

(Aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem. Abt. M. HARTMANN.)

Über Dauermodifikationen bei Chlamydomonaden.

Von

Franz Moewus (Dresden).

(Hierzu 7 Textfiguren.)

1. Einleitung.

Die Zahl der zur Gattung *Chlamydomonas* gehörenden Formen ist außerordentlich groß; es sind bisher über 300 Arten beschrieben worden. Auf ihre Variabilität ist besonders von PASCHER (1927) hingewiesen worden, ihm verdanken wir auch die Beschreibung zahlreicher, durch sehr auffällige Merkmale gekennzeichneten Arten. Von MOEWUS (1933) ist daraufhin an absolut rein kultivierten Klonen von sieben Arten die Variabilität untersucht worden. Die Zellen wurden in Lösungen verschiedener Zusammensetzung und Konzentration gezüchtet, und es stellte sich heraus, daß fast alle Merkmale (Größe, Form, Papille, Chromatophor, Pyrenoid usw.) abgeändert werden konnten. Da mehrere bisher beschriebene Arten innerhalb des Variationsbereiches der herauskultivierten Modifikationen lagen, wurden solche Arten gestrichen (im ganzen 27). Bei *Chl. kakosmos* wurden mehr oder weniger beständige Modifikationen erhalten. So war z. B. die in einer Lösung entstandene Form erst nach 79 Tagen in der ursprünglichen Lösung wieder in die für diese Lösung charakteristische Form zurückzuführen. Die kurzen Versuchszeiten geben aber darüber, ob es sich um Dauermodifikationen handelt, noch keinen Aufschluß. Im Laufe 3jähriger Beobachtungen an *Chl. debaryana* konnten aber eindeutige Dauermodifikationen erhalten werden.

Unter Dauermodifikationen versteht man nach JOLLOS, der diesen Begriff eingeführt und eingehende Untersuchungen dar-

über angestellt hat (1913—1932), „Veränderungen, die sich im Gegensatz zu den gewöhnlichen Modifikationen bei vegetativer Vermehrung sehr lange, über Dutzende, Hunderte oder Tausende von Teilungsschritten, unter Umständen sogar unbegrenzt konstant halten können, — und dennoch keine genotypischen Umstimmungen, keine Mutationen darstellen. Sie werden durch „Umstimmungen des Plasmas oder besonderer autonomer Zellstrukturen“ bedingt. Die Versuche von JOLLOS an Paramaecien zeigen weiter, daß gewöhnlich nach Befruchtungsvorgängen die Dauermodifikationen verschwinden. Charakteristisch für Dauermodifikationen ist weiterhin „ihr regelmäßiges und völliges Zurückschlagen zur Reaktionsnorm des Ausgangsklones“. Ferner weist JOLLOS (1931) darauf hin, daß man „die Erhaltungsdauer der plasmatischen Umstimmung nicht unbegrenzt steigern kann, sondern man stößt hierbei offenbar in jedem einzelnen Falle auf eine unüberschreitbare maximale Erhaltszeit“. Modifikationen sind dagegen Veränderungen, die nur durch Umweltfaktoren bedingt sind und bei vegetativer Vermehrung in wenigen Teilungsschritten zurückgehen.

2. Die Formen von *Chlamydomonas debaryana*.

Von MOEWUS (1933) sind von *Chl. debaryana* sieben Formen in verschiedenen Lösungen gefunden worden. Die am häufigsten im Freien vorkommende Form ist Typ 1 mit folgenden Merkmalen: Zellen ellipsoidisch. Membran dick oder dünn, vorn zu einer scharf abgesetzten bis überhalbkugeligen Papille verdickt. Zwei körperlange Geißeln. Augenfleck in der Zellmitte oder höher, scheibenförmig. Kern oberhalb der Zellmitte. Vorn zwei kontraktile Vakuolen. Chromatophor topfförmig, Basalstück stark ausgebildet, über dem kugeligen Pyrenoid ins Lumen vorgewölbt oder gerade verlaufend. Zwei, meist vier Tochterzellen. 11—18 μ lang, 6—14 μ breit. Rot gefärbte, kugelige Cysten. Die Hauptmerkmale der sieben Typen sind im folgenden kurz zusammengestellt, daneben die Abbildungen.

Kultur	Hauptmerkmale	Figur
1. Peptonfaulkulturen Benecke 0,08 Proz. Kolkwitz 1,00 Proz.	ellipsoidisch, bis überhalbkugelige Papille, Chromatophor zum Lumen vorgewölbt oder gerade, Pyrenoid basal	1 a, b
2. Benecke 0,06 Proz. ohne CaCl_2	kugelig oder fast kugelig, ohne Papille, Pyrenoid querverbreitert	1 c
3. Kolkwitz 0,1 Proz. $\text{pH} = 5$ und $6,5$	eiförmig, ohne Papille	1 d

Kultur	Hauptmerkmale	Figur
4. Volvoxlösung	ellipsoidisch, abgestutzte Papille, Proto- plast immer basal abgehoben	1 e
5. Zucker-Salzlösung (1,5 Proz. Zucker + 0,05 Proz. Kolk- witz)	kugelig, ohne Papille, großes kugeliges Pyrenoid	1 f
6. Sorbitlösung 1 Proz.	ellipsoidisch, Chromatophor flaschen- förmig ausgehöhlt, Augenfleck punkt- förmig	1 g
7. Benecke 0,01 Proz. Knop 0,01 Proz. Kolkwitz 0,1 Proz. $p_H = 8$	„Degenerationsformen“, auch ohne Py- renoid, dessen Fehlen nach Über- tragung in normaler Lösung 3 Wochen andauert (vgl. auch Fig. 6)	1 h, i, k

