

Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Calothrix*.

Von

Roland Weber.

(Hierzu 10 Textfiguren und Tafel 20.)

Im Sommer 1931 brachte mich eine Exkursion an den Laacher See in den Besitz von *Calothrix*-Material, das zur näheren Bearbeitung einlud. Meine Beschäftigung mit der genannten Gattung wurde dadurch gefördert, daß sich im Botanischen Garten zu Gießen Material einer weiteren *Calothrix*-Art in reichlicher Menge vorfand. Die Untersuchung der beiden Arten ergab eine Reihe von Tatsachen, die die Kenntnis der Gattung *Calothrix* und der Rivulariaceen im allgemeinen zu fördern geeignet schienen. Nachdem ich in den letzten zwei Semestern im Botanischen Institut zu Gießen über die Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Bewegungsphysiologie der beiden Arten eine Reihe von Beobachtungen gesammelt habe, will ich versuchen, die Ergebnisse im folgenden zusammenzustellen. Ich schildere zunächst die beiden Arten in getrennten Kapiteln und werde in einem Schlußabschnitt mit einigen allgemeinen Erörterungen auf das Gefundene zurückkommen.

I. *Calothrix fusca* (Kütz.) BORN. et FLAHL.

Diese Blaualge wurde im Juni und Oktober 1931 in der Gallerte von *Chaetophora endiviifolia* gefunden, die in dem klaren Wasser des Laacher Sees dicht unter dem Wasserspiegel in einer Entfernung von etwa 15 m vom Ufer an einem Eichenpfahl wuchs. Im Standortwasser erhielten sich die losgelösten grünen Algenpolster lange am Leben und konnten im Botanischen Institut zu Gießen bestimmt und untersucht werden.

Beschreibung. — Die *Calothrix*-Fäden liegen einzeln in wechselndem Abstand voneinander in der *Chaetophora*-Gallerte: während an manchen Stellen die *C.*-Fäden gehäuft, oft sogar dicht nebeneinander liegen, finden sie sich an anderen Stellen nur vereinzelt. Besonders dicht liegen sie in der Nähe von kugelig oder anders geformten kristallinen Kalkmassen.

Über die Fähigkeit der *Chaetophora*, Kalk zur Ausfällung zu bringen, hat TILDEN (1897, p. 98) berichtet. Auch viele Cyanophyceen, besonders Rivulariaceen, können Kalk ausfällen (GEITLER, 1931, p. 73). Daß die uns vorliegenden Blaualgen bei der Kalkproduktion nicht unbeteiligt sind, schließe ich daraus, daß sie sehr häufig mit ihren basalen Enden in den Kalkmassen stecken und nur mit den Schwanzenden herausragen. In einigen Fällen war Kalk in noch nicht großer Menge an den Heterocysten isoliert liegender *Calothrix*-Fäden abgeschieden. Die von *Chaetophora* und *Calothrix* durchzogenen Kalkmassen zeigen oft eine auffallende Schichtung, an deren Zustandekommen die Algen wohl nicht beteiligt sind. Eine durch regelmäßigen Verlauf der eingeschlossenen *Chaetophora*-Fäden hervorgerufene Streifung der Kalkmassen, wie sie TILDEN (1897, p. 98, tab. 9, fig. 6) beschrieben und abgebildet hat, konnte nur selten beobachtet werden; meist lagen die Algenfäden ganz unregelmäßig in den Kalkkörpern. Oft sind auch tote Fäden, vor allem deren Spitzen in der Nähe eines Kalkabscheidungs-zentrums von dünnen Kalklagen überzogen, die meist die Grenzen der eingehüllten Zellen noch erkennen lassen, mitunter aber auch eigentümlich unregelmäßig schraubige Strukturen aufweisen, die einem um die Fäden geschlungenen Tau ähnlich sind.

Die Mehrzahl der *C.*-Fäden ist gekrümmt; oft sind sie stark verschlungen, seltener gerade. Verzweigung der Fäden wurde niemals beobachtet; auf Ansätze und Vorstufen einer solchen wird später hinzuweisen sein.

Die Breite der Fäden variiert beträchtlich. Als Mittelwert kann man 8—10 μ angeben. An der Basis sind die Fäden bis zu 15 μ



Fig. 1.

breit, so daß hier eine keulenförmige Verdickung entsteht, über der sich die terminale Heterocyste befindet. Am anderen Ende verjüngen sich die Fäden und laufen schließlich zu haarartig dünnen Zellen aus; bei älteren Fäden fehlt dieses Haar oft. Der in Textfig. 1 dargestellte Faden wurde in allen Einzelheiten (Gesamtlänge und Zellendimensionen) ausgemessen: seine Länge von $390\ \mu$ ist ein Mittelwert; oft ist das haarartig zulaufende Ende beträchtlich länger als bei ihm.

Die Fäden haben eine farblose Scheide. Schichtung und Zerfaserung der Scheide wurden nicht beobachtet. In diesem Punkte befinde ich mich im Gegensatz zu anderen Autoren, die solche für *C. fusca* angeben (GEITLER, 1925, p. 221). Die Form der Zellen ist

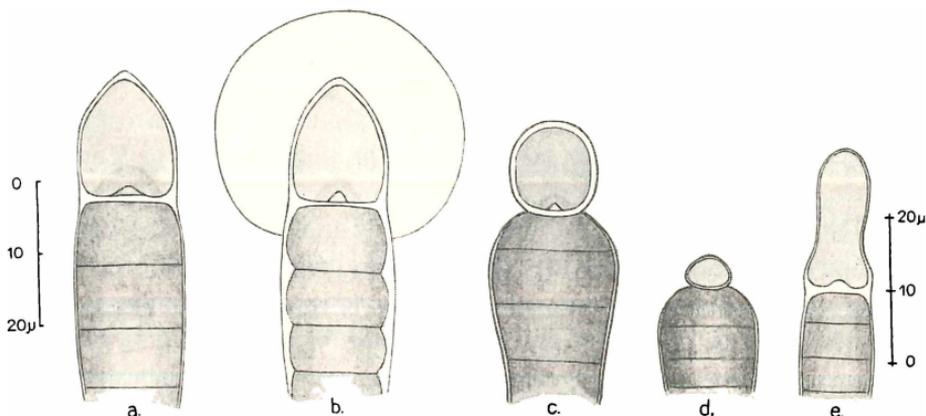


Fig. 2.

verschieden, in manchen Fällen ist sie kurzzyklindrisch, in anderen niedrig tonnenförmig (Textfig. 2a, b). Das Verhältnis zwischen Höhe und Breite der Zellen wechselt. Öfters sind die Zellen doppelt so breit als lang, aber auch isodiametrische Zellen kommen vor. Die basalen zeigen meist eine größere Höhe als die folgenden; in dem haarförmig verdünnten Teil der Fäden sind sie langgestreckt. Die Farbe der Fäden variiert. Neben dem vorherrschenden Grau kommen blaugraue, grüngraue und braungraue Farbtöne vor. Selbst in demselben Präparat findet man Fäden von auffallend verschiedener Färbung; vielleicht hat das Alter Einfluß auf diese.

Form, Größe und Farbe der terminalen Heterocysten ist sehr mannigfaltig. Am häufigsten zeigen sie spitzkegelige Form (Textfig. 2a, b) und sind nur wenige μ länger als breit. In diesen Fällen ist die meist $15\ \mu$ betragende Breite der Heterocysten gleich der der benachbarten Zellen. Oft haben die Heterocysten halbkugelige,

seltener fast kugelige Gestalt (Textfig. 2 c) und sind ebenso breit wie die basalen Zellen oder schmaler als diese. Im letzteren Falle sind sie im Verhältnis zu dem stark verdickten Fadenende oft sehr schmal und klein (Textfig. 2 d). Mitunter sind die Heterocysten langgestreckt und zeigen dann manchmal eine Einschnürung (Textfig. 2 e). Wiederholt wurden Heterocysten gemessen, die zweieinhalbmal so lang als breit waren.

Der Inhalt der Heterocysten ist meist gelb, oft aber grün bis graugrün. Die dem Faden zugewandte Heterocystenwand zeigt oft eine geringe Membranverdickung, die von einem Tüpfelkanal durchbrochen ist. Meist liegt ein größerer, linsenförmiger oder runder Inhaltkörper davor, der aus Reservestoffen zu bestehen scheint. Oft ist die zwischen ihm und der Membran liegende Grenze sehr schwer festzustellen. Während sich dieser Inhaltkörper bei frisch gesammeltem Material in fast allen Heterocysten vorfand, wurde er nach mehrwöchentlichem Aufenthalt der Algen im Laboratorium nur noch sehr viel kleiner oder gar nicht mehr gefunden. Um Membranverdickung und Inhaltkörper liegt öfter ein halbkugelförmiger dunkler Hof, über dessen Natur ich nichts ermitteln konnte (Textfig. 2 a, b, c).

Unzweifelhaft handelt es sich bei der in der Gallerte von *Chaetophora* gefundenen Blaualge um *Calothrix fusca* (KÜTZ.) BORN. et FLAH. (GEITLER 1925, p. 221). Im Jahre 1843 wurde diese Art von KÜTZING (1843, p. 232) zum ersten Male als *Mastichothrix fusca* beschrieben. Auch dieser Autor fand sie in der Gallerte von *Chaetophora*. Er gibt auch eine allerdings sehr kleine Abbildung (1849, tab. 45, fig. 5). 1886 vereinigten BORNET und FLAHAULT KÜTZING'S Arten *Mastichotrix fusca* und *M. aeruginea*, ferner *M. longissima* (MAZÉ und SCHRAMM) unter dem neuen Namen *Calothrix fusca*.

