die sog. "Plasmodien"; panzerlose Zellen; "Innenschalen".

RICHTER (1909) gibt von *Nitzschia putrida* an, daß unter bestimmten Bedingungen in Kulturen die Schalen kleiner Zellen abgeworfen werden, die Protoplasten austreten und sich zu Plasmodien ver-

¹) Genaue Berechnungen sind infolge der komplizierten Zellformen nicht durchführbar. Die allgemeinen Verhältnisse lassen sich jedoch leicht aus der Aufzeichnung einiger Formen auf Millimeterpapier erkennen.

²) Es wäre interessant, jene höchst eigentümlichen dreistrahligen, zentrisch gebauten Formen von *Fragilaria pinnata* und *construens* zu untersuchen. Ihre Volumenabnahme müßte wie bei *Melosira* erfolgen. Andererseits scheinen sie in die gewöhnliche zygomorphe Form übergehen zu können (?).

einigen, die amöboide Bewegung zeigen. Diese an sich höchst unwahrscheinliche Angabe bezweifelt bereits BRIEGER (1924) und weist auf die Möglichkeit einer Verunreinigung der Kulturen durch Amöben hin; da *Nitzschia pudrida* heterotroph ist und keine Chromatophoren besitzt, ist eine derartige Verwechslung nicht ausgeschlossen. In der Form, wie RICHTER die Erscheinung schildert — ohne Beweise oder cytologische Daten zu bringen und ohne die Entwicklungsgeschichte verfolgt zu haben — ist sie tatsächlich unglaubhaft. Es gibt jedoch Vorgänge, die eine gewisse, wenn auch nur ganz äußerliche Ähnlichkeit mit Plasmodienbildung besitzen. Manche

Es gibt jedoch Vorgänge, die eine gewisse, wenn auch nur ganz äußerliche Ähnlichkeit mit Plasmodienbildung besitzen. Manche marine Arten (*Licmophora, Navicula, Fragilaria*) verlieren bei Kultur auf Agar die Fähigkeit zur Ausbildung der Kieselschalen und nehmen dann mehr oder weniger unregelmäßige Formen an. BACHRACH und LEFÉVRE (1929) stellten hierüber eingehende Untersuchungen an (ohne allerdings die näheren Zusammenhänge klären zu können); ich kann diese Tatsachen an *Licmophora, Navicula* und anderen (unbestimmten) marinen Arten bestätigen (1930 a). Die Degeneration, als welche diese Art des Wachstums bezeichnet werden muß, stellt sich bei Kultur auf SCHREIBER-Agar ein, läßt sich aber in den Anfangsstadien durch Übertragung in SCHREIBER-Nährlösung rückgängig machen. In Wirklichkeit handelt es sich nicht um nackte Protoplasten, sondern um mit einer zarten Hülle umgebene Gebilde, die anfangs noch die für die betreffende Art charakteristische Gestalt beibehalten, später aber ganz unregelmäßige Formen annehmen. Die Membranhülle geht wohl auf die Pektinmembran zurück (LIE-BISCH), die sich innerhalb des Kieselpanzers normaler Zellen befindet. Eine amöboide Bewegung findet unter keinen Umständen statt. Doch beobachteten BachRACH und LEFÉVRE an wenig veränderten, aber panzerlosen Zellen Beweglichkeit mittels des Raphemechanismus.

Da auch RICHTER'S Nitzschia marin ist, ist es wahrscheinlich, daß seine Angaben auf der Verkennung teils solcher panzerloser Zellen, teils in die Kulturen geratener Amöben beruhen.

Der gesamte Erscheinungskomplex ist noch wenig geklärt, steht aber jedenfalls außerhalb des Rahmens des normalen Formwechsels.

Bei vielen Formen tritt unter "ungünstigen" Bedingungen eine lang bekannte, eigentümliche Bildung sog. Innenschalen ein; ohne daß eine Teilung erfolgt, entstehen innerhalb der Schalen weitere Schalen, wobei in extremen Fällen mehrfache Ineinanderschachtelungen zustande kommen (eingehende Besprechung und Literatur bei HUSTEDT 1927). Diese Erscheinung, die sich morphologisch als eine Häutung darstellt, hat für den normalen Formwechsel keine Bedeutung, ist aber insofern von grundsätzlichem Interesse, als sie zeigt, daß die Bildung von Schalen nicht an die Zellteilung gebunden ist. Manchmal sind die inneren Schalen auch durch ihre von den normalen abweichende Ausbildung und als Beispiel für die Plastizität der Organisation bemerkenswert. Wie Freilandbeobachtungen und Kulturversuche (GEITLER 1927 c, LIE-BISCH 1929) zeigen, handelt es sich wohl allgemein um Depressionszustände, die durch mangelhafte anorganische Ernährung hervorgerufen werden. Sie lassen sich jederzeit durch Übertragung in geeignete Nährlösung rückgängig machen¹). Von meinen hier besprochenen Formen trat Innenschalenbildung nur bei *Eunotia formica* ein, und zwar bezeichnenderweise in zwei Torfkulturen, die drei Monate ohne überimpft zu werden stehen gelassen worden waren.

5. Gestaltsveränderungen und systematische Praxis.

Der Kenntnis der Regeln und Gesetzmäßigkeiten der Gestaltsveränderungen während der Entwicklung kommt eine wesentliche Bedeutung für die Systematik zu. Die Nichtbeachtung der fundamentalen Tatsache, daß kleinere Zellen anders aussehen als größere der gleichen Art, führt zu der falschen Aufstellung von Arten, Varietäten und Formen. Tatsächlich ist die systematisch-floristische Literatur reich an solchen willkürlich und ohne tieferes Verständnis aufgestellten Formen, die nicht nur einen unerfreulichen Ballast bedeuten, sondern direkt irreführen²). Im Gegensatz zu anderen systematischen Gruppen, wo manche Abgrenzungen mehr oder weniger subjektiv sind, liegt bei den Diatomeen — soweit es sich um die hier behandelten Probleme handelt — die Sache ganz anders; es ist nur eine Frage der Gründlichkeit der Untersuchung festzustellen, ob zwei Formen zusammengehören oder nicht.

Es ist klar, daß die hier geschilderten Zusammenhänge nicht schematisch verwendet werden dürfen. Beispielsweise wird es zwar den Verdacht erwecken, daß eine relativ schmale Form mit mittlerer Auftreibung und eine kleinere, relativ breitere ohne diese

¹) CHOLNOKY (1927c) faßt jedoch den Vorgang als Cystenbildung auf, die durch reichliche organische Ernährung bewirkt werden soll.

²) Erst HUSTEDT hat in neuester Zeit hier gründlich und mit großem morphologischem Takt aufgeräumt. Es ist bemerkenswert, daß HUSTEDT von ganz anderen Voraussetzungen ausgehend in der Praxis zu den gleichen Auffassungen kommt, wie sie hier ausgesprochen werden.

Auftreibung nur Entwicklungsstadien desselben Typus sind; gesichert kann die Auffassung aber erst durch eine eingehende Untersuchung werden. Denn es ist möglich, daß tatsächlich einmal zwei verschiedene Formen vorliegen, deren eine die mittlere Auftreibung, wenn auch abgeschwächt, beibehält, während die andere Auxosporen ohne eine solche Auftreibung bildet. Auf jeden Fall ist die Beachtung der korrelativen Größenveränderungen heuristisch wertvoll.

Es ergibt sich daraus das allgemeine Postulat — das freilich noch lange ein pium desiderium bleiben wird und aus praktischen Gründen vielfach auch bleiben muß —, daß für jede Form mindestens die Kardinalpunkte der Entwicklung, also die Auxosporen und ihre Mutterzellen untersucht werden. Wünschenswert ist es allerdings auch, unternormalgroße Zellen zu berücksichtigen.

Es folgt hieraus weiter, daß die Art der Abfassung der Diagnosen, wie sie zur Zeit allgemein üblich ist, nicht einwandfrei ist. Wenn nur die Längen- und Breitenvariation angegeben wird (diese übrigens meist nicht vollständig), ohne zu berücksichtigen, welche Längen welchen Breiten zugeordnet sind, müssen daraus vielfach Irrtümer entstehen. Einer der häufigsten besteht darin, daß die Diagnosen Sammelarten umfassen.

c) Die Bedeutung der Zellgröße.

1. Die Beziehungen zwischen Zellgröße und Organisation.

Bereits aus den früher besprochenen fünf Regeln folgt, daß die Zellgröße bis zu einem gewissen Grade bestimmend auf die äußere Gestalt wirkt. Sie spielt jedoch auch eine sehr wesentliche Rolle bei der Ausgestaltung des Zellinhaltes. Große Zellen von Cocconeis placentula var. lineata besitzen stark gelappte Chromatophoren mit zahlreichen Pyrenoiden und hufeisen- bis ringförmige Kerne, in kleinen Zellen sind die Chromatophoren und Kerne einfacher gestaltet und die Zahl der Pyrenoide ist geringer. Bei Meridion, Diatoma und wohl allen Diatomeen mit zahlreichen kleinen Chromatophorenscheiben nimmt die Größe der Chromatophoren nur wenig, ihre Zahl aber stark ab. Die beiden Chromatophoren von Nitzschia fonticola sind in kleinen Zellen oft anders als in großen gelagert: in großen Zellen befinden sie sich an derselben Gürtelseite, in kleinen Zellen liegt der eine Chromatophor dem einen, der andere dem anderen Gürtel an und zwar derart verschoben, daß die Verbindungslinie der Chromatophoren mit der Schalendiagonale zusammenfällt. Diese Anordnung findet sich bei manchen kleinzelligen *Nitzschia-* und auch bei *Navicula-*Arten konstant, bei größeren Arten aber niemals.

Arten aber niemals. Solche Erscheinungen, wie sie Cocconeis und Meridion zeigen, sind aus der allgemeinen Gesetzmäßigkeit verständlich, daß kleine Organe oder Organellen nicht geometrische Verkleinerungen großer darstellen, sondern Vereinfachungen erleiden. Das Verhalten von Nitzschia beruht außerdem auf dem Raummangel, der sich in kleinen Zellen einstellt. Da die Zellverkleinerung hauptsächlich auf der Verkürzung der Apicalachse beruht, also gewissermaßen ein dimensional erfolgt, Kern und Chromatophoren aber dreidimensionale Gebilde sind, die nicht in gleichem Maße kleiner werden als es der Einengung des Zellraumes entspricht, müssen Verschiebungen eintreten. In großen Zellen sind die einseitig gelagerten Chromatophoren soweit voneinander entfernt, daß dem Keru in einer mittleren Plasmabrücke genügend Raum zur Verfügung steht, um die für Diatomeen im allgemeinen charakteristische Lage im Zentrum der Zelle einzunehmen. In kleinen Zellen rücken die Chromatophoren, wenn sie einseitig liegen, gegen die Mitte zusammen, da sie in den spitzen Enden keinen Platz finden. Die Folge davon ist, daß der Kern dem gegenüberliegenden Gürtel angepreßt wird. Die andere "Möglichkeit" sich mit den beschränkten Raumverhältnissen abzufinden ist die Chromatophorenverschiebung auf gegenüberliegende Seiten, wobei der Kern seine zentrale Lage beibehalten kann.

Diese Verhältnisse, die sich am leichtesten anthropomorphistisch darstellen lassen, haben in Wirklichkeit ihre guten physikalischen Gründe. Mit der Verkleinerung verändert sich die Oberflächenspannung, die Kapillarwirkung, die Wirkung der Viskosität, mit der relativen Zunahme der Oberfläche steigt die Adsorption u. a. m.; schließlich rücken kleine Organellen der Molekülgröße näher. Es ist eine allgemeine Erscheinung, daß Kerne, Chromatophoren, Pyrenoide und andere Organellen nicht unter eine bestimmte Größe sinken können (SACHS 1893, MÖBIUS 1920, GEITLER 1930). Andererseits wird auch eine obere Größengrenze nicht überschritten. Es folgt daraus, daß einer bestimmten Organisation, sei es eines Zellbestandteiles oder einer ganzen Zelle oder einer vielzelligen Pflanze oder eines Tieres eine mittlere Größe zugeordnet ist. Solche Betrachtungen führen zu dem Schluß (SACHS 1893), "daß die Organisation der Spezies oder eines Organes nur durch seine Größe verständlich, sozusagen gerechtfertigt wird; ein Satz, den man auch umkehren kann, indem man sagt, die Größe wird nur durch die Organisation verständlich".

Derartige Gedankengänge sind eigentlich Selbstverständlichkeiten; sie werden dennoch nicht immer beachtet. Gerade die Diatomeen fordern gewissermaßen zu ihrer Anwendung heraus. In Wirklichkeit ist das Verhalten der Diatomeen nur ein Spezialfall eines allgemeinen Erscheinungskomplexes. Auf Fig. 124 sind die Blätter eines blühenden Exemplares von *Geum urbanum* abgebildet. Die oberen Blätter sind nicht nur verkleinert, sondern auch in der Gestalt gegenüber den unteren vereinfacht¹).

Beim Vergleich großer und kleiner Zellen derselben Art sind die durch die Zellgröße bedingten Unterschiede meist geringfügig; die artspezifische Organisation überwiegt hier alles andere. Ein viel auffälligeres Verhalten ergibt sich beim Vergleich verschiedener Arten untereinander. Ganz allgemein ist der Zellbau eine Kompromißbildung zwischen der angestammten Organisation und den durch die Größe bedingten physikalichen Faktoren. Manche Eigentümlichkeiten, die sonst unverständlich bleiben, lassen sich auf diese Weise dem Verständnis näherbringen.