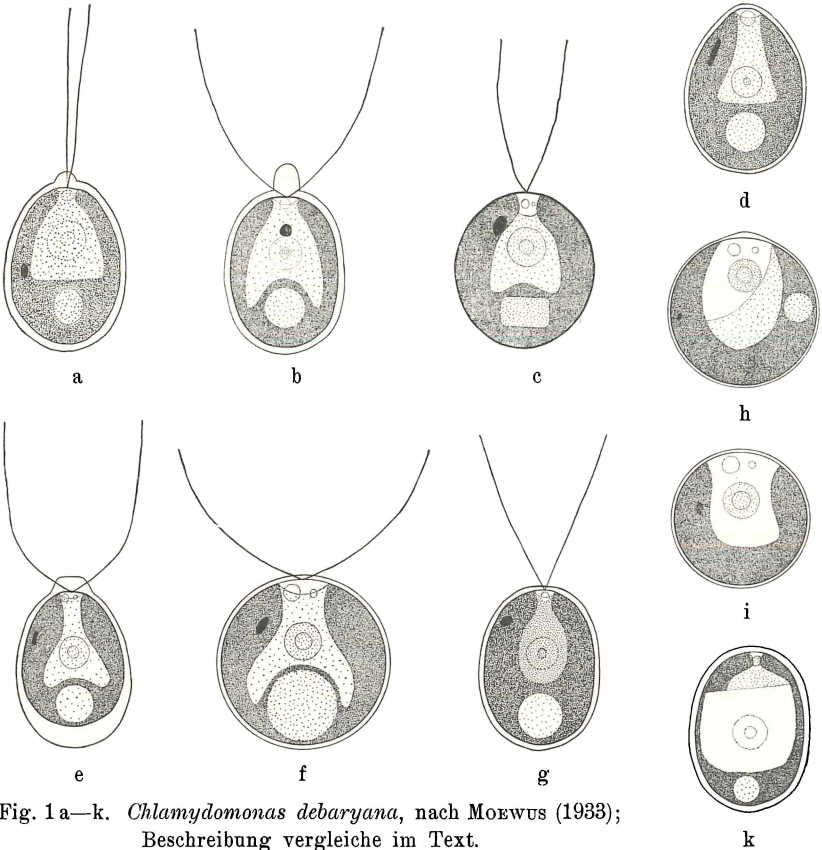


Fig. 1 a—k. *Chlamydomonas debaryana*, nach MOEWUS (1933);
Beschreibung vergleiche im Text.

Außerdem konnten durch andere Bedingungen zwei neue Typen
herauskultiviert werden. Dazu kommen noch drei Freilandformen.

Typ 8: Benecke 0,08 Proz., am Tage bei Temperaturen um 20° C, nachts bei 2° C im Frigidaire. Zellen durchschnittlich nur halb so groß wie in Peptonfaulkulturen, bis 8 μ lang und 5 μ breit. Zellform zylindrisch, mit zarter Membran, jedoch mit deutlicher halbkugeliger Papille. Chromatophor typisch topfförmig mit Pyrenoid (Fig. 2a).

Typ 9: Benecke 0,08 Proz. bei Dauerbelichtung (24 Stunden). Zellen größer, ca. 25 μ lang und 18 μ breit. Chromatophor ungeheuer

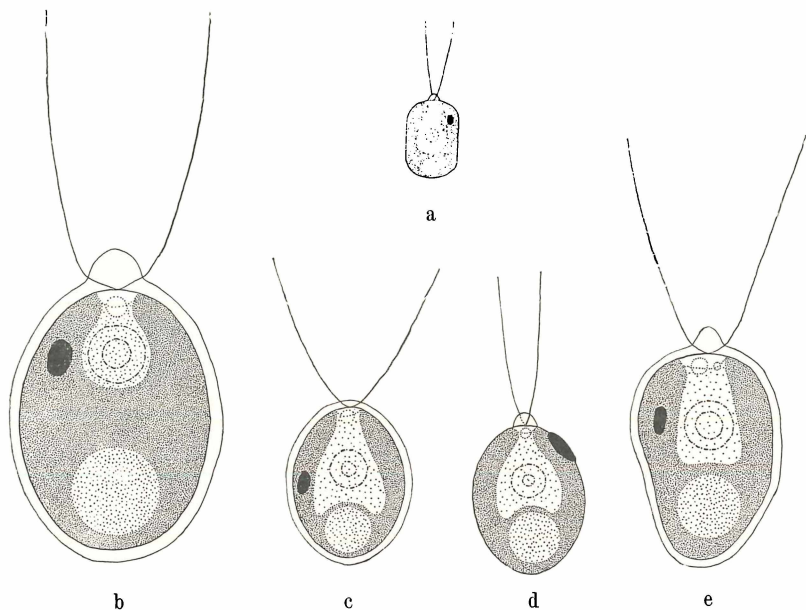


Fig. 2a—e. *Chlamydomonas debaryana*. a Typ 8, b Typ 9, c Typ 10, d Typ 11, e Typ 12.

stark entwickelt; das Basalstück reicht bis in das obere Drittel hinauf. Das große Pyrenoid liegt basal. Membran sehr dick. Kern im Lumen (Fig. 2b).

Typ 10: Freilandform aus Probe 4. Die Zellen stimmen genau mit der Beschreibung von Typ 1 überein. Allen Zellen fehlt aber die Papille (Fig. 2c).

Typ 11: Freilandform aus Probe 7. Von Typ 1 durch die zarte Membran und durch den stäbchenförmig vorspringenden Augenfleck unterschieden (Fig. 2d).

Typ 12: Freilandform aus Probe 18. „*Chl. pisiformis*“ DILL (1895). Die Zellen von diesem Fundort stimmen mit der Beschrei-

bung, die DILL von *Chl. pisiformis* gegeben hat, völlig überein. Es handelt sich um walzenförmige Zellen, die nach vorn mehr oder weniger verbreitert sein können. Die Form der Papille schwankt zwischen halbkugelig bis vorn gerade abgestutzt. Chromatophor topfförmig, sehr stark entwickelt. Basal das Pyrenoid (Fig. 2 e). Die weiteren Eigenschaften vergleiche man in der Süßwasserflora, Heft 4, S. 241—242 (Fig. 3 a, b). DILL beobachtete die geschlechtliche Fortpflanzung, deren Verlauf mit dem von *Chl. debaryana* übereinstimmt. Ebenso unterscheiden sich auch die Zygoten in keinem Merkmal.