Symbiose. — Nachdem schon mehrere Autoren *C. fusca* in derselben Alge gefunden haben, mit der vereinigt sie hier geschildert worden ist, darf das Zusammentreffen der beiden Arten nicht mehr als zufällig betrachtet werden. Da schon so viele Blaualgen als Symbionten der verschiedensten autotrophen und heterotrophen Gewächse erkannt worden sind, dürfen wir wohl auch die uns beschäftigende Art befähigt nennen, lebende Individuen bestimmter Art aufzusuchen und sich in ihnen ansässig zu machen. Da in unserem Falle zwei autotrophe Arten miteinander in Verbindung treten, läßt sich annehmen, daß es nicht Auswirkungen des Kohlenstoffwechsels sind, die sie zusammenführen. Überhaupt werden wir wohl das Richtige treffen, wenn wir die vorliegende Symbiose als eine lockere Vereinigung betrachten.

Der anatomische Befund gibt keine Anhaltspunkte, die Beziehungen der beiden Symbionten zueinander näher zu definieren. Textfig. 3 gibt eine Vorstellung davon, in welcher Weise *C.*-Fäden ihre gerade Form aufgeben und einen Grünalgenfaden umschlingen können; das kann gelegentlich durch Bildung zahlreicher korkzieherartiger Windungen geschehen (Textfig. 3 a); in anderen Fällen sind die *C.*-Fäden nur leicht gekrümmt und mit der konkaven Seite an den Grünalgenfaden angelegt. Welche Wirkungen von der Grünalge ausgehen, darf ich vermutungsweise dahin beantworten, daß in erster Linie Berührungsreize dabei im Spiele sind. Ich folgere es aus dem Befund, daß gelegentlich die *C.*-Fäden

sich gegenseitig umschlingen (Textfig. 3, d, e); spezifische chemische Reize sind anscheinend nicht im Spiel.

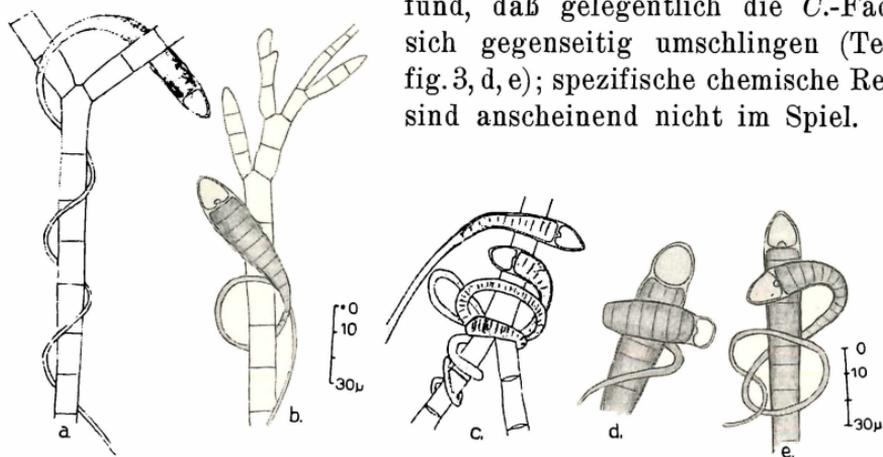


Fig. 3.

Calothrix ist keineswegs der einzige Organismus der von der *Chaetophora*-Gallerte beherbergt wird. Neben zahlreichen Diatomeen, Conjugaten und Protococcaceen fand ich noch eine Reihe anderer Cyanophyceen, besonders reichlich Chroococcaceen, Oscillatoriaceen und *Tolypothrix tenuis*.

Heterocysten. — Bei näherer Untersuchung der Blaualge stellte sich heraus, daß der oben beschriebene normale Bautyp, insbesondere der der Heterocysten, nicht immer eingehalten wird. Die Zahl der Abweichungen von der Regel ist so erheblich, daß ich diese nicht als eine nur unter bestimmten und selten verwirklichten Bedingungen auftretende Anomalie abtun darf, sondern in ihnen bemerkenswerte Stufen im Entwicklungsgang der Alge sehen möchte, wenn auch ohne Zweifel viele der nachfolgend beschriebenen Bildungen zu den Alters- und Absterbeerscheinungen der Fäden zu rechnen sein werden.

1. Quellungserscheinungen der Heterocystenmembran. — Zunächst fiel auf, daß die Membran der Heterocysten oft stark gequollen ist. Bleibt diese Membranverdickung meist in engen Grenzen, indem die Membran nur die doppelte bis dreifache Stärke erhält (Textfig. 4 a), so ist in anderen Fällen die Quellung weitaus stärker (Textfig. 4 b, c, e). Nicht selten war in diesen verdickten Heterocystenmembranspitzen eine Schichtung zu sehen (zwei, drei und mehr gut unterscheidbare Lamellen, — Textfig. 4 c, d, e).

2. Gallertabscheidung. — Mit der Membranquellung ist häufig Gallertproduktion verbunden. An den Heterocysten spitzen treten zarte Gallertzapfchen auf (Textfig. 4 e—i), die in vielen Fällen durch

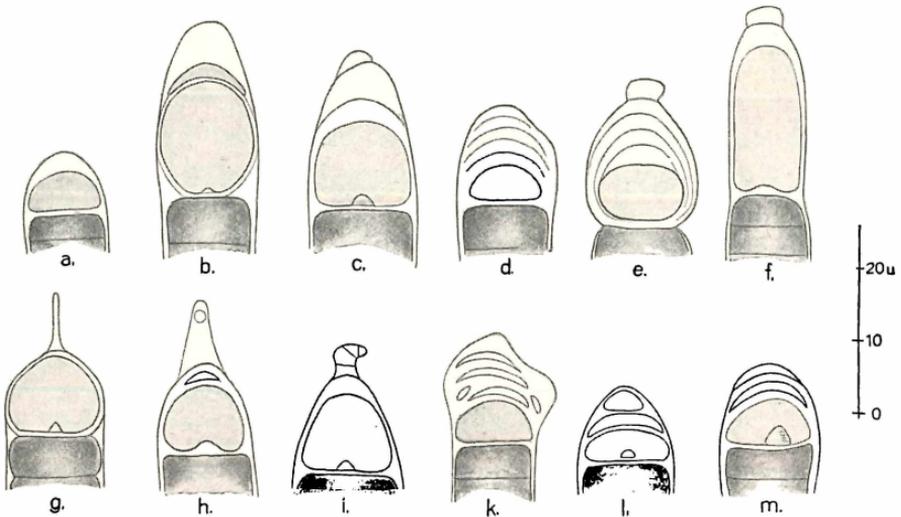


Fig. 4.

eine scharfe Grenze von der Heterocystenmembran abgegrenzt sind, in anderen geht die Heterocystenmembran ohne Trennungslinie in den Gallertzapfen über (Textfig. 5 d). Häufig sind in diesem kugelig oder anders gestaltete stark lichtbrechende Massen zu sehen (Textfig. 4 h, 5 d). Die Länge, die diese Gallertzapfen erreichen können, ist oft beträchtlich (Textfig. 4 h); in einigen Fällen waren sie doppelt so lang wie die Heterocysten; ihre Breite wechselt, seltener wurden ganz schmale fast fadenförmige Zapfen gesehen (Textfig. 4 g). In einem Falle zeigte der Gallertzapfen Schichtung (Textfig. 4 i).

Oft wird um das ganze basale Fadenende eine lockere Gallertmasse sichtbar (Textfig. 2 b), die sich von dem durch die Heterocystenmembran gebildeten Gallertzapfen vor allem durch ihre geringere Dichte unterscheidet. Diese schwach lichtbrechenden, daher

schwer sichtbaren Massen lassen sich mit Methylenblau, Rutheniumrot und anderen Farbstoffen leicht färben. Meist zeigt dieser Gallertklumpen am Kopfende der Fäden kugelige, seltener unregelmäßige Gestalt. Zuweilen wird die Gallerte in Ringform ausgeschieden; diese Ringe liegen dann in wechselnder Zahl um die Heterocysten oder auch um die vegetativen Zellen des Fadens herum. Nach Färbung mit Methylenblau erhält man eigenartige Bilder (Textfig. 5 a, 6 b).

3. Kappenbildung. — Oft sah ich an der Spitze der Heterocysten mehrere durch wechselnd große Zwischenräume voneinander getrennte Membranschichten einander folgen (Textfig. 4 b, h, k, l, m). Ob die flachen Hohlräume lediglich durch Trennung und Abspreizung benachbarter Schichten oder durch lokalen Substanzverlust oder lokale Stoffeinlagerungen, die sich in bestimmten Schichten der Gallert abspielen, hervorgerufen werden, mag dahin gestellt bleiben. Ähnliche Kappenbildungen konnte ich sehr häufig auf Helgoland an der marinen *C. scopulorum* beobachten. BORNET und THURET (1876, tab. 38, fig. 4) haben sie für dieselbe Spezies abgebildet (s. GEITLER, 1931, p. 598).

4. Neubildung von Heterocysten. — Für die Angehörigen der Familie der Rivulariaceen gilt das Auftreten einer terminalen Heterocyste als wesentliches Kennzeichen. Einige Autoren (KOHLE, 1904, p. 130) weisen besonders darauf hin, daß sie die Grenzzellen bei Rivulariaceen immer nur in Einzahl sahen. Es war mir daher überraschend, an *C.*-Fäden recht häufig Bildungen zu finden, die dem gewohnten Familienmerkmal widersprechend durch das Auftreten einer Mehrzahl von Heterocysten gekennzeichnet waren.

Die der Heterocyste anliegende erste vegetative Zelle, die häufig inhaltsärmer ist als die übrigen Zellen des Fadens, kann sich in eine Heterocyste umbilden. Beide Heterocysten können gleiche Gestalt, Größe, Membranbeschaffenheit und einen Inhaltkörper (Ectoplasten — BAUMGÄRTEL 1920) an der dem Faden zugewandten Seite aufweisen. Solche vollständige Übereinstimmung in so vielen Merkmalen ist selten. In einigen Fällen hat die zweite Heterocyste zwar Wandstruktur und Farbe einer solchen angenommen, aber die abgeplattete Form der vegetativen Zellen behalten.