Die anschaulichsten Beispiele bieten die Chromatophoren. Für die Gattung Navicula ist im allgemeinen der Besitz von zwei gürtelständigen Chromatophoren charakteristisch. Bei kleinen Arten sind sie häufig in der an Nitzschia fonticola geschilderten Weise gegeneinander verschoben. Die extrem kleine Navicula seminulum besitzt nur ein en ein zig en schalenständigen Chromatophor²). Bei großzelligen Nitzschia-Arten kommen zwei, vier oder mehr Chromatophoren vor; kleinzellige Arten besitzen immer nur zwei Chromatophoren. Solche Beispiele lassen sich beliebig vermehren. Es ist aber zu beachten, daß die Verhältnisse nicht umkehrbar sind: große Formen können Eigentümlichkeiten zeigen, die auch kleinen zukommen, kleine Arten können aber keine Bauverhältnisse aufweisen, die eine beträchtliche Größe zur Voraussetzung haben.

Als Folge des Raummangels, den Kern, Chromatophor und ein in ihm eingebettetes, nach innen vorspringendes Pyrenoid verursachen, ergibt sich bei *Navicula seminulum* eine Herausdrehung von Kern und Pyrenoid aus ihrer sonst "normalen" Lage. Ganz ähnlich ver-

¹) Fast jede Blütenpflanze kann diese allbekannte Tatsache in mehr oder weniger anschaulicher Weise zeigen.

²) Wahrscheinlich auch Navicula atomoides; meine Bestimmung ist nicht sicher.

hält sich Achnanthes lanceolata, deren Chromatophor fast eine Mittelstellung zwischen Gürtel- und Schalenlage einnimmt. Bei Cocconeis placentula (vgl. auch die Figuren bei GEITLER, 1930 c) sind die groß-



Fig. 124. Blätter eines blühenden Exemplars von Geum urbanum, in der Reihenfolge von unten nach aufwärts numeriert; 5a, 5b und 6a, 6b sind die Blätter von Seitenzweigen.

zelligeren Varietäten — abgesehen von der komplizierteren Form der Chromatophoren und Kerne und der höheren Zahl der Pyrenoide dadurch charakterisiert, daß der Kern im Zentrum liegt. Diese Lagerung des Kernes ist hier (und in anderen Fällen) nur durch das Vorhandensein eines Ausschnittes im Chromatophor oberhalb der Stelle, wo sich der Kern befindet, ermöglicht¹). Aus dem Raummangel, der in der Zelle herrscht, wird es auch verständlich, daß während der vegetativen Teilung der Kern auf die Gürtelseite rückt, da der sich teilende Chromatophor den übrigen Raum okkupiert. Bei der Reduktionsteilung unterbleibt die Kernwanderung, da der Chromatophor keine Teilung erfährt.

Es ist selbstverständlich, daß sich nicht alle Eigenheiten des Baues und der Lage der Chromatophoren — ganz abgesehen von der ja in erster Linie bestimmenden artspezifischen Organisation aus der Größe verstehen lassen. So hat MERESCHKOWSKY (1904) zwei "Gesetze" (ich würde lieber von Regeln sprechen) aufgestellt, die für die Morphologie der Chromatophoren von Bedeutung sind; 1. "L'endochrome a une tendance à recouvrir la surface du frustule de manière à laisser le raphé ou autres ouvertures dans les parois de la cellule autant que possible à découvert, afin de favoriser le contact du plasma avec les objets exérieurs et par conséquent le mouvement des Diatomées." 2. "Les stades de développement d'un organisme, de passagers et temporaires, peuvent graduellement devenir permanents et occasionner ainsi une évolution accélérée en produisant des changements subits et considérables dans la structure d'un organisme adulte". Diese Regeln reichen aber in vielen Fällen zur Erklärung der tatsächlichen Verhältnisse nicht aus, da ihnen die Wirkung der physikalischen Faktoren übergeordnet ist.

2. Der Größenfaktor und die Auslösung der sexuellen Fortpflanzung und Auxosporenbildung.

Kultiviert man Navicula seminulum oder Gomphonema parvulum unter optimalen Bedingungen auf alkalischem Knop-Agar, so erfolgt beim Erreichen einer bestimmten Zellgröße sexuelle Fortpflanzung und Auxosporenbildung. Abgesehen von der Zellgröße ist hierbei keine Änderung irgendwelcher Faktoren eingetreten. Ähnliche Ergebnisse hat schon MIQUEL (1892) erhalten, KLEBS meint jedoch (1900, S. 156), daß sie nicht beweiskräftig wären, "weil MIQUEL nicht daran gedacht hat, daß das Substrat durch die Dia-

¹) Die wechselnden Kerngestalten lassen sich übrigens unmittelbar aus der verschiedenen Oberflächenspannung verstehen, ebenso die Tatsache, daß die Kerne nur bei großzelligen Arten in Plasmafäden aufgehängt sind, bei kleinen aber in einer einheitlichen Plasmaansammlung liegen. Derartige Beispiele zeigen besonders anschaulich auch *Spirogyra*-Arten.

tomeen selbst verändert wird". Dieser Einwand ist für meine Versuche nicht stichhaltig, da wiederholt Überimpfungen vorgenommen wurden — das Verhalten bei der Auxosporenbildung ist gerade in dieser Hinsicht sehr bezeichnend (vgl. die ausführliche Darstellung im experimentellen Teil) — und da nicht einzusehen wäre, weshalb ausschließlich Zellen einer bestimmten Größenklasse das Substrat verändern sollten.

KLEBS, der die bekannten Untersuchungen über die Wirkung der Außenfaktoren auf die Fortpflanzung und allgemein auf den Formwechsel anstellte und damit diese Probleme zum erstenmal einer kausalen Betrachtungsweise zuführte, lenkte begreiflicherweise sein Augenmerk auch auf die Diatomeen, ohne jedoch mit ihnen zu experimentieren. Es ist aus manchen Stellen seiner Werke erkennbar, daß sie ihm einen "Stein des Anstoßes" bedeuteten; denn ihr starres Verhalten und die sichtliche Abhängigkeit der Auxosporenbildung von der Zellgröße stimmten nicht zu den allgemeinen Gesetzmäßigkeiten, die sich aus dem Verhalten seiner Objekte ergaben.

KLEBS konnte allerdings noch schreiben (1903, S. 31): "Die Theorie der Auxosporenbildung ist . . . noch durchaus unsicher und unbewiesen." Eine derartige Stellungnahme ist gewiß nicht mehr möglich. Die maßgebende Rolle des Größenfaktors zeigen ja nicht nur Kulturversuche, sondern auch Freilandbeobachtungen überzeugend, die, wenn man die hier mitgeteilten und die älteren Angaben zusammennimmt, in einer solchen Fülle vorliegen, daß sie nicht übergangen werden können. Es sei besonders auf *Cocconeis placentula* hingewiesen, die im Lunzer Seebach während mehrerer Jahre unter verschiedenen chemischen und physikalischen Bedingungen beobachtet wurde: während Hochwässern, die besonders im Fall ihrer Entstehung durch Schmelzwasser eine starke Konzentrationserniedrigung zur Folge haben, und bei Niedrigwasser mit gegenteiliger Wirkung; bei Wintertemperaturen von $0-2^{\circ}$ C und geringer Lichtintensität, und im Sommer bei Temperaturen bis 11° C; an Stellen langsamer und an Stellen stärkster Strömung. Immer blieb das Verhalten das gleiche.

Aus allen Kulturversuchen und Freilandbeobachtungen ergibt sich, daß eine bestimmte — für jede Art innerhalb charakteristischer Grenzen schwankende — Zellgröße eine notwendige Voraussetzung der sexuellen Fortpflanzung und der Auxosporenbildung ist. Sind die sonstigen (weiter unten erörterten) Bedingungen derart, daß sie die Fortpflanzung nicht verhindern, so wirkt die Zellgröße an sich als auslösender Faktor. Die Sachlage kann auch umgekehrt formuliert werden: ist die "richtige" Zellgröße nicht realisiert, so gibt es keine anderen Bedingungen welcher Art immer, die die Fortpflanzung auslösen könnten.

Es ist dabei selbstverständlich, daß die Zellgröße nur als der sichtbare Ausdruck eines inneren, seinem Wesen nach völlig unbekannten physiologischen Zustands aufgefaßt werden kann ¹). Diese "physiologische Disposition" steht in einem gewissen Gegensatz zu jenen Komplexen auslösender Ursachen, die als Außenfaktoren bezeichnet werden. Während KLEBS neben der "spezifischen Struktur" (z. Z. wäre der Ausdruck Genotypus geläufiger) nur solche Außenfaktoren gelten läßt, zeigt sich neuerdings eine Neigung, die Wirksamkeit besonderer innerer "physiologischer Zustände" gelten zu lassen (Czurda, 1930, MAINX, 1931). Es wird im allgemeinen durch diese Formulierung nur eine Verschiebung des Problems erreicht, da, sofern unter der inneren Disposition nicht die spezifische Stuktur verstanden wird, diese Disposition durch Außenfaktoren abänderbar sein muß. Eine wesentliche gedankliche Schwierigkeit ergibt sich dabei aus der Frage, wo man die Grenze zwischen spezifischen Eigentümlichkeiten und veränderlichen physiologischen Zuständen ziehen soll.

In dieser Hinsicht zeigen die Diatomeen das eindeutigste Verhalten: der als Größenfaktor bezeichnete Erscheinungskomplex kann den Außenfaktoren im üblichen Sinn gegenübergestellt werden. KLEBS (1903, S. 31) schreibt als Erklärung des PFEFFER'schen Begriffs der "Selbstregulation" (den er nicht anerkennt): "In der spezifischen Struktur des Organismus, z. B. eines Pilzes, muß eine Einrichtung vorhanden sein, durch die nach einer gewissen Zeit des Wachstums bei unveränderten äußeren Bedingungen eine innere Veränderung erfolgt, die die Fortpflanzung auslöst." Dieser Fall erscheint bei den Diatomeen tatsächlich realisiert.

Bei genauerem Zusehen zeigt sich allerdings, daß zur Auslösung der Auxosporenbildung das Erreichen einer bestimmten Zellgröße nicht genügt. Zieht man *Navicula seminulum* auf alkalischem Knop-Agar mit 1 proz. NaCl-Zusatz, so erfolgt optimales Wachstum,

¹) Vielleicht drückt sich dieser auch in einer Verschiebung der Kernplasmarelation aus. Infolge der komplizierten Zellformen und der großen und zahlreichen Fehlerquellen ist ein sicherer Nachweis nicht möglich. Bei *Cocconeis placentula* und *Gomphonema parvulum* scheint es, daß das Kernvolumen etwas weniger als das Plasmavolumen abnimmt.

Archiv für Protistenkunde. Bd. LXXVIII.

die Auxosporenbildung unterbleibt aber in Zellen sämtlicher Größenklassen; da die Verkleinerung weitergeht, tritt schließlich allgemeines Absterben ein. Werden auf NaCl kultivierte Zellen "richtiger" Größe auf gewöhnliches Medium gebracht, so erfolgt sofort Auxosporenbildung. Dies zeigt — wie ja auch die Tatsache des optimalen Wachstums — daß die NaCl-Kultur keine Schädigung an sich darstellt. Ähnliche Ergebnisse lassen sich auch durch verschiedene Dosierung der Lichtintensität erzielen. Zieht man bei derartigen Versuchen den Größenfaktor nicht in Betracht, so ergibt sich scheinbar eine glatte Auslösung durch Außenfaktoren.

CHOLNOKY (1928) kommt durch Beobachtungen an der in Salinen wachsenden Anomoeoneis sculpta zu dem Schluß, daß Aussüßung des Salinenwassers die Auslösung der Auxosporenbildung bewirkt. Dies ist ein ganz ähnlicher Vorgang wie die Übertragung von NaCl-Agar auf gewöhliches Medium. Den Größenfaktor berücksichtigt CHOLNOKY nicht, nimmt aber zur Erklärung der Tatsache, daß nicht alle Zellen Auxosporen bilden eine innere Disposition an. SCHREIBER (1930)¹) stellte sehr genaue Kulturversuche mit der marinen, euryhalinen Melosira nummuloides (einer zentrischen Diatomee) an. Sie zeigen, daß sich Auxosporenbildung durch Übertragung in Medium niedrigerer Konzentration auslösen läßt; es kommt dabei nicht auf die absolute Höhe der Konzentration, sondern nur auf die Unterschiede an. In analoger Weise läßt sich durch Übertragung auf ein Medium höheren Salzgehalts die Auxosporenbildung verhindern (das gleiche ist bei Navicula seminulum der Fall). Den Größenfaktor hat SCHREIBER nicht näher studiert, seine wahrscheinliche Wirksamkeit wird aber anerkannt (p. 337; p. 338 liest man von einer "innerer Bereitschaft" der Zellen).

Das gemeinsame der Befunde CHOLNOKY'S, SCHREIBER'S und meiner NaCl-Versuche ist wohl darin zu sehen, daß die osmotischen Veränderungen, also der wechselnde Turgordruck auslösend wirkt. Daß auch das Licht über den Weg der Assimilation durch Ab- und Aufbau osmotisch verschieden wirksamer Assimilate von Bedeutung ist (wie schon Schreiber vermutet), zeigen meine Lichtversuche.

Osmotische Veränderungen wirken aber auch an Zellen von geeigneter Größe nicht auslösend, wenn nicht die für das allgemeine

¹) Die Untersuchungen stammen aus den Jahren 1925 und 1926, wurden also unabhängig von CHOLNOKY vorgenommen. Ebenso waren meine NaCl- und Lichtversuche (1930 c) von Schreiber's — erst später veröffentlichten — Versuchen unbeeinflußt.

Wachstum wichtigen Faktoren realisiert sind $(p_H$ -Wert, Lichtstärke, Nährstoffe, Temperatur). Die Beobachtungen an Kulturen wie im Freiland zeigen, daß die Auxosporenbildung um so lebhafter erfolgt, je intensiver das vegetative Wachstum ist¹).