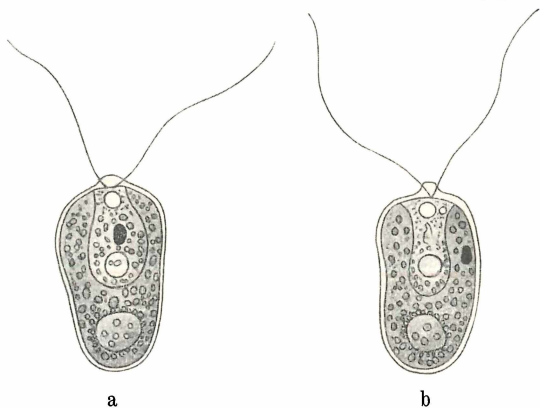


Fig. 3 a, b. *Chlamydomonas „pisiformis“*,
nach DILL aus PASCHER (1927).

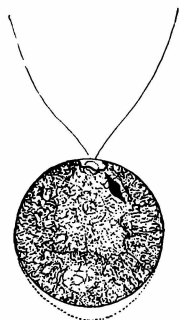


Fig. 4.
Chlamydomonas „incerta“
nach PASCHER (1927).

Zu Typ 5 sei hier bemerkt, daß im Oktober 1930 versucht wurde, *Chl. incerta* an dem von PASCHER (1927) angegebenen Standort in Holstein (Straßengraben zwischen Haffkrug und Neustadt) wiederzufinden. An mehreren Stellen wurde Typ 1 und an einer Stelle Typ 5 gefunden, der zuerst mit *Chl. incerta* identifiziert wurde. Später stellte sich dann heraus, daß die als *Chl. incerta* angesehene Form in Peptonfaulkulturen zu Typ 1 wurde, also zu *Chl. debaryana* gehörte (vgl. S. 229). Die von PASCHER abgebildete Zelle ist eine etwas degenerierte Form, die bei längerem Stehen der Proben auftritt und auch am Standort durch ungünstige Bedingungen auftreten kann (Fig. 4).

3. Das Vorkommen von *Chlamydomonas debaryana*.

Chl. debaryana ist seit GOROSCHANKIN (1891) in zahlreichen algologisch-floristischen Arbeiten erwähnt worden und kann, da Typ 1 sehr charakteristische Merkmale besitzt, kaum mit anderen Arten verwechselt werden. Es seien hier einige Fundorte angeführt:

1. Berlin-Weißensee, Straßenregenwasser nach KOLKWITZ (1911).
2. Spandau-Gatow, Rieselfelder nach MARSSON (1904).
3. Berlin, Rieselfelder nach GÜNTHER (1927/28).
4. Riga, Teich nach TRÉBOUX (1913).
5. Riga, Stadtkanal nach GRAUDINA (1928).
6. Ukraine, Donjez nach SCHKORBATOFF (1926).
7. Rumänien nach TEODORESCO (1907).
8. Plymouth, Süßwasserteiche nach ATKINS und HARRIS (1925).
9. Teiche in der Nähe der Themse nach HOWLAND (1930).
10. Norwegen nach PRINTZ (1913).
11. Frankreich nach DESROCHE (1913).
12. Basel und Umgebung nach MIGULA (1907).
13. Iowa (Nordamerika) nach BUCHENAU (1907) und PRESCOTT (1931).

Die wenigen Aufzählungen mögen genügen. Sie zeigen, daß *Chl. debaryana* in ganz Europa verbreitet ist; auch in Nordamerika ist die Art gefunden worden. Die mit *Chl. debaryana* identischen Arten, *Chl. atactogama*, *Chl. angulosa*, *Chl. incerta*, *Chl. Reinhardi*, *Chl. Franki*, *Chl. basimaculata* und *Chl. pisiformis* stammen auch aus den verschiedensten Gegenden, z. B. Lunz, Basel, Charkow, Holstein.

Chl. debaryana wurde im Süßwasserplankton, auf Rieselfeldern, in Teichen und Regenwasserpfützen gefunden. Die ökologische Charakterisierung (nach KOLKWITZ, 1922) ist polysaprob, α -mesosaprob, β -mesosaprob und auch oligosaprob. Sie läßt sich daher ebenso leicht in Faulkulturen wie in rein anorganischen Nährlösungen züchten.

In den Jahren 1929—1932 wurde *Chl. debaryana* an folgenden Stellen gefunden:

1. Spandau-Wansdorf, Rieselfelder. Typ 1.
2. " " " Typ 2.
3. " " " Typ 5.
4. " " " Typ 10.
5. Kösterlitz (Magdeburg) Rieselfelder. Typ 1.
6. Steinhof-Braunschweig, Rieselgut. Typ 1.
7. Waldenburg (Schlesien), Kläranlage. Typ 11.
8. Bielefeld. Rieselfelder (Abflußgraben). Typ 1.
9. " " Typ 1.
10. " " Typ 7.
11. " " Typ 8.
12. Halberstadt, Kläranlage. Typ 1.
13. " " Typ 7.

14. Tafelwerder (Halle), Kläranlage. Typ 1.
15. " " " Typ 5.
16. " " " Typ 7.
17. Königsberg, Torfbruch Moditten. Typ 3.
18. " Schlammtrockenplatz der Kläranlage. Typ 12.
19. " Kläranlage Moditten. Typ 1.
20. " Bodenfilter Dorotheenhof. Typ 7.
21. Dülmen, Rieselfelder. Typ 1.
22. " " Typ 7.
23. Freiburg, Rieselfelder. Typ 4.
24. Quedlinburg, Kläranlage. Typ 1.
25. Spandau-Gatow, Rieselfelder. Typ 1.
26. " " " Typ 3.
27. " " " Typ 7.
28. " " " Typ 9.
29. Groß-Beeren, Rieselfelder. Typ 1.
30. " " " Typ 5.
31. " " " Typ 7.
32. " " " Typ 9.
33. " " " Typ 1.
34. " " " Typ 1.
35. Straßengraben zwischen Haffkrug und Neustadt. Typ 5.
36. " " " " " Typ 1.