Häufiger ist die terminale der beiden Heterocysten abgestorben und farblos (Textfig. 5 b, c, e). Ihr Lumen ist dann unregelmäßig eingeschnürt und durch zapfenähnliche Vorsprünge und Faltungen der innersten Membranlamelle eingengt. In Textfig. 5 c hat sich außerdem noch die Spitze der Heterocystenmembran vollkommen aufgelöst, und es ist ein Gallertzapfen gebildet worden.

Die meisten von mir gesehenen Fälle lassen den Schluß zu, daß nach dem Absterben der terminalen Heterocyste eine neue gebildet wird, zu der sich die letzte vegetative Zelle umwandelt. Bei dem in Textfig. 5 f abgebildeten Faden, dessen terminale Heterocyste atrophiert ist, ist die benachbarte vegetative Zelle noch in Umwandlung zur Heterocyste begriffen. Ihre Membran hat bereits die Qualitäten einer Heterocystenmembran, der körnige Inhalt gleicht noch dem der vegetativen Zellen. Es kann kein Zweifel bestehen, daß sich hier die neue Heterocyste erst nach dem Tode der terminalen ausgebildet hat. In anderen Fällen erscheinen beide Heterocysten gleich lebenskräftig; die terminale ist noch nicht degeneriert, die zweite schon

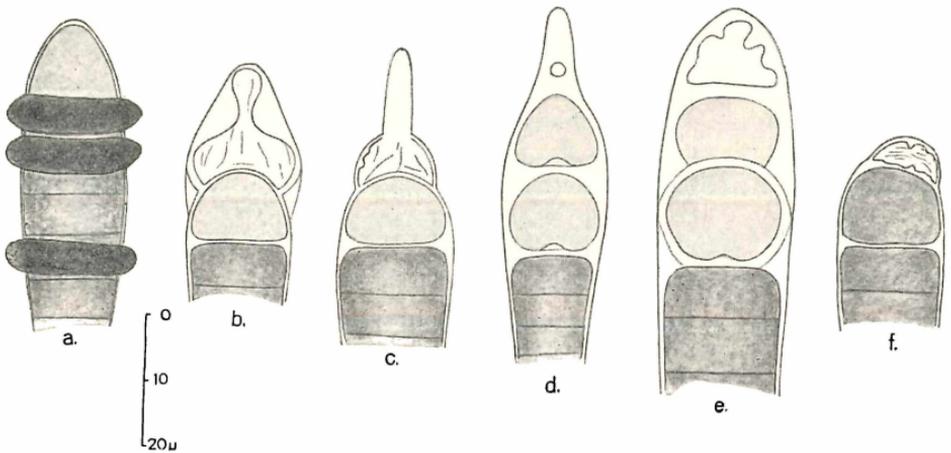


Fig. 5.

fertig ausgebildet. Nur selten konnte ich keinerlei Unterschied zwischen den beiden Heterocysten bemerken, meist erkannte man doch deutlich, daß die terminale Heterocyste die ältere war, wenn auch nur an einem Gallertzapfen auf der Spitze (Textfig. 5 d).

Drei hintereinander liegende Heterocysten wurden mehrmals beobachtet. In einem Falle (Textfig. 5 e) war deutlich zu erkennen, daß sie sich in ihrem Alter unterschieden. Die endständige war tot, ihre innerste Membranlamelle abgetrennt. Die folgende hatte normale gelbe Farbe und Wandverdickungen. Die dritte sah noch jugendlich aus, besonders durch ihre noch graugrüne Färbung; einen geringen gelblichen Farbeneinschlag hatte sie allerdings auch schon. Mit Sicherheit war in diesem Falle ein sukzessiv fortschreitendes Absterben und Entstehen der Heterocysten nachzuweisen. Reihenaufbildung einer noch größeren Anzahl von Heterocysten muß auf die gleiche Weise erklärt werden.

Der in Textfig. 6 a gezeichnete Faden zeigt eine große auf die vegetativen Zellen folgende Heterocyste, in ihr gelben Inhalt und einen linsenförmigen Inhaltskörper. Ihre Membran ist nicht gleichmäßig entwickelt, sondern an mehreren Stellen etwas angeschwollen. Eine zweite kleinere und flachere Heterocyste folgt auf sie; ihre Membran ist dort, wo sie der ersten seitlich aufsitzt, verdickt. Auch ihr Inhalt ist gelb. Dann folgt eine noch kleinere farblose, also schon tote Zelle mit typischer Heterocystenmembran, die an der Basis gequollen ist. Alle nun folgenden Heterocysten sind ebenfalls tot. Die nächste wieder etwas größere zeigt Quellungszipfchen, die in das Lumen hineinragen, die kegelförmige fünfte an der

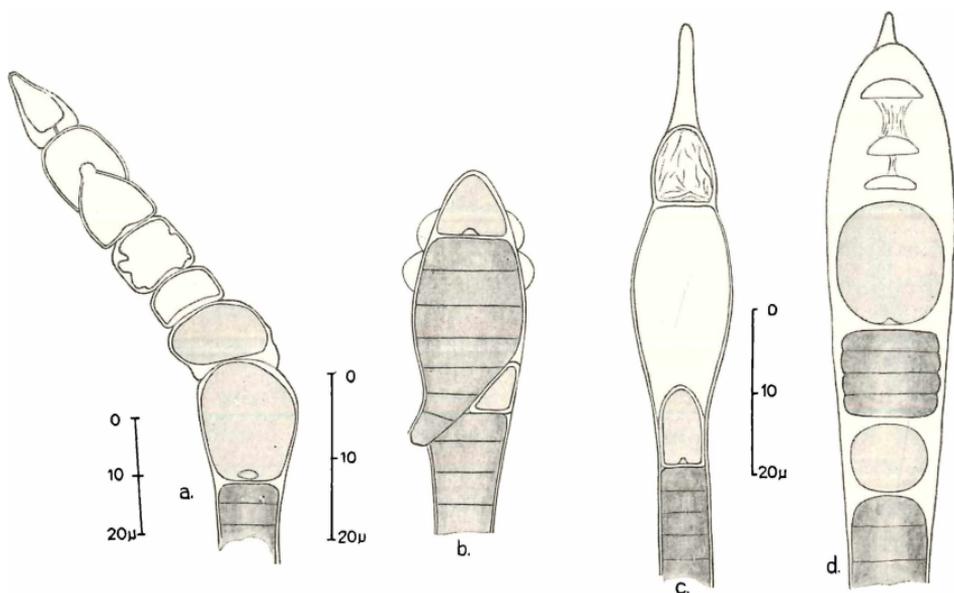


Fig. 6.

Basis eine kleine Membranvorwölbung; an der Spitze ist ihre Membran zum größten Teil gelöst, nur eine dünne Membranlamelle ragt noch in das Lumen der nächsten Heterocyste vor, deren Membran bei weitem nicht mehr die starke und feste Ausbildung der vorangehenden Zellen besitzt, sondern dünn und zart ist. Die Membran der letzten Heterocyste ist ebenfalls dünn und größtenteils verquollen; in der Mitte der Basalwand ist deutlich ein Tüpfel zu erkennen.

Die obersten zuletzt beschriebenen Heterocysten sind ohne Zweifel entstanden, als der Faden noch jung war. So sind ihre dünne Membran und geringe Größe zu erklären. Mit dem Älterwerden und Heranwachsen des Fadens wurden die neu entstehenden Heterocysten immer größer; die zuletzt gebildete ist am größten. —

Wandelte sich in den bisher beschriebenen Fällen eine vegetative Nachbarzelle der Heterocyste in eine solche um, so findet man fast ebenso häufig interkalare Heterocysten, die mitten im Faden liegen. Dieser Befund widerspricht nur scheinbar dem durch terminale Heterocysten gekennzeichneten Rivulariaceentyp; in Wirklichkeit entstehen die „interkalaren“ Heterocysten nach Zerstückelung der Fäden am Ende ihrer Bruchstücke; in vielen Fällen ist deutlich, daß eine lokale Nekrose oder ein Durchbrechen des Fadens der Ausbildung einer interkalaren Heterocyste vorausgeht. Das obere Fadenstück kann dann wachsen und die Scheide durchbrechen (Verzweigung, Textfig. 6 b), die oberste Zelle des unteren Fadenstückes zu einer Heterocyste werden. Nicht selten waren Fäden, die schon eine Durchbruchsstelle, aber noch keine Heterocyste zeigten. Häufig waren die unter der terminalen Heterocyste gelegenen oberen Teile der Fäden vollkommen oder doch zum größten Teil abgestorben; dann war die erste lebende Zelle zur Heterocyste und zum Kopf eines neuen Fadens geworden (Textfig. 6 c). Da sich die Heterocyste innerhalb der Scheide bildete, hatte diese auf ihre Form einen maßgebenden Einfluß; es entstanden meist schmale, langgestreckte Heterocysten.

Ausnahmsweise ließen die interkalaren Heterocysten keine Beziehungen zu einem Trennungs- oder Absterbeprozess erkennen und lagen inmitten gesunder vegetativer Zellen von normalem Aussehen (Textfig. 6 d). Die interkalaren Heterocysten weisen die Höhe der vegetativen Zellen auf oder sind bedeutend größer als diese.

Bei den oben als abgestorben oder degeneriert bezeichneten Heterocysten konnte man im allgemeinen die ursprüngliche Form und Membranbeschaffenheit noch deutlich erkennen. Nicht selten findet man Fäden, deren Heterocysten so stark knittrig zusammengesunken sind, daß von ihrem Lumen wenig oder gar nichts mehr zu sehen ist; sie sind dann oft scheibenförmig abgeflacht. An manchen Stellen der *Chaetophora*-Gallerte liegen Fäden, die diese Erscheinung zeigen, gehäuft. Einige Male fehlten die Heterocysten ganz (vermutlich waren sie abgefallen), und die sonst wohlentwickelten Fäden wurden an der Basis von einer vegetativen Zelle mit breiter Basis begrenzt. Versuche nach künstlichem Entfernen von Heterocysten deren Neubildung zu beobachten, schlugen fehl, da es nicht gelang, die dekapitierten Fäden genügend lange am Leben zu erhalten.