Alle Auslösungsversuche müssen aber versagen, wenn nicht die geeignete Zellgröße gegeben ist. Copulation und Auxosporenbildung treten erst ein infolge des Zusammenspiels von der durch die Zellgröße verursachten inneren physiologischen Disposition und der durch die Außenbedingungen geschaffenen, letzten Endes sich wieder im Inneren auswirkenden (z. B. sich im Turgordruck äußernden) Situation. Man kann auch sagen, daß der Größenfaktor die Copulation und Auxosporenbildung kontrolliert.

Die bei anderen Protisten wahrscheinlich vorhandenen, als innere Disposition erschlossenen Zustände finden bei den Diatomeen ihren morphologischen Ausdruck in der Zellgröße, sind also sozusagen "greifbarer", wenn ihr Wesen auch vorläufig genau so unbekannt wie in anderen Fällen bleibt. KLEBS wirft als Gedankenexperiment die Frage auf, welches die Bedingungen wären, die Auxosporenbildung auslösen würden, falls man Diatomeenzellen von ihrem verkieselten Panzer befreien könnte, wenn sie also wachstumsfähig wären und dadurch der Einfluß der Zellgröße wegfiele²). KLEBS meint, daß man erst dann die Frage nach den auslösenden Ursachen überhaupt richtig stellen könne. Aus der jetzigen Sachlage ergibt sich, daß man folgende Bedingungen herstellen müßte: 1. die von KLEBS ins Auge gefaßten Außenbedingungen (z. B. veränderte Konzentration); 2. Bedingungen, die in den panzerlosen Zellen jenen inneren Zustand verursachen, den bei normal beschalten Zellen

¹) Es besteht also nicht wie in anderen Fällen ein Antagonismus zwischen vegetativem Wachstum (allgemein charakterisiert durch reichliche anorganische Ernährung) und sexueller Fortpflanzung (Mangel von N, P, bei entsprechender Lichtintensität Stapelung von Assimilaten). CZURDA und MAINX betonen neuerdings eine ähnliche Auffassung für Chlorophyceen. Doch lassen sich die Verhältnisse dieser Formen nicht unmittelbar mit den der Diatomeen vergleichen. Es ist außerdem besonders zwischen Vorbehandlung und den während der Copulation herrschenden Bedingungen zu unterscheiden. Alle Freilandbeobachtungen deuten bei Conjugaten, Oedogonium, Sphaeroplea u. a. darauf hin, daß zur Zeit der eigentlichen Fortpflanzungsphase die Assimilatstapelung über die anorganische Ernährung überwiegt.

²) Solche panzerlose Diatomeen sind tatsächlich bekannt geworden (vgl. S. 185); da sie offenbar Degenerationsstadien darstellen, lassen sie sich kaum weiter verwenden.

die Zellgröße hervorruft. Dabei zeigt sich, daß sich der als innere Bedingungen erscheinende Komplex — wenigstens gedanklich — in Außenfaktoren auflösen läßt. In diesem Sinn kann man mit KLEBS sagen, daß die Verkieselung der Schalen und ihre Konsequenzen auch nur Außenbedingungen sind, und daß sich die Diatomeen nicht prinzipiell von anderen Organismen unterscheiden. Nicht nur der Kürze des Ausdrucks zuliebe, sondern um den nicht wegleugbaren Unterschied im "Grad der Äußerlichkeit" der Faktoren zu betonen, kann der Eintritt der sexuellen Fortpflanzung bei den Diatomeen als auf einem Zusammenspiel zwischen inneren und äußeren Faktoren beruhend verstanden werden.

d) Sexuelle Fortpflanzung und Auxosporenbildung.

1. Allgemeines.

Die sexuelle Fortpflanzung ist bei den pennaten Diatomeen in allen Fällen mit der Bildung von Auxosporen verbunden: entsteht überhaupt eine Zygote, so entwickelt sie sich weiter zur Auxospore (sofern nicht ungünstige, den Lebensprozeß als solchen bedrohende Bedingungen eintreten). Das Auswachsen der Zygote zur Auxospore ist in der Organisation der pennaten Diatomeen ein für allemal fixiert; in ganz ähnlicher Weise ist schließlich auch das Schicksal der Zygoten bei anderen Protisten determiniert: so können Zygoten mancher Chlorophyceen nur zu Dauerzellen und nicht etwa zu Schwärmern werden. Umgekehrt ist aber Auxosporenbildung ohne Sexualakt möglich. Bei den pennaten Diatomeen treten solche Fälle allerdings an Zahl zurück (*Cocconeis*, fakultativ bei *Cymbella ventricosa* var. 1), bei den Centrales scheinen sie die Regel zu sein. So besteht bei *Melosira nummuloides* die Auxosporenbildung in einer einfachen Vergrößerung des Protoplasten unter Sprengung der Schalen der Mutterzellen; autogame Kernverschmelzungen sind hier sicher nicht vorhanden. Bei der Auxosporenbildung der zentrischen Diatomee *Chaetoceras* soll allerdings nach PERSIDSKY (1929) Autogamie erfolgen (vgl. aber die Einleitung).

Die Zygote ist bei vielen (wohl den meisten) Formen ein distinktes morphologisches Gebilde mit einer eigenen Membran, die beim späteren Wachstum aufreißt; die Membranteile hängen dann als "Kappen" an den Enden der Auxosporen. CHOLNOKY (1927 a) hat zuerst auf diese Verhältnisse hingewiesen. In anderen Fällen geht das Verschmelzungsprodukt der Gameten allmählich in die Auxospore über, ohne daß ein bestimmtes Stadium als Zygote im morphologischen Sinn bezeichnet werden könnte (Cocconeis).

Anscheinend die meisten Pennales bilden zwei Gameten. Übereinstimmend mit KARSTEN, OLTMANNS und HUSTEDT glaube auch ich, daß dies der phylogenetisch ursprünglichere Fall ist; Bildung von nur einen Gameten erscheint abgeleitet¹) und das gleiche gilt natürlich von Autogamie und Parthenogenese. Außerdem kommt wohl Apomoxis vor (vgl. das nächste Kap.). Ob rein vegetative Auxosporenbildung, wie sie für die Centrales charakteristisch ist, auch bei den Pennales auftritt, ist noch ungewiß.

Daß auch der relativ ursprüngliche Fall der Bildung von zwei Gameten bereits abgeleitet ist, folgt unmittelbar aus der Bildung von vier Tetradenkernen bei der Reduktionsteilung. Bei Gomphonema olivaceum aus dem Traunsee beobachtete ich als seltene Ausnahme anscheinend überzählige Gameten: in manchen Mutterzellen lagen drei statt zwei Protoplasten; diese Zellen schienen geschädigt und fielen durch ihre geringe Größe auf. KARSTEN (1896, Taf. VIII, Fig. 29, 30) beobachtete ähnliches an Navicula scopulorum²).

In großen Zügen lassen sich die Typen der Auxosporenbildung folgendermaßen gruppieren (unter Berücksichtigung des Verhaltens der Gameten und der Art des Auxosporenwachstums werden weitere Unterteilungen nötig; vgl. das vorletzte Kapitel).

1. Aus zwei Mutterzellen mit je zwei Gameten entstehen durch Kopulation zwei Auxosporen: Normalfall.

2. Aus zwei Mutterzellen mit je einem Gameten entsteht durch Kopulation eine Auxospore.

3. Aus einer Mutterzelle entsteht durch Automixis eine Auxospore (Beispiel: *Amphora Normani*).

4. Aus einer Mutterzelle entstehen ohne Sexualakt zwei Auxosporen (Beispiele: Rhabdonema arcuatum, Synedra affinis).

5. Aus einer Mutterzelle entsteht ohne Sexualakt eine Auxospore (Beispiel: *Cocconeis placentula* var. *lineata* — parthenogenetisch; Centrales).

Die unter 1 und 2 fallenden Typen werden ausführlich im übernächsten Kapitel besprochen; auf die unter 3-5 zusammengefaßten Fälle sei im folgenden näher eingegangen.

¹) Der Richtungskörper bei Cocconeis placentula, pediculus und Navicula seminulum ist ein zweiter reduzierter Gamet.

²) PASCHER (1932) beobachtete neuerdings bei einer Nitzschia vier Gameten.

2. Automixis, Apomixis, vegetative Auxosporenbildung.

Bei Amphora Normani (GEITLER, 1928) entsteht aus einer einzigen Mutterzelle eine Auxospore. Der Protoplast erfährt eine Kontraktion, es treten zwei Kerne und zwei Chromatophoren auf (die vegetativen Zellen führen nur einen Chromatophor). Unter Aufklappen der Schalen und unter Gallertbildung wächst der Protoplast zur Auxospore heran. An Stelle der beiden Kerne mit je einem Nucleolus ist in älteren Stadien nur ein Kern mit zwei Nucleolen und in der fertiggestellten Auxospore schließlich ein Kern mit einem einzigen Nucleolus vorhanden.

Das Verhalten von Amphora Normani ist demnach als Autogamie aufzufassen. Dabei muß angenommen werden, daß eine Kernteilung übersehen wurde und daß zwei Kerne degenerieren; jede Reduktionsteilung spielt sich ja in zwei Teilungsschritten ab, deren Ergebnis vier Kerne sind. Wahrscheinlich copulieren die Enkel-(nicht die Tochter-) Kerne. Als Rudiment der Zellteilung erfolgt eine Teilung des Chromatophors.

Dieser Fall ist am besten studiert, obwohl die Untersuchung infolge der geringen Größe des Objekts und der Spärlichkeit mancher Stadien manche Lücken aufweist. Noch mehr gilt dies von anderen Angaben über Autogamie. Bei *Libellus constrictus* (KARSTEN, 1896) legen sich zwei Mutterzellen aneinander; in jeder Zelle erfolgt eine Kernteilung, hierauf Verschmelzung der Kerne und schließlich Auswachsen der Auxospore. Der eine Teilungsschritt der Reduktionsteilung wurde also übersehen. Auffallenderweise sah KARSTEN auch Mutterzellen mit geteiltem Inhalt, die offenbar Gameten waren. Es scheint — auch nach KARSTEN's Abbildungen —, daß sich *Libellus constrictus* gar nicht autogam verhält, sondern daß normale Copulation zwischen je zwei Gameten erfolgt. Infolge der Schnelligkeit des Ablaufs der Copulation bei manchen Formen ist ein Übersehen leicht möglich, wenn das Material nicht sehr reichhaltig ist.

Bei Synedra affinis (KARSTEN, 1897) läuft in einer Mutterzelle eine gewöhnliche vegetative Teilung ab, bei der aber die Schalenbildung unterbleibt und die Tochterprotoplasten zu Auxosporen heranwachsen. Während der Streckung wurde in manchen Fällen an kürzeren Individuen (die vielleicht zu einer anderen Form gehörten?) zwei Kerne beobachtet, die später miteinander verschmelzen sollen. Die Kernteilung selbst und auch die Verschmelzung wurde jedoch nicht beobachtet. Handelt es sich tatsächlich um Autogamie, so müßte noch eine zweite (übersehene) Kernteilung ablaufen. Es ist aber viel wahrscheinlicher, daß die Auxosporen rein vegetativ entstehen (wie bei *Rhabdonema arcuatum*, siehe weiter unten). Die in dem heranwachsenden Auxosporen eintretende Kernteilung ist wahrscheinlich mit dem gleichen Vorgang bei *Cymbella sumatrensis* und anscheinend auch *Gomphonema geminatum* (MEYER, 1929) zu vergleichen und hat nichts mit einer sexuellen Differenzierung zu tun. Gametenkerne müßten ja vor der Auxosporenbildung entstehen, da die Auxosporen das Produkt der Copulation sind. Bei *Synedra affinis* würden die Auxosporen nach der Deutung KARSTEN'S Gametangien sein, in welchen die Copulation erfolgt.

gleichen und hat nichts mit einer sexuellen Differenzierung zu tun. Gametenkerne müßten ja vor der Auxosporenbildung entstehen, da die Auxosporen das Produkt der Copulation sind. Bei Synedra affinis würden die Auxosporen nach der Deutung KARSTEN'S Gametangien sein, in welchen die Copulation erfolgt. Die dem damaligen Stand der cytologischen Kenntnisse angemessenen Angaben KARSTEN's sind heutzutage nicht mehr einwandfrei. Sowohl Libellus wie Synedra müssen nachuntersucht werden. Dies gilt auch für Grammatophora marina, bei welcher KARSTEN (1926) ohne zwingende Argumente das Vorkommen von Autogamie für möglich hält; die aus einer Mutterzelle entstehenden Auxosporen enthalten zwei Kerne, deren weiteres Schicksal unbekannt ist. Bei Achnanthes subsessilis kommt nach KARSTEN (1897) nicht

Bei Achnanthes subsessilis kommt nach KARSTEN (1897) nicht Autogamie im engeren Sinn, aber Verschmelzung ganzer Protoplasten vor. In einer einzelnen Zelle bilden sich zwei Gameten; später sieht man an ihrer Stelle einen einzigen Protoplasten mit der doppelten Anzahl von Chromatophoren, der zur Auxospore heranwächst. Die Copulation selbst wurde nicht beobachtet, ebenso fehlen eingehende cytologische Angaben, doch ist an der Deutung als Automixis kaum zu zweifeln.