4. Das allgemeine Verhalten der *Chlamydomonas debaryana*-Stämme in den verschiedenen Nährlösungen.

Werden die Zellen von KNOP-Agar nach gründlichem Waschen in destilliertem Wasser in die Nährlösungen übertragen, so sind darin gewöhnlich nach spätestens 6 Tagen alle Zellen mit den für die betreffende Lösung typischen Merkmalen versehen. Auch die Rückkehr zu Typ 1 geht meist innerhalb einer Woche vor sich. Bei den Degenerationsformen von Typ 7 sind aber erst nach 3 Wochen langer Kultur in Benecke 0,01 Proz. alle Zellen ohne Pyrenoid. In Peptonfaulkulturen übertragen, entwickeln solche Zellen erst nach 15—20 Tagen wieder das Pyrenoid. Typ 5 entsteht gleichfalls nach ca. 20 Tagen und behält in der Ursprungslösung die Merkmale ebensolange bei. Es können nun mit den meisten Stämmen alle möglichen Übertragungen vorgenommen werden. Stets treten in der Lösung die charakteristischen Formen auf. Es werden hier typische Modifikationen gebildet.

Aus der Beschreibung der Typen ist zu entnehmen, daß ein Merkmal durch „verschiedene“ Bedingungen in derselben Weise abgeändert werden kann. So treten z. B. Zellen ohne Papille auf in: Benecke 0,06 Proz. ohne CaCl_2 ($p_H = 7,3$), Kolkwitz 0,1 ($p_H = 5$ und $6,5$), Zucker-Salzlösung, Probe 4 (Freilandform). Über die Ursachen des Abänderns der Merkmale wissen wir bisher überhaupt nichts. Aber immer unterscheiden sich die einzelnen Typen deutlich voneinander, und da alle Zellen im gleichen Znstande sind, fällt es nicht schwer, den gerade vorhandenen Typ eindeutig festzustellen.

Das Freilandmaterial wurde zuerst in Peptonfaulkulturen gezüchtet. Nach spätestens 4 Wochen war in 33 Stämmen nur noch Typ 1 vorhanden, wenn auch ursprünglich andere Formen ausgebildet waren. Typ 10 aus Stamm 4, Typ 7 aus Stamm 27 und Typ 5 aus Stamm 35 blieben längere Zeit konstant (s. unten). Von allen 36 Stämmen wurden je 20 Klone isoliert und diese dann auf Knop-Agar kultiviert; es gelang, alle Stämme bakterienfrei zu züchten. Die auf Knop-Agar in unbeweglichem Zustand kultivierten Zellen haben dieselben Merkmale wie die Zellen aus Peptonfaulkulturen und nicht, wie erwartet wurde, die der Zellen aus 0,5 Proz. Knop-Lösung. Die Kultur auf festem Nährboden wirkt also anders als die in einer Lösung von gleichem Nährsalzgehalt. Die Zellen von den normalen Stämmen (immer mehrere Klone jedes Stammes, die sich aber in allen Fällen gleich verhalten) wurden nun in die verschiedenen Nährlösungen gebracht. Die Zellen von 27 Stämmen reagierten in der Weise, daß sie in der betreffenden Lösung den bestimmten Typ in der Zeit von 1—3 Wochen annahmen. Eine Ausnahme bildeten die Stämme 9, 14, 20, 31, 33, 34. Im folgenden Abschnitt soll das Verhalten dieser 6 und der oben erwähnten 3 Ausnahmestämme besprochen werden.

Zur Feststellung der Teilungsrate wurde eine junge Zelle, die gerade aus der Mutterzelle freigeworden war, auf einem hohlgeschliffenen Objektträger in einen großen Tropfen Nährlösung gebracht. Die Objektträger kamen in eine feuchte Kammer. Folgende Nährlösungen wurden ausgewählt: 0,08 Proz. Benecke, 1 Proz. Kolkwitz, 0,06 Proz. Benecke ohne CaCl_2 , 0,1 Proz. Kolkwitz $p_H = 5$, $6,5$ und 8 , Volvoxlösung, Zucker-Salzlösung, 1 Proz. Sorbitlösung, 0,05 Proz. Knop, 0,08 Proz. Benecke bei Dauerbelichtung, Flüssigkeit aus Peptonfaulkulturen, Knop-Agar. Vor Beginn des Versuchs wurden die Zellen 8 Tage in der betreffenden Nährlösung kultiviert. 46 Stunden, nachdem die isolierte Zelle in die Lösung gebracht wurde, hatte sie sich in 4 Zellen aufgeteilt, die nach weiteren

2 Stunden frei wurden. In der Mutterzelle wachsen sie bereits heran. In 48 Stunden erfolgen also 2 Teilungsschritte. Von den gerade freigewordenen Zellen wurden wieder je eine isoliert und in die betreffende Nährlösung gebracht. Wieder erfolgte die Aufteilung in 46 Stunden, nach 48 Stunden wurden sie frei usf. 3 Wochen lang wurde alle 48 Stunden dieses Verfahren ausgeführt. Die erste Teilung ist in allen Lösungen nach 24 Stunden, die zweite nach 48 Stunden beendet. Die Zahl der Tage in der Nährlösung entspricht also der Zahl der ungeschlechtlichen Generationen. Da es sich bei den Versuchen jedoch um Massenkulturen handelt, und die Kulturen nur alle 7 Tage in neue Nährlösung übertragen wurden, kann man die Zahl der Tage mit der der Generationen nicht absolut gleichsetzen. Im folgenden wird daher stets die Zahl der Tage angegeben, aus denen dann die Zahl der Generationen nur ungenau hervorgeht. Wenn aber die Dauermodifikationen z. B. über 1000 Tage, das sind fast 3 Jahre, erhalten bleiben, so ist daraus zu schließen, daß sie erst nach einer sehr großen Zahl von Generationen abzuändern sind.