Vegetative Zellen. — Die Zellen, die zwischen einer terminalen und interkalaren Heterocyste liegen, sterben in vielen Fällen nach einiger Zeit ab, in anderen kommen sie zu neuem Wachstum.

Wegen Raummangel in der Scheide können die Fadenstücke nicht geradlinig weiterwachsen; sie winden sich und buchten die Scheide aus. Nimmt nur der untere Teil eines Fadenstückes am Längenwachstum teil, so entsteht eine lokale Verdickung über der interkalaren Heterocyste (Textfig. 7 a). Die Scheide kann außerordentlich weit gedehnt werden, wenn das ganze zwischen den beiden Heterocysten liegende Fadenstück an den Windungen teil hat. Auf solche Art kann der Faden die Breite seines basalen Endes mehr als verdoppeln (Textfig. 7 b).

Wiederholt begegneten mir in meinem Material Fäden, die an ihren Enden in viele aus mehreren Zellen bestehende Stücke zerbrochen waren und stellenweise nur noch leere Scheiden aufwiesen. Die Bruchstücke können durch die Öffnung der angebrochenen Scheide hinausgelangen. Ich habe trotz eifrigem Bemühen niemals den Bewegungsvorgang unmittelbar beobachten

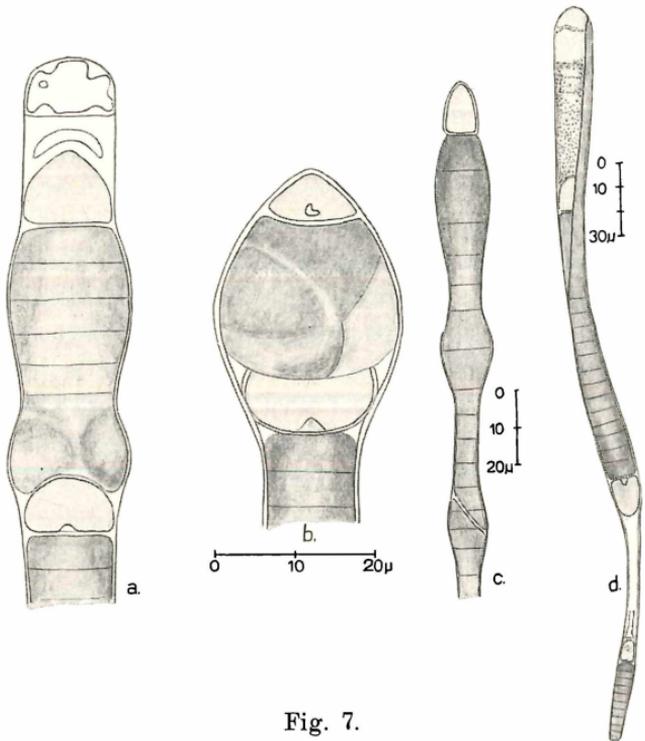


Fig. 7.

können, so daß ich über die Hormogonienbildung bei *C. fusca* keine Auskunft geben kann. Glücklicher war ich in dieser Beziehung bei der im zweiten Kapitel behandelten *C.*-Art.

Nicht selten sieht man Fäden, die die Scheide nicht vollständig erfüllen, sondern wellenförmig gebogen in ihr liegen und nicht nur stark verlängert, sondern auch verschmälert sind. Dieses Längenwachstum der in ihren Scheiden eingeschlossenen Fäden oder Fadenstücke kann offenbar manchmal sehr weit gehen und nach Zerstückelung der verlängerten Fäden überraschende Bilder zustande bringen, wie es Textfig. 7 d zeigt: hier haben sich durch Wachstum von Bruchstücken eines alten Fadens in der nämlichen Scheide junge

C.-Fäden entwickelt, die ihre Heterocysten einander zuwenden. Daß eine Umkehr der von dem Mutterfaden her zu erwartenden Polarität eines Fadenstückes solche Bilder erklären kann, halte ich für wahrscheinlich. Auch die Untersuchungen an *C. Braunii*, die mit größerer Ausführlichkeit die Phänomene der Zerstückelung zu beobachten gestatteten, werden uns zu der gleichen Vermutung führen.

Unter der Scheide liegen nicht selten in der Seitenansicht schmale, in der Aufsicht meist runde, also scheibenförmige Körper, die man zunächst für Endophyten halten möchte. SCHWENDENER (1894, p. 956) beschrieb ähnliche Gebilde als Stücke von Zelluloseringen und hielt sie für Überreste von abgestorbenen „bikonkaven Zellen“. Meine Befunde waren nicht zahlreich genug, daß ich der Prüfung der von SCHWENDENER geäußerten Vermutung hätte näher treten können.

Die Zellen des basalen Fadenendes sind in der Regel breiter als die übrigen Zellen. Einmal sah ich einen Faden, der unterhalb seines basalen Endes nochmals eine verdickte Stelle aufwies (Textfig. 7 c). Seine Scheide war aber nicht durch Verschlingung des Trichoms, sondern ausschließlich durch Breitenwachstum zweier Zellen gedehnt. SCHWENDENER (1894, p. 954) der ähnliche Bildungen bei *C. pulvinata* sah, glaubt nicht an ein sekundäres Breitenwachstum einzelner Zellen, sondern vermutet, daß die Fäden durch Druck- oder Zugwirkung ausgezogen und an manchen Stellen verschmälert werden; in gleicher Weise führt er starke Verlängerung und Verschmälerung des Basalteiles von *Rivularia polyotis* auf passives Wachstum infolge eines mechanischen Zuges zurück.

II. *Calothrix Braunii* BORN. et FLAH.

In einem mit *Nymphaea*, *Myriophyllum*, *Helodea* u. a. gefüllten Wasserbecken des Botanischen Gartens zu Gießen fand sich im Sommer 1931 eine *Calothrix*-Art, die schon dadurch besonderes Interesse erregte, daß sie sich ausgezeichnet kultivieren ließ. Das erste Material verdanke ich Herrn Dr. HEIDT, der es mir freundlicherweise zur Bearbeitung überließ. Auf 1 Proz. Agar-Agar (rein oder nach Zusatz von Erdabkochung oder stark verdünnter KNOP-Lösung) gediehen die Algen vortrefflich. Ich habe nur eine Angabe über erfolgreiche Kultur von Rivulariaceen finden können. MAERTENS (1914, p. 445) konnte feststellen, daß *C. stellaris*, die sich übrigens von *C. Braunii* nur durch ihre Größe unterscheidet, außerordentlich anspruchlos ist. Das beste Wachstum erhielt er in einer Lösung von 0,025 Proz. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ + 0,02 Proz. K_2HPO_4 + 0,02 Proz. MgSO_4 + Spuren von $\text{Fe}_2(\text{PO}_4)_2$ und CaSO_4 in doppelt dest. Wasser.

Beschreibung. — Bei der Bestimmung schienen wir die Angaben für *C. Braunii* BORN. et FLAH. (GEITLER, 1925, p. 223 und 1931, p. 606) am besten auf die vorliegende Art zu passen. Die Fäden sind in meinen Kulturen selten zu einem Lager vereinigt, meist liegen sie einzeln, sind gerade gestreckt oder häufig gekrümmt. Ihre Breite beträgt 7—8 μ , die des schwach verdickten basalen Endes selten mehr als 12 μ . Verzweigung ist selten. Die Scheiden sind bedeutend breiter als die von *C. fusca*, zeigen Schichtung, sind farblos oder besonders bei älteren Fäden gelbbraun. Das haarartig verschälerte Fadenende besteht nur aus 4—5 langgestreckten etwa 2 μ breiten Zellen; an älteren Fäden ist es nur selten erhalten. Eine Abbildung von FREMY (GEITLER, 1931, p. 606) gibt von dem Habitus der Alge eine recht gute Vorstellung. Sie läßt auch erkennen, daß den Einschnürungen an den Querwänden der Zellen, die unter den Merkmalen der Spezies angeführt werden, nur wenig Gewicht beizulegen ist, da Fäden mit und ohne solchen nebeneinander vorkommen. Die Farbe der Zellen ist grün bis grüngrau; junge Fäden zeigen einen hell-bläulichen Ton, ebenso die Hormogonien. Die Heterocysten sind halbkugelförmig, aber selten wohl ausgebildet; meist sind sie klein und flach. Mit 5—7 μ Breite sind sie durchweg schmaler als die basalen Fadenenden.

Vermehrung. — Durch die Kultivierbarkeit der Alge begünstigt, konnte ich Beobachtungen über ihre Vermehrungsweise sammeln. Nachdem die Fäden sich 2—3 Monate auf dem Agar entwickelt hatten, verloren sie durchweg ihr normales Aussehen und zeigten Strukturen, die alle irgendwie mit der Vermehrung in Zusammenhang zu bringen waren und letzten Endes alle auf Hormogonienbildung hinausliefen. Mitunter löste sich ein älterer Faden vollkommen in Bruchstücke auf, indem sich an allen Teilen Hormogonien und junge Fäden bildeten. Um die zahlreichen verschiedenartigen Bilder, die zu beobachten waren, zu ordnen, möchte ich drei Arten der Hormogonienbildung unterscheiden.

1. Wachstum und Hormogonienbildung am basalen Ende der Fäden. — Die Bildung eines Meristems am basalen Ende der Fäden war besonders auffällig und gab in gewissen Entwicklungsstadien dem Aussehen der Algen ein ganz charakteristisches Gepräge. Meines Wissens ist bis jetzt nicht bekannt, daß bei Rivulariaceen eine Zellzone am basalen Ende der Fäden meristematisch werden und in den Dienst der Vermehrung treten kann. Daß die am Heterocystenende der Rivulariaceenfäden liegenden Zellen in anderer Form ähnliche Bedeutung für das Leben der Algen gewinnen können, ist von

der an derselben Zone der Fäden sich abspielenden Dauerzellenbildung (Manubrien, Sporen der älteren Autoren) her bekannt. Dauerzellen sind bei *C. Braunii* noch nicht beobachtet worden.