A pomiktische Auxosporen bildung zeigt sehr klar Cocconeis placentula var. lineata. Sie stellt sich deutlich als Parthenogenese dar: ganz wie bei der normalen Gametenbildung erfährt der Kern der Mutterzelle zwei Teilungen die der hetero- und homöotypischen Teilung entsprechen, aber mit keiner Zahlenreduktion der Chromosomen verbunden sind; auch ein "Richtungskörper" wird gebildet. Die Azygote wächst zur Auxospore aus. Die Parthenogenese ist bemerkenswerterweise nicht völlig fixiert, gelegentlich kann auch normale sexuelle Auxosporenbildung erfolgen. Umgekehrt kann bei der gewöhnlich sexuell reagierenden Cymbella ventricosa var. I die Entwicklung manchmal parthenogenetisch erfolgen (allerdings fehlt eine detaillierte cytologische Untersuchung; doch ist die Deutung des Verhaltens als Autogamie fast ausgeschlossen). Der Fall ist insofern von Interesse, als Cymbella normalerweise zwei Gameten bildet, die Reduktion also weiter als bei der parthenogenetischen Cocconeis geht, da eine ganze Zellteilung ausfällt. Wie *Cocconeis* verhalten sich wohl auch *Cymatopleura solea* und *elliptica* (KARSTEN, 1900); aus einer Mutterzelle entsteht eine Auxospore, in der ein normaler und ein degenerierter Kern sichtbar ist. KARSTEN fand auch einmal in einer ausgewachsenen Auxospore eine Mitose. Die feineren cytologischen Verhältnisse sind unbekannt (zweiter Teilungsschritt?).

(Zweiter Tenungssentitt). Sowohl die beiden Cymatopleura-Arten wie auch Cocconeis zeigen sehr klar die engen Beziehungen zwischen Apomixis und normaler sexueller Fortpflanzung (oder anders gesagt das phylogenetisch junge Alter der Parthenogenese) dadurch, daß sich sehr häufig (bei Cymatopleura solea und elliptica anscheinend immer) zwei Mutterzellen aneinander legen; die Anfangsstadien sehen ganz so aus, als ob Copulation erfolgen sollte; dann bildet aber jede Mutterzelle für sich eine Auxospore (vgl. S. 123).

Wohl parthenogenetisch erfolgt die Auxosporenbildung auch bei *Rhabdonema adriaticum*. Die Auxosporen entstehen aus einzelnen Zellen; es erfolgt eine Kernteilung; der eine Tochterkern degeneriert und wird aus dem Plasma ausgestoßen (also ganz so wie der Richtungskörper von *Cocconeis* und *Navicula seminulum*). Vielleicht wurde eine zweite Kernteilung übersehen, vielleicht ist sie überhaupt ausgefallen.

Eigentümlich verhält sich *Rhabdonema arcuatum* (W. SMITH, 1853/56, KARSTEN, 1898/99): eine Mutterzelle erfährt eine anscheinend gewöhnliche vegetative Teilung, ohne daß jedoch Schalenbildung erfolgt; die beiden nackten Tochterprotoplasten treten aus den Schalen aus und wachsen zu Auxosporen heran. Die Teilung läßt sich vielleicht als unterdrückte Gametenbildung auffassen (eine cytologische Untersuchung wäre auch hier nötig). Im wesentlichen scheint sich *Rhabdonema arcuatum* gen au so wie *Synedra affinis* zu verhalten. wenn man von der nicht bewiesenen und unwahrscheinlichen Angabe über Autogamie bei letzterer absieht (vgl. S. 198).

Bei den Centrales (Beispiel: *Melosira*) tritt der Inhalt einfach aus den geöffneten Schalen aus und bildet die Auxospore. Es scheint, daß es sich hierbei um einen rein vegetativen Vorgang handelt. Dies muß tatsächlich der Fall sein, wenn die sexuelle Fortpflanzung an einer ganz anderen Stelle des Entwicklungscyclus, nämlich bei der Mikrosporen bildung erfolgt, wie dies vielfach angenommen wird; die Gametennatur der Mikrosporen ist jedoch nicht bewiesen, da niemals eine Copulation beobachtet wurde. PERSIDSKY (1929) fand bei zwei *Chaetoceras*-Arten in den Mutterzellen vor der Auxosporenbildung eine zweimalige Teilung des Kerns und autogame Verschmelzung zweier Kerne. Es erscheint dadurch möglich, die Auxosporenbildung anderer Centrales als apomoktischen Vorgang aufzufassen¹). KARSTEN (1897) deutete bei *Melosira nummuloides* und *moniliformis* (= *Borreri*) Veränderungen der Nucleolenzahl und die Wanderung des Kerns in der heranwachsenden Auxospore als Rudimente einer Kernteilung. Die Kernwanderung ist als Argument gewiß nichtssagend, da sie sich von leicht aus den Wachstumsprozessen bei der Auxosporenbildung erklären läßt. Daß die Kerne der jungen Auxosporen zwei Nucleolen, die der vegetativen Zellen einen einzigen Nucleolus besitzen, ist bis zu einem gewissen Grad auffallend. Doch konnte ich an meinem Material von *Melosira nummuloides* keine derartige Regelmäßigkeit feststellen. Auf keinen Fall könnte die Tatsache als rudimentäre Teilung interpretiert werden, wie dies KARSTEN tut; eher würde sie für eine stattgefundene Autogamie sprechen. Nach meinem Material fehlt auch hierfür jeder Anhaltspunkt.

Ohne weitere und sehr eingehende Untersuchungen läßt sich keine Stellung zu der Frage nehmen, ob die Auxosporenbildung der Centrales ein rein vegetativer, von der sexuellen Fortpflanzung unabhängig verlaufender Vorgang ist, oder ob er mit einem mehr oder weniger reduzierten Sexualakt verbunden ist. Eine große Schwierigkeit, die ein Übersehen autogamer Vorgänge oder auch rudimentärer Teilungen (die auf Apomixis hindeuten würden) möglich erscheinen läßt, besteht darin, daß in jenen Zellen, die zu Auxosporen auswachsen, die Vorgänge bereits vorbei sein können und daher nicht mehr feststellbar sein müssen. Es würde sich also darum handeln, vegetative Zellen, deren Weiterentwicklung noch ungewiß erscheint, zu untersuchen. Damit eine solche Untersuchung einigen Erfolg verspricht, muß das Material jedoch sehr reichhaltig und in lebhafter Auxosporenbildung begriffen sein.

Im ganzen sind — wenn man Cocconeis, Amphora, Achnanthes subsessilis und einigen anderen Fallen absieht — die autogamen und apomoktischen Typen noch sehr schlecht bekannt.

3. Das Verhalten der Gameten; die Geschlechtsdifferenzierung und Geschlechtsbestimmung.

In jenen Fällen, wo jede Zelle nur einen einzigen Gameten bildet, lassen sich — zunächst rein deskriptiv — zwei Typen des Verhaltens der Gameten bei der Copulation unterscheiden: das

¹) Doch lassen sich PERSIDSKY'S Angaben auch ganz anders interpretieren (vgl. die briefl. Mittlg. WENTS, S. 11).

isogame und das anisogame Verhalten. Isogamie liegt dann vor, wenn die Gameten keinerlei Unterschiede - weder morphologischer noch physiologischer Natur (z. B. im Bewegungsverhalten) — zeigen ¹). Dies ist der Fall bei Varietäten von Cocconeis placentula und einigen anderen, in dieser Hinsicht schlechter untersuchten Formen (Surirella splendida, Eunotia formica, Cocconeis pediculus). Die Gameten bewegen sich hier vollkommen symmetrisch aufeinander zu und bilden in der Mitte zwischen den beiden Mutterzellen die Zygote. Der Gametenbewegung geht eine Wanderung der Kerne voraus, die ebenfalls völlig symmetrisch erfolgt. Dies zeigt, daß das Verhalten autonom ist, daß also nicht etwa zufällig gleichzeitige Quellung der Gallerte die Gametenbewegung bewirkt (wiewohl ein Aufquellen der Gallerte an dem Zustandekommen der Copulation sicher mitbeteiligt ist). Von diesem Verhalten wurde bei Cocconeis placentula var. klinoraphis in tausenden von Fällen keine einzige Ausnahme beobachtet. Auch in Fällen beträchtlicher Größenunterschiede der Partner verhalten sich beide vollkommen gleich.

Cocconeis placentula var. pseudolineata kann wie die ebenfalls in sehr zahlreichen Einzelfällen und zu verschiedenen Zeitpunkten untersuchte Navicula seminulum als bestes Beispiel eines vollkommen konstanten anisogamen Verhaltens gelten. Die Anisogamie drückt sich immer im Bewegungsverhalten aus, indem ein Gamet aktiv, der andere passiv ist, die Zygote daher an der Stelle der einen Mutterzelle gebildet wird. Bei Cocconeis placentula var. pseudolineata ist diese physiologische Anisogamie meist mit einer morphologischen verbunden, da die abgebende Mutterzelle in der Regel kleiner als die aufnehmende ist (vgl. S. 113). Im Gegensatz zu var. klinoraphis erfolgt keine symmetrische, sondern eine einseitige Kernwanderung nur in dem aktiven Gameten. Die Anisogamie kann hier nach allen Anzeichen als der direkte Ausdruck eines Geschlechtsunterschiedes betrachtet werden. Die Annahme, daß etwa zufällige Altersunterschiede eine Aktivität oder Passivität der Gameten hervorrufen (die mit der sexuellen Konstitution uichts zu tun hätte), wird durch den Vergleich mit var. klinoraphis entkräftet: wären

¹) Mit HARTMANN (1927, 1929) ist als Grundlage einer allgemeinen Sexualitätstheorie anzunehmen, daß auch dann ein Geschlechtsunterschied vorhanden ist. Die gegenteilige Auffassung (KNIEP, 1928) begnügt sich in solchen Fällen mit der Annahme "copulationsbedingender Faktoren" (Faktoren nicht im genetischen Sinn verstanden). Es würde hier zu weit führen auf das pro und contra beider Anschauungsweisen einzugehen.

Altersunterschiede maßgebend — die übrigens in beiden Fällen tatsächlich vorkommen und sich im verschieden schnellen Ablauf der Reduktionsteilung äußern — so müßte auch var. *klinoraphis* wenigstens manchmal ein anisogames Verhalten zeigen.

Über das Problem der Geschlechts bestimmung läßt sich zunächst nur eine einzige sichere Aussage machen: sie kann keinesfalls genotypisch in der Diplophase erfolgen (vgl. HARTMANN, 1929), da Gameten von auseinander entstandenen Mutterzellen miteinander kopulieren. Für Navicula seminulum und Eunotia formica wurde der Nachweis durch Klonkulturen geführt; für var. pseudolineata läßt er sich an "natürlichen Klonen" erbringen (GEITLER, 1927 b): manche Zellen zeigen charakteristische Schalenmißbildungen, die sich infolge des Teilungsmechanismus auf die Nachkommen übertragen. Auf im Lunzer Seebach ausgelegten Objektträgern lassen sich in solchen Fällen aus einander entstandene Zellen leicht und sicher erkennen.

Den tatsächlichen Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung kann man jedoch nicht erschließen. Die naheliegendste Deutung ist die, daß die einander aufsuchenden oder sich eben aneinander gelagerten Mutterzellen bereits sexuell determiniert sind (dies wäre also in der Terminologie HARTMANN's phänotypische Bestimmung in der Diplophase). Doch ist es denkbar, daß die Determination erst während der Reduktionsteilung oder in den fertiggestellten Gameten eintritt. Das Aneinanderlegen der Mutterzellen würde dann nur als Ausdruck der sexuellen "Aktivierung", nicht der Bestimmung aufzufassen sein. Solche Gedankengänge werden durch das Verhalten der Formen, die zwei Gameten bilden, nahegelegt (sind aber auch dort nicht zwingen d). Eine tatsächliche Entscheidung wäre nur möglich durch Verfolgung des Verhaltens einer Form, die haploider Parthenogenese fähig wäre; hierfür besteht kaum eine Aussicht.

In verschiedener Hinsicht komplizierter verhalten sich die Arten, welche zwei Gameten ausbilden. Auch hier kann man Fälle isogamen und anisogamen Verhaltens der Gameten unterscheiden. Während aber bei *Cocconeis placentula* var. *pseudolineata* aller Grund zu der Annahme besteht, daß die Anisogamie der Ausdruck eines Geschlechtsunterschiedes ist (oder diese Auffassung doch die ungezwungenste ist), kann von Anisogamie bei den zwei Gameten bildenden Formen — wie sich gleich zeigen wird — nur in einem deskriptiven Sinn gesprochen werden.

Das klassische Objekt für isogames Verhalten ist *Rhopalodia* gibba (KLEBAHN, 1896). Die sehr eingehende Untersuchung, deren Ergebnisse ich zum Teil an Material aus dem großen Plöner See bestätigen kann, zeigt, daß je zwei nebeneinander liegende Gameten durch Vorstülpung von Plasmafortsätzen bzw. durch Bildung eines Copulationskanals ganz wie bei *Cocconeis placentula* var. *klinoraphis*



Fig. 125. Auxosporenbildung von *Rhopalodia gibba*. a die beiden aneinandergelagerten, an den Polen durch Gallerte verklebten Mutterzellen; b die Gameten vor der Copulation; c Copulation; d die heranwachsenden Auxosporen; e die fertig ausgebildeten Auxosporen. g = Gallerte, p = Pyrenoide, kk = degenerierende Kerne("Kleinkerne"), gk = Gametenkerne, s = Schalen der Mutterzellen, s' = Schalen derAuxosporen, pz = Perizonium, x = Gallerthülle. Nach KLEBAHN, 1896 aus KNIEP, 1928.

miteinander verschmelzen (Fig. 125). Der Vorgang verläuft symmetrisch, der Mittelpunkt der Zygote liegt in der Mitte zwischen den beiden Gameten¹). Wie *Rhopalodia gibba* verhalten sich auch

¹) Allerdings wurde die Copulation nicht fortlaufend im Leben beobachtet; es ist daher nicht ausgeschlossen, daß eventuell ein Gamet mit der Bildung des Fort-

Amphora ovalis var. pediculus, nach KARSTEN'S Beobachtungen und nach LIEBISCH (1929) wohl auch andere Amphora-Arten, ferner Rhopalodia gibberula, Auricula hyalina, Denticula anheurckii und Epithemia-Arten. Ein gemeinsames auffallendes Merkmal aller dieser Formen liegt darin, daß eine Kontraktion der Zygote unterbleibt und daß die Zygote sich in der Richtung, in der die Copulation erfolgte, streckt und zur Auxospore heranwächst. Demzufoge liegen die Apicalachsen der Auxosporen im rechten Winkelzu den Apicalachsen der Mutterzellen.