5. Die Bildung von Dauermodifikationen bei *Chlamydomonas debaryana*.

Stamm 4. Diese Form trat an einer Stelle auf den Rieselfeldern Spandau-Wansdorf auf und wurde als Typ 10 gefunden (*Chl. debaryana* ohne Papille). Nach 360 tägiger Peptonfaulkultur war immer noch

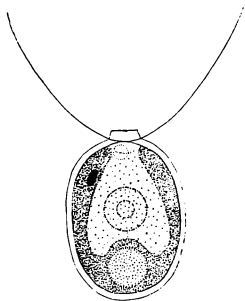


Fig. 5. *Chlamydomonas debaryana*. Übergangsform von Typ 10 zu Typ 1.

die Ausgangsform (Fig. 2 c) vorhanden. Nach 450 Tagen trat jedoch an den Zellen eine schwache Papille auf, die meist vorn gerade abgestutzt war (Fig. 5). Erst nach 560 Tagen hatten alle Zellen eine typische halbkugelige Papille; die Zellen glichen völlig Typ 1. Wurden während dieser 560 Tage die Zellen in irgendeine andere Nährlösung gebracht, so trat darin auch nicht die geforderte spezielle Form auf. Die Zellen auf KNOP-Agar dagegen behielten die ursprüngliche Form und nach 1100 Tagen waren sie immer noch ohne Papille. Es wurde nun versucht, die Ursprungsform von KNOP-Agar (Typ 10) in Typ 1 abzuändern. Es gelang auf folgende Weise. Die Zellen aller Stämme bilden beim Austrocknen der Nährlösung oder des Agars kugelige, rot gefärbte Cysten. Läßt man Zellen vom Typ 10 auf KNOP-Agar in einer Woche austrocknen

und auf die Cysten z. B. mindestens 3 Wochen lang eine Temperatur von -8°C einwirken, so treten, wenn man sie in Peptonfaulkulturen überträgt, sofort Zellen vom Typ 1 auf. Bei geringerer Dauer dieser Temperatureinwirkung oder höherer Temperatur (z. B. -2°C) trat Typ 1 erst nach längerer Zeit auf (vgl. Tab. 1). Bei 5 tägiger Behandlung mit -16°C tritt Typ 1 nach 14 Tagen auf, bei 11 tägiger sogar schon nach 3 Tagen. Cystenbildung bei Zimmertemperatur bedingt kein schnelleres Auftreten von Typ 1. Das Alter der Knop-Agarzellen ist gleichgültig. Einfluß haben nur die Dauer der Temperatureinwirkung und die Temperatur.

Die Freilandform „Stamm 4“ ist also eine typische Dauermodifikation. Unter normalen Bedingungen erhält man Typ 1 erst nach 18 Monaten. Durch Behandlung der Cysten mit niederen Temperaturen läßt sich die Rückbildung abkürzen. Es ist bisher nicht gelungen, aus dem Typ 1 in irgendeiner Lösung die Ursprungsform zurückzuerhalten, auch nicht von Zellen vom Typ des Stammes 4.

Stamm 27. Dieser Stamm wurde als Degenerationsform auf den Rieselfeldern Spandau-Gatow gefunden und bildete in Peptonfaulkulturen zuerst den Typ 7 (Fig. 6). Die Zellen ohne Pyrenoid hielten sich in den Kulturen 168 Tage lang, während bei den anderen als Typ 7 gefundenen Stämmen 10, 13, 16, 22, 31, Typ 1 bereits nach spätestens 20 Tagen vorhanden war. Zellen von Typ 1 dieses Stammes ließen sich nun, wenn sie wieder in 0,01 Proz. Benecke übertragen wurden, nach 7 Tagen wieder in Typ 7 überführen. Danach in Faulkulturen übertragen, erhielt sich die pyrenoidlose Form 120 bis 150 Tage lang. Dieser Stamm ist als Typ 7 sehr beständig, während alle anderen Typen sich normal verhalten.

Stamm 35. Dieser in Holstein als Typ 5 gefundene Stamm hielt sich auch in Peptonfaulkulturen 375 Tage lang konstant und wurde solange für *Chl. incerta* PASCHER (1927) gehalten. Diese Form wurde in Blutfibrinfaulkulturen gezogen und darin vom November 1930 bis zum September 1932 Typ 5 beobachtet (660 Tage). Dann traten zuerst Zellen auf, die noch den „*incerta*“-Augenfleck (zweispitzig, Fig. 4) und auch kein Pyrenoid hatten; eine Woche später waren die typischen *debaryana*-Zellen in den Kulturen. Es gelang bisher nach 9 Monaten nicht, nachdem Typ 1 gebildet war, in irgendeiner Nährlösung eine andere Form herauszukultivieren. Der Typ 5 hat

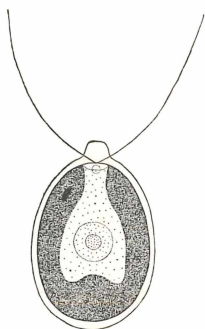


Fig. 6.
Chlamydomonas debaryana ohne Pyrenoid.

Tabelle 1.

Kultur auf KNOP-Agar in Tagen	Temperatur ° C	Dauer der Tem- peratureinwirkung auf die Cysten	Typ 1 in Pepton- faulkulturen nach Tagen
44	—	—	560
65	—	—	560
157	—	—	563
297	—	—	553
437	—	—	553
577	—	—	553
28	+ 20	0	490
105	+ 20	7	524
105	+ 20	147	525
105	+ 20	357	525
105	+ 20	528	487
436	+ 2	7	490
588	+ 2	7	490
693	+ 2	7	490
693	+ 2	203	496
693	+ 2	238	497
436	— 2	28	504
693	— 2	28	502
436	— 2	70	336
693	— 2	70	336
436	— 2	148	202
693	— 2	147	210
436	— 2	231	77
693	— 2	231	76
436	— 2	301	21
693	— 2	301	21
436	— 2	469	14
693	— 2	469	14
436	— 8	4	420
693	— 8	4	420
436	— 8	7	364
693	— 8	7	364
436	— 8	14	157
693	— 8	14	126
436	— 8	21	4
693	— 8	21	4
903	— 8	21	4
1113	— 8	21	4
436	— 16	5	14
693	— 16	5	14
903	— 16	5	14
1113	— 16	5	14
436	— 16	11	3
693	— 16	11	3
903	— 16	11	3
1113	— 16	11	3

Vor Beginn der Versuche waren die Zellen 3 Wochen in Peptonfaulkulturen. Die Cystenbildung erfolgte in einer Woche.

also bei Stamm 35 als Dauermodifikation vorgelegen. Auch der entstandene konstante Typ 1 ist auffallend.