An vielen Fäden fielen zunächst Lage und Anordnung der toten Heterocysten auf. Wie bei *C. fusca* wurden auch hier nach dem Absterben der alten neue gebildet; sie lagen aber nicht hintereinander, sondern als flache scheibenförmige Gebilde reihten sich die degenerierten Heterocysten nebeneinander und seitlich am Faden (Textfig. 8 b, c u. Taf. 20 Fig. 1 a). Diese Anordnung kommt zustande

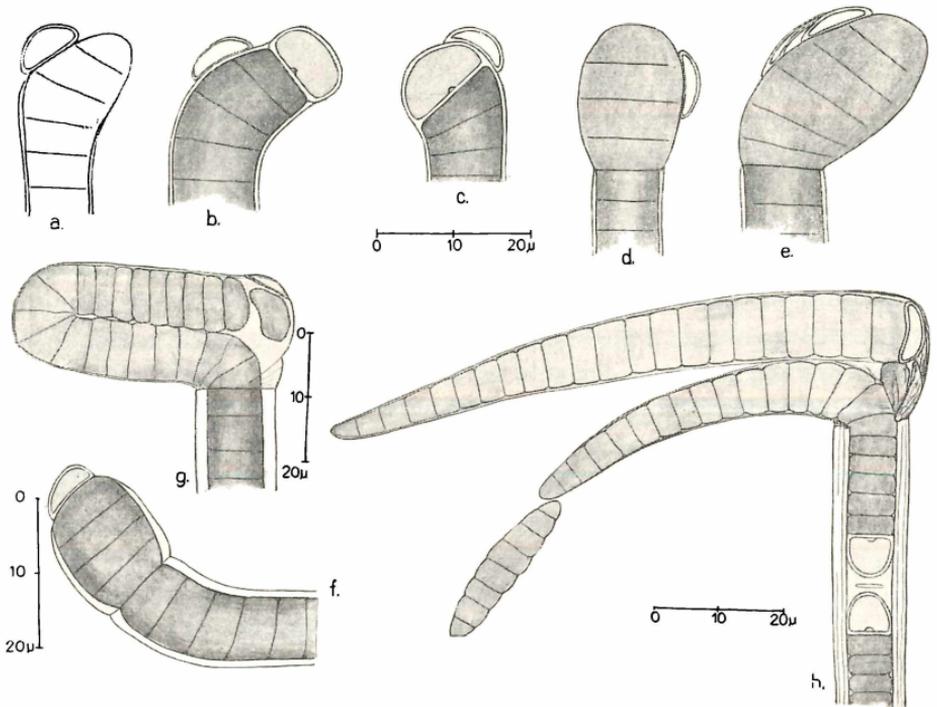


Fig. 8.

durch Wachstum des basalen Trichomendes, durch das die Heterocysten zur Seite gedrängt werden (Textfig. 8 a). Oft ist die Längenzunahme so gering, daß die alten farblosen Heterocysten noch schief auf den neugebildeten sitzen (Textfig. 8 c). Es konnten Fäden beobachtet werden, die an den Flanken ihres Basalendes die Überreste von fünf und mehr Heterocysten erkennen ließen.

Nicht selten grenzt sich ein unter der Heterocyste gelegenes aus 4—8 Zellen bestehendes Trichomstück ab, vor allem häufig noch durch eine Einschnürung der Scheide (Textfig. 8 f). Wenn auch niemals eine deutliche Encystierung zu sehen war, bin ich doch geneigt diese Bildungen mit den von BORZI (1914, p. 349) an *Scyto-*

nemataceen und Stigonemataceen beobachteten Hormocysten zu vergleichen. Diese unterscheiden sich von den Dauerzellen nur dadurch, daß nicht einzelne Zellen, sondern ganze Trichomstücke encystiert werden; sie fallen entweder ab oder treiben in Verbindung mit dem Mutterfaden aus; letzteres trat bei *C. Braunii* ständig ein.

Die hormocystenähnlichen Bildungen sind nicht immer von der Scheide des alten Fadens umgeben; oft sitzen sie als ellipsoidförmige Zellpfropfe den Fäden auf, deren Scheiden dann meist geradlinig abgerissen sind (Textfig. 8 d, e). Ihre Zellen, die starke Vergrößerung erfahren und vor allem viel breiter sind als die innerhalb der dicken Fadenscheide liegenden, werden von einer dünnen Scheide umhüllt.

Aus dem basalen Ende der Fäden tritt mitunter ein Keimfaden hervor, ohne daß eine Veränderung des oberen Trichomstückes erkennbar wäre (Taf. 20 Fig. 2): entweder zerbricht jener und liefert mehrere Hormogonien — oder er wächst in Verbindung mit dem Mutterfaden zu einem neuen Faden aus und erhält polaren Bau: das dem Mutterfaden abgewandte Ende nimmt peitschenförmige Struktur an, am anderen entwickelt sich eine Heterocyste (Taf. 20 Fig. 3, 5).

Das Wachstum der Zelle erfolgt in den bisher geschilderten Fällen nach Zerreißen der Scheide ungehindert geradlinig. Wenn die Scheide nicht zerbricht, müssen sich die wachsenden Trichomstücke in Windungen legen und die Scheide dehnen. Die hierdurch hervorgerufenen Strukturen sind von großer Mannigfaltigkeit. Oft sieht man ein Fadenende durch eine Schlinge U- oder S-förmig gebogen (Textfig. 8 g u. Taf. 20 Fig. 8, 1 c); durch drei, vier und mehr Schlingen entstehen dicht geflochtene Fadenknäuel (Taf. 20 Fig. 4, 6)¹⁾. Ob diese außerordentlich kompliziert aussehenden Bildungen in den Dienst der Fortpflanzung treten und nach Zerbrechen der Trichomschlingen Hormogonien bilden können, ist wegen ihrer Dichte und Undurchsichtigkeit nicht ohne weiteres zu erkennen. In Einzelkulturen von Fäden, die ich längere Zeit beobachtete, sah ich die Schlingen jedoch regelmäßig in viele Bruchstücke zerfallen und aus dem Fadenknäuel Keimfäden austreiben, die meist mehrere Hormogonien lieferten; einmal konnte ein Hervortreten von Hormogonien unmittelbar verfolgt werden. Auf Taf. 20 Fig. 6 ist ein

¹⁾ Die mit der *Mifilmca* (E. LEITZ, Wetzlar) aufgenommenen Photographien sollen weniger Einzelheiten, die auch bei subjektiver Betrachtung schwer zu erkennen sind, darstellen, als eine Vorstellung von dem morphologischen Gesamtbild vermitteln.

Hormogonium beim Verlassen des Fadenknäuels dargestellt. Niemals ist ein Ausschlüpfen aller Bruchstücke und ein Übrigbleiben der stark verbreiterten und verbeulten leeren Scheide zu beobachten, sondern ein großer Teil der Hormogonien entwickelt und polarisiert sich stets in Verbindung mit dem Mutterfaden und zwar immer so, daß das peitschenförmige Schwanzende diesem abgewandt liegt.

Weitaus am häufigsten tragen die basalen Fadenenden zwei peitschenförmige junge Fäden (Textfig. 8 h u. Taf. 20 Fig. 10, 11, 12). Diese können durch Zerbrechen einer U-förmigen Schlinge in der Weise entstehen, daß nicht nur das obere, sondern auch das untere, das alte Trichom fortsetzende Bruchstück sich verjüngt und ein Haar bildet. Die Heterocyste des letzteren wird oft innerhalb der alten Scheide gebildet (Textfig. 8 h u. Taf. 20 Fig. 10). Regelmäßig wandelt sich dann auch eine benachbarte Zelle des alten Fadens in eine Heterocyste um, so daß sich in der alten Scheide zwei Heterocysten gegenüberliegen; zwischen ihnen kann man öfter eine oder mehrere abgestorbene Zellen erkennen. Solche Heterocystenpaare begegneten mir bei Durchsicht meiner Kulturen bemerkenswert häufig.

Aus den dichten Fadenknäueln entwickeln sich in anderen Fällen mehr als zwei junge Fäden; wiederholt konnte ich vier, fünf und mehr den alten Fäden aufsitzen sehen (Taf. 20 Fig. 13, 14). Die Orientierung der Heterocysten entspricht immer dem oben Gesagten. Diese jungen Fäden können noch in Verbindung mit dem Mutterfaden zur Bildung von Hormogonien an ihrem Schwanzende schreiten (Taf. 20 Fig. 16).

2. Hormogonienbildung am Schwanzende der Fäden. — Nur junge Fäden besitzen ein aus wenigen plasmaarmen, langgestreckten Zellen bestehendes Haar; bei älteren geht es verloren. Die auf das Haar folgenden Zellen bilden in jedem Faden eine meristematische Zone, durch deren Tätigkeit die Fäden fortwährend verlängert werden; an ihrem Ende brechen seltener aus 2—3, meist aus 4—10 Zellen bestehende Stücke ab und verlassen als Hormogonien durch eigene Bewegung die Scheide. Über diese Bewegung und das spätere Schicksal der Bruchstücke soll unten berichtet werden. Die Beobachtungen einer weiteren meristematischen Zone am Schwanzende der Fäden entsprechen den Mitteilungen SCHWENDENER'S (1894, p. 954).

Nicht immer verlassen die Hormogonien die Scheiden; oft wachsen sie in ihnen zu jungen Fäden heran und bilden Heterocysten aus. Wenn das Wachstum der interkalaren Zone noch andauert, ver-

hindern sie am Scheidenende liegend ein Ausschlüpfen neu entstandener Hormogonien. Das wachsende Trichomstück windet sich dann, indem die Zellen gleichzeitig schmaler und länger werden, innerhalb der Scheide. Damit ist wohl die Ursache für eine Hormogonienentstehung genannt, die ich als dritte Form beschreiben möchte.