Größenunterschiede der Gameten kommen zwar vor, sind für das Copulationsverhalten aber anscheinend ganz bedeutungslos: auch bei stark verschiedener Größe der Mutterzellen (und daher der Gameten) eines Paares erfolgt die Copulation symmetrisch. Es lassen sich demnach bei Formen vom Typus *Rhopalodia* weder morphologische noch physiologische Geschlechtsunterschiede feststellen.

In anderen Fällen unterscheiden sich die Gameten deutlich durch ihr Bewegungsverhalten, so daß der Eindruck einer physiologischen Anisogamie hervorgerufen wird. Das Musterbeispiel ist Gomphonema parvulum var. micropus. Die Charakteristik des Typus ist die Ausbildung von Wander- und Ruhegameten, die sich daraus ergebende Lage der Zygoten und weiterhin das zu den Apicalachsen der Mutterzellen parallele Auswachsen der Auxosporen. In den untersuchten Fällen erfolgt die Copulation der beiden Gametenpaare nacheinander, es ist jedoch in anderen Fällen vielleicht auch gleichzeitig e Copulation möglich. Völlig ausgeschlossen erscheint diese nur bei Nitzschia subtilis, bei welcher die Copulation durch einen langen und engen Copulationskanal hindurch erfolgt, in dem sich nicht gleichzeitig zwei Gameten in entgegengesetzter Richtung bewegen können.

Der Typus der anisogamen Copulation ist weit verbreitet und dürfte der häufigste überhaupt sein. Er findet sich außer bei Gomphonema parvulum und Nitzschia subtilis bei Achnanthes minutissima, Gomphonema olivaceum, Cymbella lanceolata, sumatrensis, ventricosa und offenbar in allen Fällen, wo die Auxosporen parallel zu den Mutterzellen angeordnet sind. Diese Art des Wachstums hat ja zur Voraussetzung die Bildung der Zygoten an der Stelle der Ruhegameten, was nur durch ein Wandern bzw. An-Ort-Bleiben der Gameten zustande kommen kann. In dieser Weise lassen sich auch ältere Beobachtungen interpretieren. Betrachtet man auf-

satzes beginnt. Doch würde dies an den sonstigen Unterschieden gegenüber dem Verhalten der anisogamen Formen nichts ändern.

merksam die Bilder KARSTEN'S (1896, 1897), so ergibt sich diese Deutung als einzig mögliche. Daß das Verhalten so lange und noch in neuerer Zeit (MEYER, 1929) verkannt wurde, ist daraus erklärlich, daß keine kontinuierlichen Beobachtungen in genügendem Ausmaß angestellt wurden; bekanntlich erliegen die Gameten leicht Schädigungen, es kommen daher häufig "steckengebliebene" Copulationen zur Beobachtung, die das charakteristische Verhalten nicht erkennen lassen (dies gilt wohl auch von den Bildern KARSTEN's von Navicula viridula, die in die neueste Bearbeitung im Handwörterbuch der Naturwissenschaften aufgenommen wurden).

Abgesehen vom verschiedenen Bewegungsverhalten sind zwischen den copulierenden Gameten keinerlei Unterschiede feststellbar. Ich glaubte früher bei *Cymbella lanceolata* (1927) Größenunterschiede der Gameten einer Mutterzelle als Ausdruck einer morphologischen Anisogamie betrachten zu können¹). Andere Objekte zeigen jedoch, daß die Größe der Gameten mit ihrer Beweglichkeit nichts zu tun hat; häufig bestehen ja zwischen den Mutterzellen Größenunterschiede, die zur Folge haben, daß ein kleiner W an dergamet mit einem großen Ruhegamet und ein großer W an dergamet mit einem kleinen Ruhegamet copuliert. Hieraus ergibt sich die Alternative: entweder ist der Größen unterschied der Gameten (bzw. der Mutterzellen) eines Paares der Ausdruck einer sexuellen Differenzierung — dann sind die beiden Gameten einer Mutterzelle gleichgeschlechtlich und ihr Bewegungsverhalten zeigt keine Beziehung zu ihrer Konstitution; oder das Bewegungsverhalten ist der Ausdruck verschiedener Geschlechtlichkeit — dann sind die Größenunterschiede mehr zufälliger Art. Es könnte jedoch auch sowohl die Größe wie die Beweglichkeit mit der sexuellen Differenzierung nichts zu tun haben.

Der isogame Rhopalodia-Typus wie der anisogame Gomphonema-Typus zeigen die Gemeinsamkeit, daß sich die Copulation in einem engbegrenzten Raum abspielt, der durch die relativ feste Copulationsgallerte und die durch sie zusammengehaltenen Schalen gebildet wird. Ganz extrem verhält sich in dieser Hinsicht Nitzschia subtilis; doch lassen auch die anderen Formen erkennen, daß die Bewegungen der Gameten nicht ganz willkürlich, sondern mehr oder weniger zwangsweise erfolgen. Im Gegensatz zu diesen Fällen stehen jene Arten, die eine weich ere Copulationsgallerte bilden. Die Gameten besitzen hier eine größere "Bewegungsfreiheit", es zeigen sich daher

¹) Auch CHOLNOKY (1928) neigt bei Anomoeoneis sculpta zu dieser Auffassung.

keine bestimmten Lagebeziehungen der Gameten untereinander und zu den Mutterzellen und man kann weder Wander- und Ruhegameten unterscheiden, noch kann man von einem isogamen Verhalten reden. Ein charakteristisches Beispiel stellt *Nitzschia fonticola* dar (auch manche andere *Nitzschia*-Arten, ferner *Achnanthes longipes*, *Navicula didyma* und *Pleurosigma nubecula* scheinen sich nach KARSTEN'S Angaben so zu verhalten). Das äußere Kennzeichen dieser Formen liegt darin, daß die Gameten und Zygoten infolge des Fehlens einer Behinderung abgekugelt sind und die Auxosporen zueinander und zu den Mutterzellen keine bestimmten Stellungen einnehmen¹).

Bemerkenswert verhält sich Achnanthes lanceolata, die bald Wander- und Ruhegameten ausbildet, bald regellos copuliert. An diesem Beispiel wird deutlich, daß die Beschaffenheit der Gallerte wesentlich das äußerliche Bild des Ablaufs beeinflußt. Man kann wohl annehmen: wäre die Gallerte bei Gomphonema oder Cymbella oder selbst bei Nitzschia subtilis weicher, würde die Bewegung der Gameten also nicht zwangsläufig in bestimmten Bahnen ablaufen, so würde sich auch in diesen Fällen das Bild einer mehr oder weniger regellosen Copulation einstellen; und wäre die Gallerte bei Achnanthes lanceolata fester, so würde die Copulation nach dem Schema der Wanderund Ruhegameten ablaufen.

Hieraus folgt, daß das Bewegungsverhalten der Gameten nicht ohne weiteres als Kriterium ihrer sexuellen Konstitution angesehen werden kann. Unter Berücksichtigung der Beteiligung der Gallerte an den Vorgängen bei der Copulation bleibt in den typisch anisogamen Fällen eigentlich nur der Beginn der Bewegung des ersten Wandergameten zn erklären; die Bewegung des zweiten Wandergameten läßt sich als ein ausschließlich oder doch vorwiegend passiver Vorgang verstehen (vgl. S. 63). Für die Frage, ob die Aufnahme der Bewegung des ersten Wandergameten als Merkmal einer ihm wesentlichen, von dem Ruhegameten der gleichen Mutterzelle abweichenden Organisation aufzufassen ist, ist der Vergleich verschiedener Copulationsstellungen der Mutterzellen von Gomphonema

¹) In diesem Zusammenhang sei auf das Problem der Polarität der Gametenbzw. Zygotenzellen und ihrer Kerne hingewiesen. Wieso kommt es, daß die Auxosporen in bestimmter Richtung auswachsen und daß die Richtungsbestimmung gerade dann äußerlich nicht erkennbar ist, wenn die Gameten nicht in geregelter Weise zusammenkommen? Woher "weiß" etwa die Zygote von *Cocconeis*, die in bestimmter zum Substrat orientierter Weise die Ober- und Unterschale bildet wo "oben" und "unten" ist? Diese Probleme, für die mehrere Lösungen denkbar sind, wurden noch nie in Angriff genommen.

parvulum aufschlußreich. Liegen die Mutterzellen invers und etwas gegeneinander verschoben, wie es für diese Form normal ist, so erfolgt die erste Copulation zwischen den einander am nächsten liegenden Gameten. Die Folge davon ist, daß die zweite Copulation dann zwischen den beiden übrig gebliebenen Gameten eintreten muß, die beiden Copulationsschritte also "übers Kreuz" ablaufen. Liegen die Mutterzellen anders orientiert, so erfolgt auch die Copulation offensichtlich einfach so, wie es der Stellung am besten entspricht, ohne daß eine Regel für den Beginn der Copulation eines bestimmten Gameten ersichtlich ist (vgl. S. 65). Der früher von mir für Cymbella lanceolata und Nitzschia subtilis

Der früher von mir für Cymbella lanceolata und Nitzschia subtilis vertretenen Auffassung, daß die Aktivität und Passivität der Gameten als Geschlechtsunterschiede anzusehen sind, daß also die Mutterzellen Zwitter sind, die je einen \Im und je einen \Im Gameten bilden, stellen sich somit beträchtliche Schwierigkeiten entgegen. Abgesehen davon, daß zwischen den Gameten einer Mutterzelle keine Copulation erfolgt (daß also eine besondere Art von Selbststerilität herangezogen werden müßte), müßte auch eine bestimmte Lageverteilung der \Im und \Im Gameten in jeder Mutterzelle angenommen werden, um das normale kreuzweise Copulieren bei Gomphonema parvulum zu erklären. Diese Dinge lassen sich aber viel ungezwungener aus den Lagebeziehungen der Mutterzellen zueinander und unter der Voraussetzung verstehen, daß die Gameten einer Mutterzelle nicht verschiedenes Geschlecht besitzen. Man muß dann freilich der Aktivität und Passivität jede Bedeutung als Ausdruck der sexuellen Konstitution der Gameten absprechen.

Letzten Endes läßt sich eine Entscheidung nicht sich er treffen. Jedenfalls ist die Bezeichnung des Verhaltens von Wander- und Ruhegameten als Anisogamie in einem eingeschränkten Sinn nützlich, um den Unterschied gegenüber *Rhopalodia* und ähnlichen zu betonen. Dieser Unterschied liegt zweifellos in der Reaktionsweise der Gameten selbst und läßt sich nicht durch verschiedene Lagebeziehungen u. dgl. erklären. Wenn auch im ganzen die Erörterungen über die Geschlechtsdifferenzierung und Geschlechtsbestimmung kein eindeutiges, brauchbares Ergebnis haben, so sind die Verhältnisse doch insofern lehrreich (daher ihre ausführliche Darstellung), als sie zeigen, wie sehr vorsichtige Einstellung bei der Interpretation derartiger Tatsachenkomplexe nötig ist. Es sei schließlich auf einen Unterschied im Verhalten isogamer

Es sei schließlich auf einen Unterschied im Verhalten isogamer und anisogamer Gameten, gleichgültig ob einer oder zwei in einer Mutterzelle gebildet werden, hingewiesen. Im ersten Falle erfolgt

die Copulation sehr langsam und allmählich (Cocconeis placentula var. klinoraphis, Rhopalodia), im zweiten spielt sich der Vorgang während weniger Minuten ab (Navicula senimulum, alle Formen mit Wanderund Ruhegameten). Die Folge davon ist, daß sich die Copulation im ersten Falle sehr leicht beobachten läßt, während sie sich im zweiten der Beobachtung meist entzieht (ältere Beobachter leugneten daher die Copulation überhaupt; vgl. die Liste bei KLEBAHN, 1896). Diese Unterschiede fielen schon KARSTEN auf. Sie sind sicher tiefer in der Organisation begründet als es zunächst den Anschein hat.

4. Morphologie der Zygoten und Auxosporen; Typen der Gallertbildung.

Die Ausgestaltung der Zygoten und Auxosporen hängt eng mit Im allgemeinen läßt sich foldem Copulationsmodus zusammen. gender Entwicklungsgang feststellen:

1. Aufklappen der Schalen der Mutterzellen unter Bildung einer Gallerte, innerhalb welcher die Zygoten (oder Azygoten) entstehen;
2. Ausbildung einer Membran der Zygote (oder Azygote);

3. Auswachsen der Auxospore unter Sprengung der Membran und Bildung einer neuen Membran (= Perizonium);

4. Bildung der Kieselschalen innerhalb des Perizoniums.

ad 1. Die zunächst in Erscheinung tretende Gallerte ist nichts anderes als die aufgequollene Pektinmembran der vegetativen Zellen (LIEBISCH, 1929). Sie entsteht infolgedessen bei allen Formen innerhalb der Schalen, kann aber bei manchen Arten später über die Schalen hervortreten, so daß dann in den Endstadien die Schalen der Gallerte nicht außen anhängen (wie z. B. bei Cocconeis, Achnanthes oder Navicula seminulum), sondern in ihr eingebettet werden (wie z. B. bei Gomphonema und Cymbella). In solchen Fällen mächtiger Gallertbildung bleibt noch zu untersuchen, ob nicht außer der Verquellung der Pektinmembran auch Neubildung von Gallerte erfolgt. Ungeklärt ist auch das Verhalten in Fällen wie Nitzschia fonticola, wo sich die Gallerte färberisch überhaupt nicht nachweisen läßt. Ein ganz spezieller Fall ist bei Nitzschia subtilis realisiert, bei welcher die Pektinmembran im Zusammenhang mit der eigentümlichen Copulationsweise nur sehr wenig aufquillt, dafür aber ein distinkter, fester, oft auffallender langer und gebogener Copulationsschlauch gebildet wird (ähnliches zeigen auch manche Formen von Cocconeis placentula; vgl. z. B. GEITLER, 1927, Fig. 20 a, 27 d).

ad 2. CHOLNOKY 1927 a hat für Rhoicosphenia festgestellt, daß die Zygote eine distinkte Membran bildet. Sie wird bei vielen Archiv für Protistenkunde. Bd. LXXVIII. 14

Formen beim späteren Wachstum gesprengt, ihre Reste hängen dann als Kappen an den Polen der Auxosporen¹). Ist die Zygote kugelig, so sind die Kappen halbkugelig, ist die Zygote langgestreckt (wie im extremen Maß bei *Nitzschia subtilis*), so zeigen auch die Kappen entsprechende Formen. CHOLNOKY spricht von einer "Keimung" der Zygote. Tatsächlich scheint eine gewisse Ruhezeit abzulaufen, der wirkliche Nachweis hierfür ist jedoch schwer zu erbringen.