Stamm 9 und Stamm 34. Beide Stämme wurden als Typ 1 gefunden und auf Knop-Agar und nach der Faulkulturmethode gezüchtet. Die Zellen dieser beiden Stämme ließen sich in den verschiedenen Nährlösungen niemals in die anderen Typen überführen. Nach 730 Tagen z. B. in Benecke ohne CaCl_2 oder in Benecke 0,01 Proz. ist immer noch Typ 1 vorhanden, trotzdem die Kulturen alle 7 Tage neu übertragen wurden. Würde man nur diese beiden Stämme gefunden haben, so käme man zu dem Ergebnis, daß die Art überhaupt nicht variabel wäre.

Stamm 20. Dieser Stamm wurde als Degenerationsform gefunden und ließ sich in Peptonfaulkulturen, in denen er Typ 1 angenommen hat, sehr leicht in alle anderen Typen überführen. Dagegen war es nicht möglich, Typ 8 zu erhalten, trotz 180 tägiger Behandlung, wie oben angegeben. Da die Versuchszeit jedoch kurz ist, kann man nicht sagen, daß dieser Stamm nicht die Fähigkeit hat, Typ 8 zu bilden; das könnte vielleicht erst jahrelange Kultur entscheiden.

Stamm 14. Dieser Stamm wurde als Typ 1 in Tafelwerder bei Halle gefunden. Man kann von diesem Stamm alle Typen erhalten, nur bildet Typ 1 sehr leicht eine Dauermodifikation, während alle anderen Typen sich normal verhalten. Die Dauer der Kultur auf Knop-Agar ist gleichgültig. Nachdem der Stamm zuerst 4 Wochen in Peptonfaulkulturen gezüchtet wurde, kamen die Zellen auf Knop-Agar, auf dem die Klone absolut rein kultiviert wurden. Trotzdem die Zellen auf Knop-Agar den Typ 1 haben und verschieden lange (270 Tage) darauf blieben, bildeten sie darauf keine Dauermodifikation. Die Ergebnisse der Versuche zeigt Tabelle 2.

Tabelle 2.

Peptonfaulkultur in Tagen	Typ 3 in Kolkwitz pH 5 nach Tagen	Typ 5 in Zucker- Salzlösung nach Tagen
28	14	28
140	28	49
273	70	133
441	329	175
567	481	231
609	489	370
644	482	454
672	489	531
690	—	534

Wenn die Zellen 672 Tage lang in Peptonfaulkulturen gezüchtet werden, entstehen in Kolkwitz 0,1 Proz. $p_H=5$ erst nach fast 489 Tagen Zellen von Typ 3, in Zucker-Salz-Lösung der Typ 5 nach 534 Tagen. Werden die Zellen von Typ 3 oder Typ 5 ebensolange in der betreffenden Lösung kultiviert, so entsteht aber in Faulkulturen Typ 1 sofort nach 7—20 Tagen. Nur die Kultur in Pepton erzeugt Dauermodifikationen. Die Cysten aus 2 Jahre alten Peptonfaulkulturen, in Zucker-Salz-Lösung zur Keimung gebracht, bringen aber sofort den Typ 5 hervor. Die Cysten wurden 2 Wochen bei Zimmertemperatur getrocknet.

Stamm 31. Dieser Stamm verhält sich ähnlich wie Stamm 14, nur ist sein Verhalten den verschiedenen Nährlösungen gegenüber verschieden. Die Ergebnisse zeigt Tabelle 3.

Tabelle 3.

Peptonfaulkultur in Tagen	Typ 2 in Benecke ohne $CaCl_2$ nach Tagen	Typ 4 in Volvox- lösung nach Tagen
34	162	49
237	188	70
342	203	119
433	196	140
545	210	161
650	189	161
706	196	161

Zellen, die 237 und mehr Tage (bis 706) in Peptonfaulkulturen waren, nehmen in Benecke ohne $CaCl_2$ erst nach ca. 197 Tagen den Typ 2 an. Es liegt also eine typische Dauermodifikation vor. Der Typ 4 entsteht nach 545 und mehrtägiger Kultur in Faulkulturen erst nach 161 Tagen in Volvoxlösung. Der verschieden lange Aufenthalt in Peptonfaulkulturen hat keinen Einfluß bei der Übertragung in Zucker-Salz-Lösungen. Stets entsteht Typ 5 nach 20 Tagen, wie es auch normal immer der Fall ist. Stamm 14 hatte gerade das entgegengesetzte Verhalten gezeigt. Werden die Zellen aus den Lösungen wieder in Faulkulturen zurückgebracht, so treten nach spätestens 3 Wochen wieder Zellen von Typ 1 auf. Durch die verschieden lange Einwirkung der Lösungen Benecke ohne $CaCl_2$, Volvoxlösung, Zucker-Salz-Lösung werden keine Dauermodifikationen gebildet.

Stamm 33. Dieser Stamm wurde am genauesten untersucht, da hier auch der verschieden lange Aufenthalt in anderen Lösungen als Peptonfaulkulturen Dauermodifikationen hervorbrachte. Die Ergebnisse zeigt Tabelle 4.

Tabelle 4.

Kulturlösung	Typ	Zeit darin in Tagen	darauf in Lösung	Zeit in Tagen	Typ
Peptonfaukult.	1	28	Volvox	7	4
—	1	70	—	7	4
—	1	134	—	7	4
—	1	259	—	476	4
—	1	420	—	504	4
—	1	546	—	489	4
Volvox	4	574	Peptonfaukult.	7	4
—	4	574	—	97	4
—	4	574	—	231	1
Peptonfaukult.	1	28	KOLKWITZ (8)	7	7
—	1	70	—	414	7
—	1	364	—	394	7
—	1	700	—	454	7
—	1	28	Sorbit 1 ‰	7	6
—	1	364	—	7	6
—	1	728	—	7	6
—	1	1092	—	7	6
Sorbit 1 ‰	6	7	Peptonfaukult.	7	1
—	6	56	—	7	1
—	6	147	—	350	1
—	6	371	—	322	1
—	6	630	—	357	1
Volvox	4	511	Sorbit 1 ‰	7	4
—	4	511	—	77	4
—	4	511	—	364	4
—	4	511	—	567	6
KOLKWITZ-Agar	1	364	Volvox	7	1
—	1	364	—	364	1
—	1	364	—	504	1
—	1	364	—	567	4
—	1	364	Sorbit 1 ‰	7	6
—	1	364	KOLKWITZ (8)	28	1
—	1	364	—	105	1
—	1	364	—	210	1
—	1	364	—	245	7
—	1	691			
—	7	705	KNOP-Agar	190	1

Vor Beginn der Versuche wurden die Zellen 42 Tage in Peptonfaukulturen gezüchtet und dann 35 Tage auf KOLKWITZ-Agar.