3. Hormogonienbildung in der Mitte der Fäden. — Die Windungen, die ein Trichomstück innerhalb seiner Scheide ausführt, sind zunächst ganz flach, werden dann aber bei fortschreitendem Wachstum immer dichter (Taf. 20 Fig. 7), wodurch die Scheide stellenweise gedehnt wird. Diese Ausweitung, deren Anfänge auf Taf. 20 Fig. 7 schon sichtbar sind, kann schließlich das 3—4fache des gewöhnlichen Durchmessers erreichen (Taf. 20 Fig. 9); ich maß Lumenbreiten bis zu 50 μ . Es scheint fraglich, ob die Scheide ein so hohes Maß der Dehnung zuläßt; vielleicht sind auch noch Wachstumsvorgänge im Spiele. Das gewundene Trichomstück zerbricht endlich in viele Teilstücke, die nicht sogleich ins Freie gelangen, sondern noch innerhalb der Scheide heranwachsen und Heterocysten bilden. Schließlich wird die Scheide noch gesprengt.

4. Bewegung und Entwicklung der Hormogonien. — Die perlchnurähnlichen Hormogonien bestehen aus 3—10 (seltener 2) runden, mit hellem blau-grün gefärbten Inhalt versehenen Zellen. Alle Zellen sind gleich; eine Polarität wird erst nach der Bewegungsperiode erkennbar.

Brachte ich durch die Tätigkeit ihrer meristematischen Zone stark verlängerte ältere *C.*-Fäden auf reinen frisch sterilisierten Agar, so fanden sich nach 3—4 Tagen die ersten Hormogonien, die sich bis zu einem Abstand von etwa 5 mm von ihrem Ausgangspunkt entfernten. Nach dem Verlassen der Scheide ist ihre Bewegung nicht regellos; sie wird wohl durch dieselben Faktoren beeinflusst, deren Wirkung HARDER (1918, p. 200 ff.) für die Hormogonien von *Nostoc* untersucht hat. Mehrmals sah ich 6—7 nacheinander aus der Scheide geschlüpfte Hormogonien in regelmäßig bogenförmiger Bahn auf dem Agar angeordnet; sie hatten sich unter gleichen Bedingungen alle in gleicher Richtung bewegt.

Es ist nicht leicht die Bewegung, die sehr langsam und nicht gleichmäßig vor sich geht, zu beobachten; doch gelang es, Ausschlüpfen und Bewegung eines aus acht Zellen bestehenden Hormogoniums mit Hilfe eines Zeichenapparates mehrere Stunden lang zu verfolgen (Textfig. 9).

Zunächst lag das Hormogonium in der Scheide und berührte die Trichomzellen. 16^h 05' setzte es sich in Bewegung, trat nach Verlassen der Scheide auf den Agar über und kam erst, nachdem es eine Strecke von 53 μ mit einer Durchschnittsgeschwindigkeit von 2,5 μ in der Minute zurückgelegt hatte, um 16^h 26' für etwa 4' zur Ruhe. Dann setzte Bewegung in entgegengesetzter Richtung auf der vorher gezogenen Spur ein, die auf dem weichen Agar eine Zeit lang gut sichtbar blieb. Nach Zurücklegung von 30 μ folgte 16^h 40' nach einer Ruhezeit von höchstens 30'' wieder eine Umkehr der Bewegung. Nun legte das Hormogonium bis 16^h 54' eine Strecke von 38 μ zurück, wobei die alte Spur um 6 μ verlängert wurde; dann trat eine längere Ruhezeit von 35' ein. Eine ganz geringfügige Bewegung fand auch während dieser Pause statt. 17^h 32' setzte wieder rückläufige Bewegung ein, die 17^h 50' ohne Ruhepause in eine Vorwärtsbewegung überging. Nachdem der Endpunkt der alten Spur erreicht war, trat eine Pause von 28' ein. Diese Pendelbewegung wiederholte sich im Laufe der folgenden Stunden noch mehrere

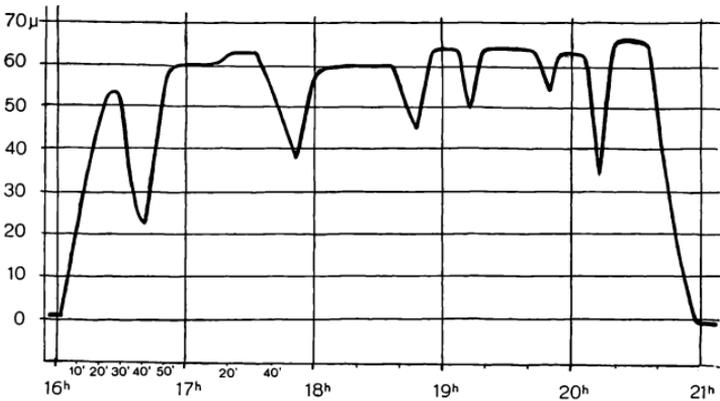


Fig. 9.

Male (Textfig. 9). Es ist zu beachten, daß nach jeder Vorwärtsbewegung eine längere Ruhezeit einsetzte, beim Übergang der rücklaufenden in die vorlaufende Bewegung aber niemals eine solche zu bemerken war. Ferner wurden die Wegstrecken der rücklaufenden Bewegung immer kleiner. Die Geschwindigkeit des Hormogoniums erfuhr kurz vor den Wendepunkten eine allmähliche Verringerung; sonst blieb sie sich aber während der ganzen Beobachtungsdauer nahezu gleich. Um 20^h 34' bewegte sich das Hormogonium auf der alten Spur an die Scheide des Mutterfadens zurück und in sie hinein bis zum Zusammenstoß mit den Trichomzellen. Nach längerer Ruhezeit trat dann wiederum Bewegung ein, die aber viel unregelmäßiger verlief, als die vorher gesehene.

In Textfig. 9 habe ich den Bewegungsverlauf mit Hilfe einer Kurve dargestellt. Auf der Abszisse wurde die Zeit, auf der Ordinate die Wegstrecke in Mikron abgetragen.

Kurz nach dem Losbrechen vom Mutterfaden ist die Bewegung der Hormogonien am lebhaftesten, später wird sie immer schwächer. Nach 3—4 Tagen ist die Strecke der Pendelausschläge nach vorwärts größer als nach rückwärts, so daß das Hormogonium sich ein beträchtliches Stück vom Ausgangspunkt entfernt hat; als Maximum maß ich

0,8 mm. Später hört die Bewegung ganz auf, nachdem in den letzten Tagen die Pendelausschläge nur noch 2—3 μ betragen. Wenige Tage später beginnt sich dann eine Polarität auszuprägen, indem die Zellen sich an einem Ende in die Länge strecken und schmaler werden. Wachstum und Zellteilung treten mit individuell sehr verschiedener Schnelligkeit ein. SCHWENDENER (1894, p. 952) hat die Weiterentwicklung der primären Hormogonien von *Rivularia angulosa* eingehend beschrieben; die Entwicklung der sekundären Hormogonien von *C. Braunii* stimmt damit im wesentlichen überein. Nach 4 Wochen waren viele Fäden schon doppelt so lang als die Hormogonien, aus denen sie entstanden waren, und hatten ein deutliches Schwanzhaar entwickelt. Die Heterocysten wurden erst später ausgebildet, die Basalzelle der Fäden war allerdings schon früh erheblich herangewachsen und teilte sich nicht.

III. Allgemeine Betrachtungen.

Nachdem die beiden beschriebenen *Calothrix*-Arten mir Gelegenheit gegeben haben, viele Stadien ihrer Entwicklung viele Male unter dem Mikroskop zu verfolgen, will ich mich auf Grund der gesammelten Erfahrungen noch zu einigen allgemeinen Fragen der Physiologie und Entwicklungsgeschichte der Rivulariaceen äußern.

Über Bedeutung und Funktion der Heterocysten ist schon viel geschrieben, und außerordentlich verschiedenartige Deutungen sind für diese Gebilde vorgetragen worden. Eingehende Darstellungen des Heterocystenproblems haben BRAND (1903, p. 38) und GEITLER (1921, p. 223) gegeben, auf die hier verwiesen sei.

Die ältesten Autoren sind geneigt, die Heterocysten entsprechend ihrem komplizierten und von den übrigen Zellen auffallend abweichenden Bau für wichtige Organe zu halten und beschreiben sie als Fortpflanzungszellen, obwohl normalerweise keine Keimungsvorgänge an ihnen zu beobachten sind. KÜTZING spricht von Samenzellen. Die späteren Autoren schreiben ihnen andere Funktionen zu. Einige (BORZI, 1878, p. 239; KOHL, 1904, p. 132; TURCHINI, 1918, p. 273 u. a.) meinen, daß die Heterocysten durch ihr schnelles Absterben Zerbrecen und Verzweigung der Algenfäden veranlassen. GEITLER (1921, p. 224) weist darauf hin, daß man diese Funktion nur interkalaren Heterocysten, die bei Rivulariaceen nur ausnahmsweise vorkommen, zuschreiben könnte. Außerdem vollzieht sich die Hormogonienbildung und das Zerreißen der Fäden auch ohne Mit Hilfe der Heterocysten.

Lange Zeit glaubte man aus der gleichmäßig gelben Farbe der Heterocysten schließen zu dürfen, daß sie mit wässrigem Inhalt erfüllt seien (u. a. KIRCHNER, 1900, p. 44). Dagegen hielten HEGLER (1901, p. 305) und BRAND (1903, p. 44) die Heterocysten für Reservestoffbehälter und sprachen ihnen protoplasmatischen Inhalt zu. Im besonderen wurden die Inhaltskörper, die die älteren Autoren für Membranvorsprünge hielten (DEBARY, 1863, p. 554; BORNET u. FLAHAULT, 1886, p. 331), als Reservestoffe angesprochen; dem stimmt BAUMGÄRTEL (1920, p. 135) zu, wenn er sie als Ectoplasten bezeichnet. Entgegen den Beobachtungen GEITLER'S (1921, p. 231) konnte ich bei *C. fusca* und *Tolypothrix tenuis* die Inhaltskörper unter dem Einfluß der Kultur kleiner werden und öfter vollkommen verschwinden sehen. Andererseits sah ich bei *T. tenuis* nicht selten Heterocysten, die von

einem oder mehreren Inhaltskörpern fast vollständig erfüllt waren, sonst aber normale Gelbfärbung zeigten (Textfig. 10). Nach GEITLER (1921, p. 238) dient der für die Heterocysten charakteristische Membranstoff unter Umständen als Reservematerial. Wenn ich auf Grund meiner Beobachtungen auch annehmen darf,

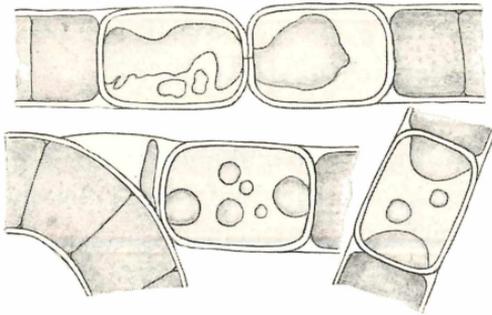


Fig. 10.

daß die Heterocysten Stoffe in Form von Inhaltskörpern speichern können, so möchte ich darin doch nicht ihre Hauptfunktion erblicken.