In anderen Fällen kommt es nicht zur Ausbildung einer distinkten, nur für das Zygotenstadium charakteristischen Membran, die später gesprengt wird; die Hülle der Zygoten scheint vielmehr dauernd weiterzuwachsen und in das Perizonium überzugehen (Cocconeis; besonders deutlich bei Nitzschia fonticola). Es ist allerdings fraglich, ob eine derartige Interpretation immer richtig ist; es wäre möglich, daß primär eine sehr zarte Membran vorhanden ist, die vollständig verschleimt und sich daher der weiteren Beobachtung entzieht. Bei Gomphonema olivaceum und Cymbella ventricosa läßt sich tatsächlich manchmal beobachten, daß die Zygotenwand nicht aufgesprengt wird, sondern mehr oder weniger stark, mitunter auch bis zur Unkenntlichkeit verschleimt. Man sieht dann im selben Material Auxosporen mit ziemlich deutlichen oder verquollenen Kappen nnd Auxosporen ohne Kappen.

Das Verhalten der Zygotenmembran läßt sich also in folgende Typen zusammenfassen:

1. Die Zygote "keimt", ihre Membran wird gesprengt und nicht weiter verwendet;

2. die Membran erfährt eine verschieden weitgehende Verschleimung (von 1 nur graduell verschieden);

3. Die Zygotenmembran entwickelt sich zum Perizonium weiter.

ad 3 und 4. Das Perizonium läßt sich allgemein als die für das Wachstumsstadium charakteristische und daher selbst wachstumsfähige Membran definieren. Ist das Wachstum beendet, so erfolgt bei manchen (oder den meisten?) Arten Verkieselung, die unter Umständen (z. B. bei *Cocconeis* und *Epithemia*) auch mit der Ausbildung einer Zeichnung verbunden ist. Die Verkieselung, die immer sehr schwach ist, ist gänzlich "zwecklos" und erklärt sich aus der in der Organisation der Diatomeen einmal begründeten Anlage, in Membrangebilden Kieselsäure einzulagern.

In manchen Fällen ist das noch wachstumsfähige Perizonium glatt, in anderen weist es einen welligen Bau auf (KARSTEN spricht

¹) Doch gehen nicht alle Kappenbildungen auf die Zygotenmembran zurück (vgl. Amphora ovalis var. pediculus und Epithemia zebra).

von einer "wellblechartigen" Struktur). Es bleibt noch zu untersuchen, ob sich diese Struktur nicht allgemein wie bei *Epithemia* als Zeichnung auffassen läßt. Etwas abweichend verhält sich *Nitzschia fonticola*, deren Perizonium anscheinend Falten besitzt. Eine befriedigende Deutung dieser Verhältnisse ist z. Z. nicht möglich (vgl. das bei *Amphora*, *Nitzschia fonticola* und *Epithemia zebra* Gesagte).

Ein eigentümlicher Problemenkomplex ergibt sich aus dem gerichteten Auswachsen der Auxosporen und der Art der Schalen-In den Fällen anisogamer Copulation bei Formen mit zwei bildung. Gameten liegen die Auxosporen zueinander parallel. In den Endstadien befinden sich ihre Mittelpunkte und Pole in gleicher Höhe, auch wenn die Zygoten, wie bei Gomphonema parvulum, gegeneinander verschoben sind (vgl. z. B. Fig. 28e). Das Heranwachsen erfolgt gleichzeitig (von Störungen abgesehen) und scheinbar in gegenseitiger Abhängigkeit. Da sich diese Erscheinungen nur dann finden, wenn eine relativ feste Gallerte vorhanden ist, kann man annehmen, daß vielleicht Spannungen in der Gallerte eine Rolle spielen. Diese Annahme ist jedoch kaum mehr zur Deutung der Tatsache verwendbar, daß die Transapicalachsen der Auxosporen zu den der Mutterzellen gekreuzt liegen, und daß zuerst die Außenseiten der Auxosporen eines Paares die Schalen bilden. Man könnte dabei an eine in der Zelle fixierte Polarität denken (vgl. Anm. 1 S. 207), die allerdings erst näher zu untersuchen wäre. Bis zu einem gewissen Grad spielen vielleicht auch Druckverhältnisse innerhalb der Gallerte mit; da der Querschnitt der Auxosporen nicht quadratisch, sondern recht-eckig ist, könnte sich daraus eine zwangsweise Orientierung ergeben.

Die Ausbildung der ersten Schalen an den Außenseiten erfolgt vielleicht milieubedingt. Die dicht beisammenliegenden Auxosporen sind an den einander zugekehrten Seiten eben, an den abgewendeten Seiten wölben sie sich vor. Daraus ergibt sich die bei manchen Formen konstante Biegung und Knickung der Apicalachse solcher zusammengepackter Auxosporen. Es ist charakteristisch, daß die zuerst gebildeten Schalen keine Gürtelbänder besitzen, die zweiten Schalen sich aber normal verhalten. Infolge der Krümmung der Außenseite sind die Schalenränder soweit umgebogen, daß sie an der Stelle des zu bildenden Gürtelbandes zu liegen kommen. Die zweite Schale, die flach angelegt wird und deren Mantel rechtwinkelig abgebogen ist, bedarf des Gürtelbandes um den Anschluß an die erste Schale herzustellen.

LOTHAR GEITLER

Infolge der verschieden starken Krümmung der Schalen erscheinen die Auxosporen in Gürtelansicht asymmetrisch und die erste Zellteilung zerlegt sie in zwei ungleich große Tochterzellen. Das gleiche Verhalten, nur noch viel ausgeprägter, zeigt *Cocconeis*, die nur eine einzige Auxospore bildet, wo also von einer gegenseitigen Behinderung keine Rede sein kann. Die zuerst gebildete stark gewölbte Schale ist hier in bezug auf die Orientierung zum Substrat immer die untere.

5. Übersicht über die Typen der Auxosporenbildung.

Wie in anderen Fällen so stellt sich auch bei der Fortpflanzung der Diatomeen das Bedürfnis nach einer übersichtlichen Zusammenfassung und Einteilung der Typen ein. Wenn man bedenkt, daß schon mehrere solcher Einteilungen aufgestellt und überholt wurden, so ist zu erwarten, daß auch die folgende, in den wesentlichen Belangen mit HUSTEDT'S Anffassung (1930) übereinstimmende nur ein sehr ungefähres Bild der Mannigfaltigkeit gibt. Die unter III—IV zusammengestellten Formen sind zudem cytologisch kaum untersucht. Es ist schließlich zu beachten, daß die Typen sich nicht starr verhalten, sondern daß verschiedene bei ein und derselben Art oder Varietät realisiert sein können.

I. Normaltypus.

Zwei Mutterzellen bilden je zwei Gameten, die paarweise copulieren und zwei Auxosporen liefern.

a) Die Gameten verhalten sich isogam, die Apicalachsen der Auxosporen liegen zu den Apicalachsen der Mutterzellen gekreuzt (Amphora, Auricula, Rhopalodia, Epithemia, Denticula).
b) Die Gameten sind als Wander- und Ruhegameten ausgebildet,

b) Die Gameten sind als Wander- und Ruhegameten ausgebildet, die Apicalachsen der Auxosporen liegen zu den der Mutterzellen parallel (die meisten Arten).

c) Die Gameten verhalten sich nach keiner Regel (wenigstens scheinbar), die Auxosporen nehmen beliebige Lagen ein (manche *Nitzschia*-Arten u. a.)

II. Reduzierter Typus A:

Zwei Mutterzellen bilden je einen Gameten, es entsteht eine einzige Auxospore.

a) Die Gameten verhalten sich isogam (Cocconeis placentula var. klinoraphis, pediculus, Eunotia formica, Surirella splendida u. a.). b) Die Gameten verhalten sich anisogam (Cocconeis placentula var. pseudolineata, pediculus, Navicula seminulum).

III. Reduzierter Typus B:

In einer Mutterzelle entsteht eine Auxospore durch Automixis. a) Pädogamie¹): zwei Gameten einer Mutterzelle copulieren miteinander (*Achnanthes subsessilis*).

b) Autogamie: die Geschlechtskerne einer Mutterzelle copulieren (Amphora Normani? Libellus constrictus?? Synedra afficinis?? die zentrischen Formen Chaetoceras boreale und densum²).

IV. Reduzierter Typus C:

Die Auxosporenbildung erfolgt apomiktisch.

a) Aus einer Mutterzelle entstehen durch eine vegetative Teilung zwei Auxosporen (*Rhabdonema arcuatum*, *Libellus constrictus*, *Synedra affinis*).

b) Aus einer Mutterzelle (die Mutterzellen können Paare bilden) entsteht eine Auxospore.

- a) Parthenogenetisch unter Ablauf einer Pseudoreduktionsteilung oder einer "rudimentären" Kernteilung (ein Tochterkern geht zugrunde): Cocconeis placentula var. lineata, Cymbella ventricosa var. I, Rhabdonema adriaticum? Grammatophora marina? Cymatopleura elliptica und solca.
- β) Rein vegetativ (Bacillaria paradoxa? Melosira und andere Centrales).

Im allgemeinen ergibt sich aus der folgenden Übersicht, daß reduzierte Typen in verschiedenen Verwandtschaftskreisen auftreten können; zum Teil handelt es sich um phylogenetisch ganz junge Erwerbungen (wie im Fall der Parthenogenese); besonders deutlich wird dies, wenn ein und dieselbe Form bald durch Copulation, bald apomiktisch Auxosporen bilden kann. Dagegen ist die Verteilung von I a und I b anscheinend systematisch begrenzt, ebenso von II (wenn man von *Navicula seminulum* absieht). Ic ist mit I a und b nicht gleichwertig; die Aufstellung dieses Typus läßt sich nur aus praktischen Gründen rechtfertigen; er scheint tatsächlich nur eine Modifikation von I b darzustellen (der hauptsächliche Unterschied liegt in der Beschaffenheit der Gallerte), mit dem auch die

¹) Hierzu wären in strenger terminologischer Fassung auch die Fälle zu zählen, wo die Gametenmutterzellen Schwesterzellen sind; tatsächlich finden diese Fälle ihren Platz richtiger unter I und II (bisher nur von I bekannt).

²) PERSIDSKY, 1929. Vgl. aber S. 11.

Schnelligkeit des Copulationsablaufs — im Gegensatz zu Ia — gemeinsam ist (vgl. den letzten Absatz des vorvorigen Abschnitts.

e) Übersicht über die bisher beschriebenen Fälle von Auxosporenbildung bei *Pennales*.

Die folgende Aufzählung enthält sehr ungleichwertige Angaben. Absichtlich wurden jedoch auch ältere und oft sehr unvollkommene Beobachtungen berücksichtigt, da auch solche in mancher Hinsicht gewisse Anhaltspunkte für weitere Untersuchungen bieten können. (S. Tab. S. 215-220.)

f) Zusammenfassung einiger spezieller, im Allgemeinen Teil nicht verarbeiteter Ergebnisse.

1. Cytologie.

Die Mitose von *Meridion circulare* verläuft "normal" unter Bildung eines im Außenkern entstehenden Spirems.

Alle untersuchten Formen besitzen eine Zentralspindelmitose.

In den Auxosporen von *Cymbella sumatrensis* erfolgt eine Kernteilung ohne Zellteilung; ein Tochterkern degeneriert.

Navicula seminulum bildet bei den Reifeteilungen einen Richtungskörper.

Der Bau der Pyrenoide zeigt eine dem Verhalten anderer Algengruppen entsprechende Mannigfaltigkeit (zusammengesetzte Pyrenoide bei Gomphonema parvulum var. micropus, zweiteilige Pyrenoide bei Cocconeis, Gomphonema olivaceum, vakuolisierte Pyrenoide bei Navicula seminulum, homogene Pyrenoide bei anderen Formen.

2. Morphologie und Systematik.

Die Auxosporen von *Cocconeis* besitzen ein strukturiertes Perizonium; sie bilden keine Raphe aus; die erste Teilung ist "inäqual" (vgl. im übrigen die Zusammenfassung auf S. 131).

Das Perizonium von *Epithemia zebra* var. saxonica imitiert die Zeichnung der gewöhnlichen Schalen.

Nitzschia fonticola bildet ein "gefaltetes" Perizonium.

Die "Arten" Gomphonema olivaceum und Cymbella ventricosa sind nicht einheitlich.

Gomphonema parvulum var. micropus von zwei weit entfernten Standorten (LUNZ, BERLIN) erweist sich als morphologisch und biologisch identisch.