Dieser Stamm wurde auf den Rieselfeldern Groß-Beeren als Typ 1 im Sommer 1929 gefunden, zunächst in Peptonfaukulturen gezüchtet, darin auch Klone isoliert, die später auf KOLKWITZ-Agar absolut rein kultiviert wurden. Die Vorbehandlung des Zellmaterials ist wichtig, da auch dabei schon Dauermodifikationen gebildet werden können. Versuche wurden dann angestellt mit Volvoxlösung, Sorbitlösung, Kolkwitz 0,1 p_H = 8 und Peptonfaukulturen. Die Vorbehandlung des Zellmaterials war folgendermaßen:

Die am 15. Juni 1929 gesammelten Zellen wurden am 17. Juni in Peptonfaukulturen gebracht, aus denen am 28. Juni Klone isoliert wurden, die wiederum in Faukulturen gezüchtet wurden bis zum 29. Juli 1929; die Zellen waren also 42 Tage in Peptonfaukulturen. Über die Zusammensetzung des Fundortmilieus kann nichts angegeben werden. Dann kamen die Zellen auf KOLKWITZ-Agar, auf dem zunächst Typ 1 erhalten blieb, und die ersten Versuche wurden nach 35 Tagen angesetzt. Die Zellen kamen verschieden lange in Peptonfaukulturen und wurden aus diesen in Volvoxlösung, Sorbitlösung und 0,1proz. KOLKWITZ-Lösung von $p_H = 8$ übertragen. Zellen, die bis zu 210 Tagen in Peptonfaukulturen waren, bilden in Volvoxlösung den Typ 4 nach spätestens 7 Tagen. Zellen bis zu 546 Tagen darin, bilden den Typ 4 erst nach ca. 490 Tagen. Es entsteht hier eine Dauermodifikation. Ein 574 tägiger Aufenthalt in Volvoxlösung bedingt, daß in Peptonfaukulturen Typ 1 erst nach 231 Tagen gebildet wird. Nach 70—700-tägigem Aufenthalt in Peptonfaukulturen entsteht Typ 7 in KOLKWITZ-Lösung erst nach 394—454 Tagen. Dagegen entsteht Typ 6 in Sorbitlösung immer nach 7 Tagen, selbst nach 1092 tägiger Faukultur. Bleiben die Zellen 147 Tage und länger in Sorbitlösung, so entsteht in Faukulturen Typ 1 erst nach 365 Tagen. Werden die Zellen nach 511-tägigem Aufenthalt in Volvoxlösung in 1proz. Sorbit übertragen, so entsteht Typ 6 erst nach 567 Tagen. Es handelt sich um eine typische Dauermodifikation. Es ist oben erwähnt worden, daß nach 42-tägiger Faukultur die Zellen auf KOLKWITZ-Agar zuerst den Typ 1 behalten haben. Werden solche Zellen nach 364-tägiger Kultur auf KOLKWITZ-Agar in Volvoxlösung übertragen, so entsteht Typ 4 nach 567 Tagen, Typ 6 in Sorbitlösung nach 7 Tagen und Typ 7 in KOLKWITZ-Lösung nach 245 Tagen. Auf KOLKWITZ-Agar tritt Typ 7 erst nach 705 Tagen auf. Das Fundortmilieu und die kurze Faukultur hat also eine Dauermodifikation hervorgebracht. Werden diese KOLKWITZ-Agarzellen vom Typ 7 auf KNOP-Agar gebracht, so entsteht Typ 1 nach 190 Tagen.

6. *Chlamydomonas eugametos*.

Chl. eugametos MOEWUS (1931) wurde im April 1929 gefunden und in den ersten beiden Jahren in Peptonfaukulturen gezüchtet. Später wurden Klone dieser Art auf KNOP-Agar absolut rein kultiviert. Die Variabilitätsuntersuchungen wurden im Jahre 1931 ausgeführt, nachdem die Zellen vorher 3 Monate auf Agar gehalten werden. Es konnten in bestimmten Lösungen folgende Formen erhalten werden:

1. In Benecke 0,06 ohne CaCl_2 : alle Zellen ohne Papille (Fig. 7 a).
2. In Peptonfaulkulturen mit viel Pepton: kugelige Zellen (Fig. 7 b).
3. In Zucker-Salz-Lösungen: Pyrenoid basal (Fig. 7 c).
4. In wenigprozentigen Nährlösungen: Augenfleck basal, Chromatophor meist röhren- oder plattenförmig (Fig. 7 d).
5. In 1proz. KOLKWITZ-Lösung: alle Zellen mit Papille, Protoplast basal abgehoben (Fig. 7 e).
6. In Volvoxlösung und anderen: meist ohne Papille, Chromatophor topfförmig (vgl. Fig. 7 a).