Eine Speicherfunktion in gänzlich anderem Sinne glaubt CANABAEUS (1929) den Heterocysten zuschreiben zu müssen. Die Genannte konnte zeigen, daß die Heterocysten unter dem Einfluß bestimmter Salze ihr Volumen ändern. Aus einem Kleinerwerden der Heterocysten von *Anabaena variabilis* bei Gasvakuolenbildung und dem Auftreten von Gasvakuolen bei bestimmter NaCl-Konzentration folgert sie einen ursächlichen Zusammenhang zwischen Heterocysten und Gasvakuolen und stellt von der KOLKWITZ'schen Theorie ausgehend, daß die Gasvakuolen der Cyanophyceen durch intramolekulare Atmung bei O₂-Mangel entstehen, die Hypothese auf, daß die Heterocysten Speicherorgane für das bei der Gasvakuolenbildung wirksame Gärungsenzym sind.

Zu dem Schluß, daß die Heterocysten „überhaupt keine ihrem Bau adäquate Funktion besitzen, daß es sich um typische funktionslose Organe handelt“, kommt GEITLER (1921, p. 234). Unter be-

sonderen Bedingungen konnte er, angeregt durch Beobachtungen von PRINGSHEIM (1855) und BRAND (1901), an den Heterocysten vieler Cyanophyceen Keimungsvorgänge beobachten, die er als Rückschlag in die alte Funktion auffaßt. GEITLER hält die Heterocyten also für rudimentäre Fortpflanzungsorgane. Nach Abschluß meiner Arbeit erscheint eine Mitteilung von STEINECKE (1932, p. 153), der Keimung alter Heterocysten von *Calothrix Weberi* beobachtet hat: ihr Inhalt ergrünte, teilte sich, wanderte durch den Tüpfel nach außen und wuchs zu einem neuen Faden heran. 86 Proz. der Heterocysten zeigten diese Keimungsvorgänge. Ich möchte bemerken, daß ich Keimung der Heterocysten niemals beobachtet habe.

Die der Fortpflanzung dienenden Hormogonien der Cyanophyceen sind als primäre und sekundäre unterschieden worden: die ersteren gehen aus den Keimfäden der Dauersporen hervor, die anderen entstehen durch Abbrechen aus den Enden der Fäden oder bei den Rivulariaceen aus den meristematischen Zonen; Rivulariaceen, wie unsere beiden *Calothrix*-Arten, die keine Dauerzellen ausbilden, können natürlich nur sekundäre Hormogonien entwickeln.

Während die Hormogonienbildung bei Nostocaceen schon früh (VAUCHER, 1803) beobachtet worden ist, finden sich über die Rivulariaceen erst spät vereinzelte Angaben. DEBARY (1863, p. 581) beobachtete zum ersten Male das Auskeimen der Dauerzellen von *Rivularia angulosa* und das Zerbrechen der Keimfäden in mehrere primäre Hormogonien. „Die Stücke schieben sich der Länge nach aneinander her, bis sie zuletzt auf gleicher oder nahezu gleicher Höhe nebeneinander liegen, ein kleines Fadenbüschel bildend. Die Bewegung scheint recht langsam vonstatten zu gehen, ich habe dieselbe niemals direkt gesehen“ (p. 582). SCHWENDENER (1894, p. 951) brachte die Dauerzellen von *Gloeotrichia Pisum* zum Keimen und erhielt an die Wasseroberfläche gelangende primäre Hormogonien. „Die einzelnen Fadenstücke zeigten langsame aber deutliche Bewegung, indem sie der Länge nach sich gleitend gegeneinander verschoben, eine Zeitlang in derselben Richtung, dann in der entgegengesetzten. Die Bewegung erinnert also an die bekannte der Diatomeen.“ Auch bei den Hormogonien von *Nostoc* findet sich Hin- und Herbewegung, die besonders HARDER (1918, p. 177) untersucht hat. Bei *Nostoc* geht jeder Umkehr eine 1—2 Minuten währende Ruhezeit voraus, d. h. jede Ruhe fällt stets mit einem Richtungswechsel zusammen. Bei den Hormogonien von *C. Braunii* ist eine längere Ruhepause nur an einem und stets demselben Ende des

Weges zu erkennen. Meist beobachtete ich die Umkehrbewegung bei gleichmäßiger Beleuchtung; sie erfolgte dann autonom. Einen Wechsel der Beleuchtung — hell, dunkel — folgte meist eine Richtungsänderung. Auch HARDER konnte autonome und durch mechanischen Reiz und Lichtwechsel hervorgerufene Umkehr feststellen.

Die Geschwindigkeit der Hormogonien blieb sich nicht auf der ganzen Wegstrecke gleich, vor allem verringerte sie sich bedeutend vor den Wendepunkten. Durchschnittlich wurde 1μ in 24" zurückgelegt. HARDER fand bei *Nostoc* als größte Geschwindigkeit: 1μ in 3", als langsamste Bewegung (jedenfalls kurz vor der Ruhezeit): 1μ in 46". Er konnte nachweisen, daß die Hormogonien von *Nostoc* positiv phototaktisch reagieren. Meine Versuche ließen bei *C. Braunii* keine Phototaxis erkennen. Das regelmäßige Vorkommen von *C. fusca* in der Gallerte von *Chaetophora* läßt chemotaktische Eigenschaften ihrer Hormogonien vermuten.

Ebenso wie HARDER gelang es mir, Bewegungen an nur zweizelligen Hormogonien zu beobachten. KRENNER (1925, p. 538) fand, daß bei Oscillarien eine Zelle oder ein aus wenigen Zellen bestehender Faden keiner Bewegung fähig wäre. Dies scheint auf einen wesentlichen Unterschied in dem Bewegungsmechanismus der Oscillarien einerseits, der Rivulariaceen und Nostocaceen andererseits zu weisen.

Es ist schwer etwas über die Mechanik der Bewegungen auszusagen. Selbst die wiederholt untersuchte Bewegung der Oscillarien ist bis jetzt nicht befriedigend klargestellt. Nach FECHNER (1915, p. 345 ff.) ruft Quellung eines durch Poren an beiden Fadenenden abgeschiedenen anisotropen Schleimes die rotierende Fortbewegung hervor; ULLRICH (1926, 1929) konnte neuerdings das von SCHMID (1923, p. 414 ff.) vermutete Auftreten von Kontraktionswellen an kriechenden Fäden von *Oscillatoria jenensis* nachweisen. Der Bewegungsmechanismus der Nostocaceen und Rivulariaceen ist anscheinend anders geartet. Bei ihrer Fortbewegung fehlt eine Rotation; es ist ein langsames Gleiten. Nach HARDER (1918, p. 242) kommt ihre Bewegung durch die Verquellung eines anisotropen Schleimes zustande, dessen Hauptquellungsachse in der Radialebene des Fadens mit der Fadenlängsachse einen spitzen Winkel bildet, so daß der Faden ohne Drehung vorwärts geschoben wird.

Die auf S. 404 ff. geschilderten Vorgänge, besonders die Hormogonienbildung am Basalende der Rivulariaceen-Fäden ist an einem in freier Natur gesammeltem Material noch nicht beobachtet worden. GEITLER (1925, p. 201) schreibt: „Bei den Rivulariaceen gehen die Hormo-

gonien nie aus den Haaren und aus den basalen Teilen der Trichome hervor, sondern aus dem interkalaren Meristem“. Die Meinung des genannten Forschers ist nach unseren hier mitgeteilten Beobachtungen dahin zu korrigieren, daß alle Teile der Rivulariaceen-Fäden — wenigstens bei *Calothrix* — zur Hormogonienbildung befähigt sind.

Die Fäden der Rivulariaceen sind bekanntlich durch deutliche Polarität ausgezeichnet. Es fragt sich, ob beim Zerbrechen eines Fadens die Stücke, die zunächst aus durchweg gleichgeformten Zellen bestehen, unsichtbar bereits eine Polarität in sich tragen, die in ihrer Richtung der des Mutterfadens entspricht, oder ob die Bruchstücke durch äußere Bedingungen ihre Polarität aufgeprägt bekommen. Zunächst ist sicher, daß die Fadenstücke tagelang ohne sichtbare Polarität bleiben können. Ob die Bewegung der Hormogonien, die zwar nach beiden Seiten mit gleicher Schnelligkeit vor sich geht, insofern auf eine Polarität — allerdings auf eine morphologisch noch nicht ausgesprochene — schließen läßt, als nach dem Hinweg die Hormogonien eine lange Pause zu machen, nach dem Rückweg sich sofort zu umgekehrter Bewegung anzuschicken pflegen, oder ob Außenbedingungen hierbei entscheidend mitwirken, muß ich dahin gestellt sein lassen. In dieser Hinsicht ist die Feststellung bemerkenswert, daß die morphologisch apolar gebauten Oscillarien während ihrer Bewegung eine reizphysiologische Polarität insofern besitzen, als sie auf Reize nur dann reagieren, wenn diese das jeweilige Vorderende eines Fadens treffen (SCHMID, 1915, p. 351).