Tabelle 2.

Name der Art	Autor	Typus	Anmerkungen
Araphidineae:			
Rhabdonema arcuatum	W. Smith, 1853, 1856; Lüders, 1862; Karsten, 1898	IV a (nach Karsten)	Nach LÜDERS werden die Mutterzellen mehr- kernig, die Auxosporen sind das Ergebnis einer autogamen Kernverschmelzung. Nach KARSTEN's cytologischer Untersuchung be- ruht diese Angebe auf einem Irrtum
Rhabdonema adriaticum	Karsten, 1899	IV b	Bildung eines "Richtungskörpers"; cytologisch
Grammatophora marina Tabellaria	Karsten, 1926 Schütt, 1896; p. 104	III b oder IV b (IV a)	Cytologisch nicht eingehend untersucht Die Angabe beruht nach KARSTEN's Meinung (1899, p. 33) auf einer Verwechselung mit Rhabdonema
Meridion circulare " "	Lüders, 1862 Geitler, 1927—1928	? IV b ?	Ohne nähere Angaben Nur Auxosporen, nicht ihre Entstehung be- obschtat
Synedra affinis	Karsten, 1897	IV a	Die Angabe über Autogamie ist unbewiesen und anders deutbar (vgl. S. 198)
Raphidioidineae :			
Eunotia pectinalis	Thwaites, 1847; W. Shmith, 1853. 1856	IJ a	
Eunotia formica	GEITLER, p. 67	IIa	
Monoraphidineae:			
Cocconeis pediculus	Carter, 1856; Lüders, 1862 Geitler, 1927 b	II a	Cytologisch untersucht (GEITLER), Bildung
" " " "	Reinhardt, 1884; Borščow, 1873 ¹)	II (a oder b?) II a und b	Zwei verschiedene Formen
" "	SCHMITZ, 1877; PFITZER, 1871	IV b (wohl a)	Cytologisch nicht untersucht

¹) Nach der Angabe KLEBAHN's, 1896.

215

Tabelle 2 (Fortsetzung).

Name der Art	Autor	Typus	Anmerkungen
Cocconeis placentula	Karsten, 1900	II b	Cytologisch untersucht, die homöotypische Teilung übersehen
C. placentula var. pseudo- lineata, var. I	Geitler, 1927; p. 127	II b	Cytologisch untersucht, Bildung eines Rich- tungskörpers
C. placentula	LIEBISCH, 1929	IIa	
var. klinoraphis	Geitler, 1927 b	II a, ausnahmsweise IV b «	Cytologisch untersucht, Bildung eines Rich- tungskörpers
var. tenuistriata	Geitler, p. 126	II a	Cytologisch untersucht, Bildung eines Rich- tungskörpers
C. placentula	W. Smith, 1853, 1856; Schu- mann, 1862	IV b (wohl ")	5
var. lineata, var. euglypta, var. II	Geitler, 1927b; p. 129, 130	IV b a (lineata aus- nahmsw. auch II b)	<i>lineata</i> cytologisch untersucht, Bildung eines "Pseudorichtungskörpers"
Rhoicosphenia curvata	Thwaites, 1847; W. Smith, 1853, 1856; Schmitz, 1877; Lüders, 1862; Karsten, 1899	Ib	CHOLNOKY (1927 a) beobachtete Zugrundegehen von je zwei Gameten eines Paares und inter- pretierte das Verhalten irrtümlich als II (vgl. S. 143); nach CHOLNOKY manchmal pädo- gam (die Mutterzellen sind Schwesterzellen)
Achnanthes lanceolata	Geitler, p. 99	Ib—c	Cytologisch untersucht
A. minutissima	GEITLER, p. 105	Ib	Cytologisch untersucht
A. longipes	W. Smith, 1853; 1856	IV a ?	Copulation vielleicht übersehen
" "	Lüders, 1862; Reinhardt, 1884; Karsten, 1897	Ic	Cytologisch untersucht (KARSTEN)
A. brevipes	Reinhardt, 1884; Karsten, 1897	Ie	Cytologisch untersucht (KARSTEN)
A. exilis	Schmitz, 1877	wahrscheinlich I	Copulation wohl übersehen
A. subsessilis	Lüders, 1862; Karsten, 1897	III a	Cytologisch untersucht (KARSTEN)
Biraphidineae :			
Schizonema lacustre """	LÜDERS, 1862 Thwaites, 1847, 1848; W. Smith, 1853, 1856	I b I b	

LOTHAR GEITLER
Name der Art	Autor	Typus	Anmerkungen
Amphipleura rutilans Pleurosigma Nubecula Anomoeoneis sculpta	Lüders, 1862 Karstfn, 1899 Cholnoky, 1928 b	Ib? Ic Ib	Keine Gallerte nachweisbar Cytologisch untersucht; die Gameten sind Schwesterzellen (immer?), manchmal auch die Mutterzellen (Pädogamie)
Stauroneis phoenicenteron	Schumann, 1869; Archer, 1868, 1871, 1875	Ib?	
Frustulia rhomboides var. saxonica	CARTER, 1865; PFITZER, 1871; PETIT, 1884	Ib	
Neidium affine var. amphi- rhynchus	GRIFFITH, 1855	Ib?	
Brébissonia Boeckii	HAUPTFLEISCH, 1895; KAR- STEN, 1897, 1899	I b	Cytologisch untersucht (KARSTEN)
Navicula viridula	KARSTEN, 1896 ¹), 1899	Ib	Cytologisch untersucht
N. crucigera	KARSTEN, 1897, 1899	Ib	Cytologisch untersucht
N. ramosissima	KARSTEN, 1899	Ib	<i>v</i> 3
N. directa	KARSTEN, 1899	Ib	
N. subtilis	KARSTEN, 1899	Ib	
N. pugmaea	KARSTEN, 1899	Ib	
N. diduma	KARSTEN, 1899	Ic	
N. scopulorum	KARSTEN, 1896, 1899	Ib	Cytologisch untersucht
N. (Libellus) constricta	KARSTEN, 1896, 1899	Ib? IIIb? IVa?	Unsicher
N. (Libellus) Grevillei	W. Smith. 1853. 1856	IV b?	
N. firma	DE BARY. 1858	Ib?	
N. serians	CARTER, 1865; ARCHER, 1872	Ib	
N. seminulum	GEITLER, p. 15	IIb	Cytologisch untersucht, Bildung eines Rich-
	, , ,		tungskörpers
N. elliptica	PFITZER, 1871	II? oder I?	Nach MIQUEL (1893 b) eventuell III b oder IV b
N. cuspidata ∇ ar. ambigua	PFITZER, 1871	Ib	,
N. grācilis	CHOLNOKY, 1929	?	Nur einzelne Stadien
Orthoneis binotata	BUFFHAM, 1892	II ?	

¹) Als N. peregrina.

Name der Art	Autor	Typus	Anmerkungen
Pinnularia gibba P. hemiptera P. stauroptera P. viridis Amphiprora alata Amphora ovalis A. ovalis var. pediculus A. cymbelloides A. pusio A. veneta A. coffeaeformis A. Normani	CARTER, 1865 PFITZER, 1871; BARKER, 1875 SCHUMANN, 1869 (GEITLER, unveröffentlicht ¹) KARSTEN, 1899 CARTER, 1856; BORŠČOW, 1873 ²) SCHUMANN, 1862; GEITLER p. 154 KARSTEN, 1899 KARSTEN, 1899 KARSTEN, 1899 KARSTEN, 1899 KARSTEN, 1899 KARSTEN, 1899 KARSTEN, 1899 SARTEN, 1928 b	Ib Ib? Ib? Ia Ia Ia Ia Ia Ia Ia Ia Ia Vahrscheinlich IIIb	Cytologisch untersucht
Auricula hyalina A. minuta Cymbella caespitosa var. pedi-	KARSTEN, 1899 ? zitiert nach KNIEP, 1928, p. 76 CARTER, 1856	1 a ? I b ?	
C. prostrata	W. Smith, 1853, 1856; Chol- Noky. 1929	Ib	Cytologisch untersucht (CHOLNOKY)
C. affinis	Borščow, 1873 ²); Cholnoky, 1929	Ib	Cytologisch untersucht (Cholnoky)
C. cistula	THWAITES, 1847; W. SMITH, 1853, 1856; LÜDERS, 1862; BORŠČOW, 1873 ²)	Ib	Kolbe (1927) gibt eine gute Photographie eines CopPaares mit synaptischen Kernen
""" C. cymbiformis C. parva C. gastroides	Schmitz, 1872; Pétit, 1884 Archer, 1872 W. Smith, 1853, 1856 Schmitz, 1877; Hallier, 1882 ²); Cholnoky, 1929	IV b α ? I b ? I b ? I b ? I b	Vgl. S. 145 Cytologisch untersucht (CHOLNOKY); nach Schmitz angeblich IVb (?); nach CHOLNOKY manchmal nädocam (dia Muttarzellan sind
			Schwesterzellen)

¹) Das Material stammte aus Lunz.

²) Nach KLEBAHN, 1896; nicht eingesehen.

LOTHAR GEITLER

Name der Art	Autor	Typus	Anmerkungen
Cymbella lanceolata	THWAITES, 1847; W. SMITH,	Ib	Cytologisch untersucht (GEITLER): manchmal
C. helvetica	1853, 1856; GEITLER, 1927а Сноглоку, 1929	Ib	Manchmal pädogam (die Mutterzellen sind Schwesterz.)
C. ventricosa	Cholnoky, 1929	Ib	Cytologisch untersucht; manchmal pädogam (die Mutterzellen sind Schwesterzellen)
C. ventricosa var. I	GEITLER, p. 145 GRITLER, p. 145	Ib, ausnahmsw. IV b	(are manerized sind convesterized)
C. lacustris	CHOLNOKY, 1929	Ib	Cytologisch untersucht; manchmal pädogam (die Mutterzellen sind Schwesterzellen)
C. sumatrensis	Geitler, p. 138	Ib (oder IV b a ?)	Vgl. S. 141 f.; in der Auxospore erfolgt eine Kernteilung der eine Tochterkern degeneriert
Gomphonema intricatum G intricatum var dichotomum	Сноглоку, 1929 W Smith 1853 1856	Ib? Ib?	Cytologisch teilweise untersucht
eine ähnliche sp.	THWAITES, 1847	Ib?	
G. tenellum	W. SMITH, 1853, 1856	Ib?	
G. olivaceum	W.SMITH, 1853, 1856; PFITZER, 1871; SCHMITZ, 1877		
" "	CHOLNOKY, 1929; GEITLER (zwei var.), p. 148, 153	Ib	Cytologisch untersucht; nach CHOLNOKY manchmal pädogam (die Mutterzellen sind Schwasterzellen)
G. geminatum	K. Meyer, 1929	Ib	Cytologisch untersucht; Wander- und Ruhe- gameten verkannt; in der Auxospore erfolgt manchmal eine Kernteilung
G. parvulum var. micropus Epithemia argus E. argus var. Goeppertiana E. sorex E. turgida	Geitler, p. 41 Schumann, 1862 Itzigsohn, 1866 ¹) W. Smith, 1853, 1856 Thwaites, 1847; W. Smith, 1853, 1856; Lüders, 1862	Ib Ia? I? Ia Ia	mane and the memory

¹) Nach KLEBAHN, 1896; nicht eingesehen.

Name der Art	Autor	Typus	Anmerkungen
Epithemia zebra	Thwaites, 1847; W. Smith, 1853, 1856; Lüders, 1862; Schmitz, 1877	Ia	
Ep. zebra var. saxonica	GEITLER, p. 158.	Ia	teilweise cytol. untersucht
Denticula Vanheurckii	GEITLER, p. 165.	Ia	•
Rhopalodia gibba	Thwaites, 1847; W. Smith, 1853, 1856; Pfitzer, 1871; Klebahn, 1896	Ia	Cytologisch untersucht (KLEBAHN)
Rh. gibba var. ventricosa	W. Smith, 1853, 1856	Ia	
Bacillaria pradoxa	KARSTEN, 1899 ; LIEBISCH, 1929	IIIb? oder IV α ? β ?	
Nitzschia sp.	GEITLER, p. 172	IIIb oder IVb?	
N. palea	Miquel, 1892	III b oder IV b ?	
N. longissima	KARSTEN, 1897	Ib-c	Keine Copulationsgallerte nachweisbar
N. hybrida	KARSTEN, 1899	Ibc	Keine Copulationsgallerte nachweisbar
N. subtilis	GEITLER, 1928 a	Ib	Extremer Fall der Ausbildung von Wander- und Ruhegameten; Copulationsschlauch; cytologisch untersucht
N. fonticola	GEITLER, p. 168	Ic	Keine Copulationsgallerte nachweisbar
Cymatopleura solea	Ргітдек, 1871	IIa	
²⁷ 23	KARSTEN, 1900	IVbα	Cytologisch untersucht; anscheinend Pseudo- reduktionsteilung
C. elliptica	KARSTEN, 1900	IVbα	Cytologisch untersucht; anscheinend Pseudo- reduktionsteilung
Surirella splendida	FOCKE, 1854; KARSTEN, 1900 (als S. saxonica)	IIa	Cytologisch eingehend untersucht (KARSTEN
S. capronii $(= calcarata)$	PFITZER. 1871	Ha	1/10/
S. striatula	KARSTEN, 1928; LIEBISCH, 1929	IIa	
S. gemma	KARSTEN, 1928; LIEBISCH, 1929	IVb (wohl α)	

Opephora Martyi bildet mehrzellige Bänder; die Schalen sind starker Formveränderungen fähig.

Die Zellen von Achnanthes lanceolata var. rostrata bilden im Unterschied zum Typus Gallerthöfe.

Die *Eunotia* - Raphe funktioniert — entgegen der Annahme Hustedn's — als Bewegungsorgan.

Die Teilungsfolge von *Eunotia formica* vollzieht sich nach dem Binomialsatz.

Literaturverzeichnis.

Weggelassen wurden Publikationen rein floristisch-systematischen, anatomischen und physiologischen Charakters, sofern sie zu dem hier behandeltem Thema keine unmittelbare Beziehung besitzen; ein ausführliches Verzeichnis dieser findet man bei HUSTEDT, 1927 und 1930.

- (1871): On the Conjugation of Stauroneis phoenicenteron. Ibid. Vol. 11.
- (1872 a): On the conjugated state of Navicula serians. Ibid. Vol. 12.
- (1872 b): On the conjugated state of Cocconema cymbiforme. Ibid.
- (1875): Conjugated state of Stauromeis phoenicenteron. Ibid. Vol. 15.
- BACHRACH, E. et LEFEVRE, M. (1929): Contribution a l'étude da Rôle de la silice chez les êtres vivants. Observations sur la biologie des Diatomées. Journ. de Phys. Path. gén. T. 27.
- BARKER, P. (1875): Conjugated state of Pinnularia hemiptera. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 15.
- BELAR, K. (1926): Der Formwechsel der Protistenkerne. Ergebn. Fortschr. Zool. Bd. 6.

- (1930): Über die reversible Entwicklung des lebenden Protoplasmas. Protopl. Bd. 9.

- Borščow, EL. (1873): Die Süßwasser-Bacillariaceen (Diatomaceen) des südwestlichen Rußland. Kiew.
- BÖRNER, C. (1923): Die natürliche Schöpfungsgeschichte als Tokontologie. Ein Entwurf. Leipzig.
- BRAUN, A. (1851): Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. Leipzig.
- BRIEGER, F. (1924): Über den Silicium-Stoffwechsel der Diatomeen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 62.
- (1930): Selbststerilität und Kreuzungssterilität. Monogr. aus dem Gesamtgeb. Pflanzen und Tiere Bd. 21. Berlin.
- BUFFHAM, T. H. (1885): Conjugation of Rhabdonema arcuatum. Journ. Quekett Micr. Club Vol. 2.
- (1892): Conjugation in Diatomaceae. Ibid. Vol. 5.
- CARTER, H. J. (1856): On the Conjugation of Cocconeis, Cymbella and Amphora. Ann. Mag. Nat. Hist. 2. Ser. Vol. 17.
- (1865): Conjugations of Navicula serians, N. rhomboides and Pinnularia gibba. Ibid. 3. Ser. Vol. 15.

ARCHER, W. (1868): Conjugated state of Stauroneis phoenicenteron. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 8.

CASTRACANE, F. (1893-1896): Les spores des diatomées. Le Diatomiste.

- (1893-1896): De la réproduction des diatomées. Ibid.
- v. CHOLNOKY, B. (1924): Beiträge zur Kenntnis der Bacillarien-Kolonien. Folia Cryptog. Bd. 1. Ungarisch mit deutschem Résumée.
- (1925): Über fluktuierende Variabilität der Bacillarien. Ungar. Bot. Blätter Bd. 22.
- (1926): Beiträge zur Kenntnis des Chromatophorenbaus der Diatomeen. Ibid. Bd. 23.
- (1927 a): Über die Auxosporenbildung von Rhoicosphenia curvata. Arch. f. Protistenk. Bd. 60.
- (1927b): Beiträge zur Kenntnis der Bacillariaceen-Kolonien. Hedwigia Bd. 67.
- (1927 c): Zur Zytologie und Systematik der Navicula pannonica. Österr. Bot. Zeitschr. Bd. 76.
- (1928 a): Über mehrfache Schalenbildungen bei Anomoeoneis sculpta. Ibid. Bd. 68.
- (1928b): Über die Auxosporenbildung der Anomoeoneis sculpta. Arch. f. Protistenk. Bd. 63.
- (1929): Beiträge zur Kenntnis der Auxosporenbildung. Ibid. Bd. 68.
- COOMBE, J. N. (1893-1896): De la réproduction des diatomées. Le Diatomiste.
- CZURDA, V. (1930): Experimentelle Untersuchungen über die Sexualitätsverhältnisse der Zygnemalen. Beih. Bot. Zentralbl. Abt. 1 Bd. 47.
- DEBARY, A. (1858): Untersuchungen über die Familie der Conjugaten.
- DRUCE (1857): Conjugation in Diatomaceae. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. 5.
- McDONALD, J. D. (1869): On the Structure of the diatomaceous frustule and its genetic cycle. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 3 Vol. 4.
- FOCKE, G. W. (1854): Physiologische Studien. 2. Heft. -- (1857): Über die Copulation der Bacillarien und Desmidiaceen. Bot. Ztg. Nr. 15. FRENZEL, J. (1897): Die Diatomeen und ihr Schicksal. Naturw. Wochenschr. Bd. 12. GEITLER, L. (1926): Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Pyrenoide.
- Arch. f. Protistenk.
- (1927 a): Die Reduktionsteilung und Kopulation von Cymbella lanceolata. Ibid. Bd. 58.
- (1927 b): Somatische Teilung, Reduktionsteilung, Kopulation und Parthenogenese bei Cocconeis placentula. Ibid. Bd. 59.
- (1927 c): Häutung bei einer pennaten Diatomee. Österr. Bot. Zeitschr. Bd. 76.
- (1927 d): Über Vegetationsfärbungen in Bächen. Biologia gen. Bd. 3.
- (1927-1928): Über die Auxosporen von Meridion circulare und verwandten Gattungen. Mikrokosmos Bd. 21.
- (1928 a): Kopulation und Geschlechtsverteilung bei einer Nitzschia-Art. Arch. f. Protistenk. Bd. 61.
- (1928 b): Autogamie bei Amphora. Österr. Bot. Zeitschr. Bd. 77.
- (1928 c): Neue cytologische Arbeiten über Diatomeen. Ein Sammelref. Arch. f. Protistenk, Bd. 64
- (1929): Über den Bau der Kerne zweier Diatomeen. Ibid. Bd. 68.
- -- (1930 a): Studien über den Formwechsel der pennaten Diatomeen. Biol. Zentralbl. Bd. 50.
- (1930b): Die Bedeutung innerer und äußerer Faktoren für die Auslösung der sexuellen Fortpflanzung bei Protisten. Forsch. u. Fortschr. Bd. 6.
- (1930 c): Über die Bedeutung der Größe für die Organisation der Zelle. Naturw. Bd. 18.
- (1931): Der Kernphasenwechsel der Diatomeen Beih. Bot. Zentralbl. 1. Abt.

GEMEINHARDT, K. (1926 a): Die Gattung Synedra in systematischer, cytologischer und ökologischer Hinsicht. Pflanzenforsch. Heft 6.

(1926 b): Beiträge zur Kenntnis der Diatomeen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 44.
(1927): Beiträge zur Kenntnis der Diatomeen. Ibid. Bd. 45.

- GRIFFITH, J. W. (1855): On the Conjugation of the Diatomaceae. Ann. Mag. Nat. Hist. 2. Ser. Vol. 16.
- (1856): On the siliceous sporangial sheath of the Diatomaceae. Ibid. 2. Ser. Vol. 18.

HALLIER, E. (1880): Untersuchungen über Diatomeen, insbesondere über ihre Bewegung und ihre vegetative Fortpflanzung. Gera.

- (1882): Auxosporenbildung von Cymbella gastroides. Нимволот Heft 4.
- HARTMANN, M. (1927): Allgemeine Biologie. Jena.
- (1929 a): Fortpflanzung und Befruchtung als Grundlage der Vererbung. Handb. der Vererbw. Bd. 1. Berlin.
- (1929 b): Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei den Protisten und Thallophyten. Ibid. Bd. 2.
- HAUPTFLEISCH, P. (1895): Die Auxosporenbildung von Brebissonia Boeckii. Mitt. naturw. Ver. Neu-Vorpommern uud Rügen Bd. 27.
- HEINZERLING, O. (1908): Der Bau der Diatomeenzelle. Bibl. Bot. Bd. 69.
- HEMPEL (1881): Algenflora der Umgegend von Chemnitz. VII. Ber. naturw. Ges. Chemnitz.
- HOFKER, J. (1926): Untersuchungen über den Bau der Diatomeen. I. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 44.
- (1928): Die Teilung, Microsporen- und Auxosporenbildung von Coscinodiscus biconicus. Ann. de Prot. Bd. 1.
- (1930): Über die Fortpflanzung einiger Diatomeen der Zuidersee. Zeitschr. Zellf. wiss. Micr. Bd. 10.
- HOFMEISTER, W. (1857): Über die Fortpflanzung der Desmidiaceen und Diatomeen. Ber. über d. Verh. Kgl. Sächs. Ges. Wiss. Leipzig Bd. 9.

HUSTEDT, F. (1927): Die Kieselalgen. RABH.'s Krypt.-Flora. Leipzig.

- (1929): Untersuchungen über den Bau der Diatomeen. IX. Ber. über d. Verh. Kgl. Sächs. Ges. Wiss. Leipzig Bd. 47.
- (1930): Bacillariophyta (Diatomeae). PASCHER'S Süßw.-Flora Heft 10. Jena.

ITZIGSOHN, H. (1866): Epithemia Goeppertiana copulata. Hedwigia Bd. 5.

- KARSTEN. G. (1896): Untersuchungen über Diatomeen. Flora Bd. 82.
- (1897): Untersuchungen über Diatomeen. II, III. Ibid. Bd. 83.
- -- (1898): Neuere Untersuchungen über die Auxosporenbildung der Diatomeen. Ann. de Buitenzorg, Suppl. Bd. 2.
- (1899): Die Diatomeen der Kieler Bucht. Wiss. Meeresunters. N. F. Kiel Bd. 4.
- (1900): Die Auxosporenbildung der Gattungen Cocconeis, Surirella und Cymatopleura. Flora Bd. 87.
- (1901): Über farblose Diatomeen. Flora, Ergänzungsband 89.
- (1912): Über die Reduktionsteilung bei der Auxosporenbildung von Surirella saxonica. Zeitschr. f. Bot. Bd. 4.
- (1925): Zur Entwicklungsgeschichte der Diatomeen. Intern. Rev. ges. Hydrob. Bd. 13.
- (1926 a): Die Tabellarien und ihre Auxosporenbildung. Leopoldina Bd. 1.
- (1926 b): Zur Entwicklungsgeschichte der Diatomeen. Intern. Rev. Bd. 13.
- (1928): Bacillariophyta. Engler, PRANTL, Rat. Pfll.-Fam. 2. Aufl. Bd. 2.

- KARSTEN, G. (1931): Bacillariophyta. Handwörterb. d. Naturw. 2. Aufl. Bd. 1.
- KLEBAHN, H. (1896): Beiträge zur Kenntnis der Auxosporenbildung. I. Rhopalodia gibba. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 29.
- KLEBS, G. (1896): Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena.
- (1900): Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. III. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 35.
- (1903): Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena.
- KNIEP, H. (1928): Die Sexualität der niederen Pflanze. Jena.
- Kolbe, R. W. (1927 a): Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser-Diatomeen. Pflanzenforsch. Heft 7.
- (1927b): Über Einschlußmittel für Diatomeen. Zeitschr. wiss. Micr. Bd. 44.
- KORSHIKOV, A. A. (1930): On the Origin of the Diatoms. Beih. Bot. Zentralbl. Abt. 1 Bd. 46.
- KÜTZING, F. T. (1833): Synopsis Diatomearum. Linnaea Bd. 8.
- (1865): Die kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen. Nordhausen.
- LAUTERBORN, R. (1896): Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig.
- LIEBISCH, W. (1928): Amphitetras antediluviana, sowie einige Beiträge zur Entwicklung der Diatomeenzelle. Zeitschr. f. Bot. Bd. 20.
- (1929): Experimentelle und kritische Untersuchungen über die Pektinmembran der Diatomeen unter besonderer Berücksichtigung der Auxosporenbildung und der Kratikularzustände. Ibid. Bd. 22.
- LÜDERS, J. (1862): Beobachtungen über die Organisation, Teilung und Kopulation der Diatomeen. Bot. Ztg. Nr. 20.
- MAINX, F. (1931): Physiologische und genetische Untersuchungen an Oedogonium. I. Zeitschr. f. Bot. Bd. 24.
- MERESCHKOWSKY, C. (1901): Études sur l'endochrome des diatomées. Mém. de l'acad. imp. d. sc. St. Pétersb., cl. phys.-math. T. 11.
- (1902-1903): Les types de l'endochrome. Scripta horti bot. Petr. T. 21.
- (1903 a): Nouvelles recherches sur la structure et la division des diatomées. Bull. Soc. Nat. Moscou.
- (1903 b): Farblose Pyrenoide und gefärbte Elaioplasten. Flora Bd. 92
- (1903 c): Zur Morphologie der Diatomeen. Kasan.
- (1904): Loi de translation chez les diatomées. Journ. de Bot. T. 18.
- (1906): Gesetze des Endochroms. Kasan.
- MEYER, K. (1929): Über die Auxosporenbildung von Gomphonema geminatum. Arch. f. Protistenk. Bd. 66.
- MIQUEL, P. (1892-1893): Recherches expérimentales sur la physiologie, la morphologie et la pathologie des diatomées. Ann. de Microgr.
- (1893—1896): Du rétablissement de la taille et de la rectification de la forme chez les diatomées. Le Diatomoste.
- (1893-1896): Du noyau chez les diatomées. Ibid.
- (1893-1896): Des spores des diatomées. Ibid.
- MITROPHANOW, P. (1898): Beobachtungen über Diatomeen. Flora Bd. 84.
- MÖBIUS, M. (1920): Über die Größe der Chloroplasten. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Molisch, H. (1903): Notiz über eine blaue Diatomee. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 21.