Als Tatsache muß ferner gebucht werden, daß auch sehr lange Fäden an ihren beiden Enden haarartig auswachsen und sich so völlig apolar zeigen können. Ich habe aus weit über hundert Zellen bestehende Fäden dieser Art beobachtet, die nicht einmal andeutungsweise eine Polarität erkennen ließen. Herr Prof. KÜSTER, dem ich neben vielen anderen auch diese überraschenden Präparate vorzulegen für richtig hielt, konnte meine Beobachtungen bestätigen.

Schwieriger ist die Frage nach der Polarität in denjenigen Fällen zu beantworten, in denen innerhalb einer Scheide die stark in die Länge wachsenden Fadenabschnitte sich zu irgendwie geformten Schlingen legen und zerbrechen; nach solchen Vorgängen können Fadenstücke nebeneinander zu liegen kommen oder nach irgendwelchen Verschiebungen und Drehungen derart aneinanderstoßen, daß sich nach Bildung je einer Heterocyste gleichnamige Pole einander zukehren. Daß innerhalb der Scheiden benachbarte Fadenstücke ihre Heterocysten einander zuwenden, habe ich nicht selten

beobachtet. In solchen Fällen ist es schwer zu entscheiden, ob Fadenstücke bei der Heterocystenbildung eine Polarität bekundet haben, die noch der vom Mutterfaden übernommenen entspricht, oder ob unpolarisierte Fadenstücke unter irgendwelchen Einwirkungen gelegentlich auch eine Polarität annehmen können, die der vom Mutterfaden stammenden widerspricht. Dieser letzte Fall kann deutlich erkennbar werden; ich verweise auf Fig. 8h, wo am basalen Ende sich unzweifelhaft benachbarte Zellengruppen in der Weise polarisieren, daß die Heterocysten einander zugewendet sind. Es handelt sich hier erwiesenermaßen um eine Polaritätsumkehr. Oft wird aber eine solche nur vorgetäuscht, wenn nach Schlingenbildung Fadenstücke in der Scheide so zu liegen kommen, daß sie die Heterocysten einander zukehren.

Wenn bei der Bildung zahlreicher Hormogonien und peitschenförmiger Tochterfadenbündel am Basalende, die Heterocysten der jungen Fäden stets dem mütterlichen Zellkomplex genähert liegen und die Peitschenenden sich von ihm abwenden, liegt der Gedanke nahe, daß von dem kopfartigen Zellenknäuel zu dem das basale Fadenende geworden ist, irgendwelche Wirkungen ausgehen, die die Entstehung von Heterocysten an diesen Abschnitten der jungen Fäden fördern oder erzwingen.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. KÜSTER, sei auch an dieser Stelle für sein großes Interesse an dieser Arbeit und seine allzeit freundliche Unterstützung Dank gesagt. Ebenso bin ich dem Assistenten am Botanischen Institut zu Gießen, Herrn Dr. HEIDT, für Überlassung von Algenmaterial zu Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

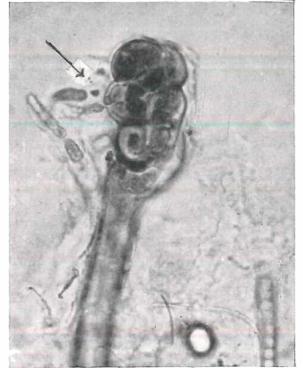
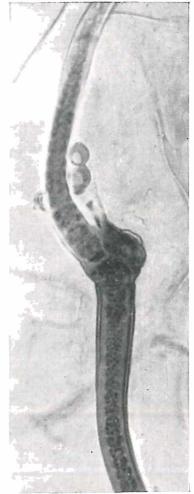
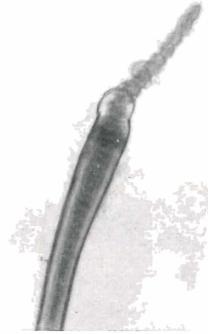
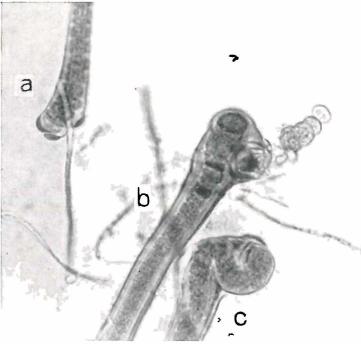
- DE BARY, A. (1863): Beitrag zur Kenntnis der Nostocaceen, insbesondere der Rivularien. Flora Bd. 16 p. 558.
- BAUMGÄRTEL, O. (1920): Das Problem der Cyanophyceenzelle. Arch. f. Protistenk. Bd. 41 p. 50.
- BORNET-FLAHAULT (1886—1888): Révision des Nostocacées hétérocystées. Ann. d. sc. nat. 7. sér. Bot. T. 3, 4, 5, 7.
- BORNET-THURET (1876): Notes algologiques. Paris.
- BORZI, A. (1878): Note alla morfologia e biologia delle alghe ficocromacee. Nuovo giorn. bot. ital. T. 10 p. 236.
- (1914): Studi sulle mixofcee. Ibid. n. ser. T. 21 p. 307.
- BRAND, F. (1901): Bemerkungen über Grenzzellen und über spontan rote Inhomöomeren der Cyanophyceen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 19 p. 152.
- (1903): Morphologisch-physiologische Betrachtungen über Cyanophyceen. Beih. z. bot. Zentralbl. Bd. 15 p. 31.

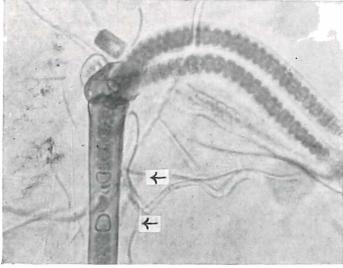
- CANABAEUS, L. (1929): Über die Heterocysten und Gasvakuolen der Blaualgen. Pflanzenforsch. H. 13. Jena.
- FECHNER, R. (1915): Die Chemotaxis der Oscillarien und ihre Bewegungserscheinungen überhaupt. Zeitschr. f. Bot. Bd. 7 p. 289.
- FORTI, A. (1907): Sylloge Myxophycearum omnium hucusque cognitarum. De Toni, Sylloge algarum T. 5.
- GEITLER, L. (1921): Versuch einer Lösung des Heterocystenproblems. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. math.-naturw. Kl. Abt. 1 Bd. 130 p. 223.
- (1925 a): Cyanophyceae. PASCHERS's Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz H. 12. Jena.
- (1925 b): Synoptische Darstellung der Cyanophyceen in morphologischer und systematischer Hinsicht. Beih. z. bot. Zentralbl. 2. Abt. Bd. 41 p. 163.
- (1931): Cyanophyceae. RABENHORST's Kryptogamenflora Bd. 14. Leipzig.
- HARDER, R. (1918): Über die Bewegung der Nostocaceen. Zeitschr. f. Bot. Bd. 10 p. 177.
- HEGLER, R. (1901): Untersuchungen über die Organisation der Phycochromaceenzelle. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 36 p. 229.
- KIRCHNER, O. (1900): Schizophyceae. ENGLER-PRANTL's, Nat. Pflanzenfam. Teil 1, Abt. 1 a, p. 45. Leipzig.
- KOHL, F. G. (1903): Über die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle. Jena.
- KRENNER, J. A. (1925): Über die Bewegung der Oscillarien. Arch. f. Protistenk. Bd. 51 p. 530.
- KÜTZING, T. F. (1843): Phycologia generalis. Lipsiae.
- (1845—1852): Tabulae phycologicae. I, II. Lipsiae.
- MAERTENS, H. (1914): Wachstum von Blaualgen in mineralischen Nährlösungen. Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. 12 p. 439.
- PRINGSHEIM, N. (1855): Über die Befruchtung und Keimung der Algen. Monatsber. d. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin.
- SCHMID, G. (1918): Zur Kenntnis der Oscillarienbewegung. Flora N. F. Bd. 11 p. 530.
- (1923): Das Reizverhalten künstlicher Teilstücke, die Kontraktibilität und das osmotische Verhalten der *Oscillatoria Jenensis*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 62 p. 328.
- SCHWENDENER, S. (1894): Zur Wachstumsgeschichte der Rivularien. Sitz.-Ber. d. kgl. preuß. Akad. Wiss. Bd. 2 p. 951.
- STEINECKE, FR. (1932): Das Auskeimen alter Heterocysten bei *Calothrix Weberi*. Bot. Arch. Bd. 24 p. 153.
- TILDEN, J. E. (1897): Some new species of Minnesota algae which live in a calcareous or siliceous matrix. Bot. Gazette T. 23 p. 95.
- TURCHINI, M. J. (1918): Rôle de l'hétérocyste des Nostocacées. Rev. gén. de Bot. T. 30 p. 273.
- ULLRICH, H. (1926): Über die Bewegungen von *Beggiatoa mirabilis* und *Oscillatoria Jenensis*. I. Mitteil. Planta Bd. 2 p. 295.
- (1929): II. Mitt. Planta Bd. 9 p. 144.

Tafelerklärung.

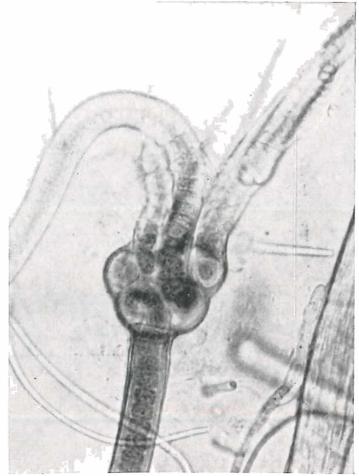
Tafel 20.

Fig. 1—16. *Calothrix Braunii*. Der Pfeil in Fig. 6 zeigt auf ausschlüpfende Hormogonien, in Fig. 10 auf gegenüberliegende Heterocysten. Der für alle Figuren geltende Maßstab ist in Fig. 16 eingezeichnet. Alle weiteren Erklärungen im Text.





10



13



11



12



14



15



16

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1933

Band/Volume: [79_1933](#)

Autor(en)/Author(s): Weber Roland

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Gattung Calothrix. 391-415](#)