Nachdem die Zellen von Juli 1931 bis Oktober 1932 (17 Monate) auf Knop-Agar kultiviert waren, wurde versucht, in den obigen Lösungen wieder die für sie typischen Formen heranzuzüchten. Es gelang aber nicht mehr. Nach 5 Monate langer Kultur z. B. in Zucker-Salz-Lösung war immer noch die Ausgangsform (Fig. 7 a) vorhanden, während sonst die Modifikation bereits nach einer Woche aufgetreten war. Es wurde nun neues Freilandmaterial von der Stelle gesammelt,

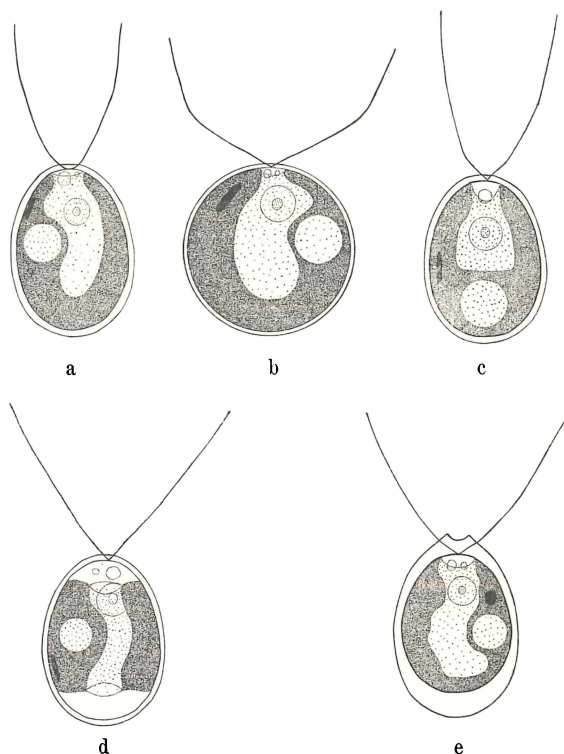


Fig. 7a—e.

Chlamydomonas eugametos nach MOEWUS (1933).

an der *Chl. eugametos* im Jahre 1929 gefunden wurde. Diese Zellen bildeten stets innerhalb einer Woche die für die betreffende Lösung charakteristische Form aus. Es ist wohl anzunehmen, daß durch die lange Kultur auf Agar eine Dauermodifikation entstanden ist.

7. Die Bedeutung der Dauermodifikationen für die Systematik der Chlamydomonaden.

Bei der Entstehung der verschiedenen Typen von *Chl. debaryana* handelt es sich immer nur um einfache Modifikationen. Eine erhaltene Modifikation läßt sich nach Rückkehr in die ursprüngliche Lösung nach wenigen Teilungsschritten, spätestens innerhalb einer Woche, wieder in den ursprünglichen Typ zurückführen. Hierbei wird einfach durch die bestimmten Bedingungen, unter denen die Zellen kultiviert werden, Wasserstoffionenkonzentration, Salze, Konzentration, Temperatur usw., der daraus sich ergebende Typ gebildet, der, wenn diese bestimmten Faktoren nicht wirken, sofort wieder zurückgebildet wird. Bei den Dauermodifikationen ist es dagegen nach einer bestimmten Zeit nicht mehr möglich, den ursprünglichen Typ zurückzuerhalten, sondern erst nach längerer Zeit tritt wieder der Ausgangstyp auf. Auch die „maximale Erhaltungszeit“ ist bei den Versuchen an *Chl. debaryana* festzustellen. Bleiben z. B. die Zellen von Stamm 33 134 Tage in Faulkulturen, so entsteht danach in Volvoxlösung Typ 4 nach 7 Tagen; bleiben sie 259 Tage darin, so wird Typ 4 erst nach 476 Tagen gebildet. Aber auch nach 546 tägiger Peptonfaulkultur entsteht in Volvoxlösung Typ 4 nach weiteren 489 Tagen. Ebenso ist das Verhalten dann in Volvoxlösung. Bleiben die Zellen, nachdem Typ 4 gebildet ist, 280—574 Tage in Volvoxlösung und überträgt man sie dann in Faulkulturen, so entsteht Typ 1 stets nach der gleichen Zeit (231 Tage), also Typ 1 entsteht nach 280 Tagen in Volvoxlösung nicht früher, als wenn sie 574 Tage darin waren. Eigenartig erscheinen die mit 1proz. Sorbitlösung erhaltenen Ergebnisse. Nach 1092 tägigem Aufenthalt in Faulkulturen wird in Sorbitlösung Typ 6 innerhalb von 7 Tagen gebildet. Bleiben nun die Zellen 147—630 Tage in Sorbitlösung, so ist Typ 1 in Peptonfaulkulturen erst nach ca. 350 Tagen zu erhalten.

Welche Schlüsse sind nun aus diesen Ergebnissen für die Systematik der *Chlamydomonas*-Arten zu ziehen? Die genaue Untersuchung von *Chl. debaryana* hat gezeigt, daß manche Stämme unter den hier gewählten Versuchsbedingungen und -zeiten keine Dauermodifikationen bilden, andere wieder sind dazu befähigt. Wenn man eine bestimmte Form im Freien findet, so kann diese durch die am Standort herrschenden Bedingungen eine Dauermodifikation gebildet haben (wie z. B. Stamm 35) und auch längere Kulturversuche (bis zu einem Jahre!) täuschen immer noch eine konstante Art vor. Es ist daher denkbar, daß es bei nur vegetativer Vermehrung noch

längere Erhaltungszeiten der Dauermodifikationen geben kann. Ferner gibt es Stämme, die auch nach dreijähriger Kultur nicht einmal einfache Modifikationen bilden (Stamm 9 und 34). Es erhebt sich daher die Frage, ob die nur auf Kulturen gestützte Systematik überhaupt möglich ist. Aus diesen Versuchen kommt man zu dem Schluß, das verneinen zu müssen. Erst die Beobachtung der geschlechtlichen Fortpflanzung gibt uns die Möglichkeit, hier eine sichere Entscheidung zu treffen. Denn Dauermodifikationen verschwinden im allgemeinen nach Befruchtungsvorgängen, wie JOLLOS gezeigt hat.

Bei Stamm 4 konnte die im Freien als Dauermodifikation gefundene Form durch Behandlung der Cysten mit niederen Temperaturen frühzeitiger aufgehoben werden. Ebenso ist die Dauermodifikation von Stamm 14 in Faulkulturen einfach durch Cystenbildung rückgängig zu machen, ohne Kältebehandlung. Bei allen anderen Stämmen aber sind die gebildeten Dauermodifikationen durch Cystenbildung nicht früher aufzuheben.

Ist es jedoch möglich, die geschlechtliche Fortpflanzung auszulösen, so müssen nach einer oder mehreren Befruchtungen die Dauermodifikationen zurückgebildet werden. Und erst dann können wir in Kulturen die Variabilität untersuchen, da man immer berücksichtigen muß, daß auch die gefundene Freilandform bereits eine Dauermodifikation sein kann. Daher ist es auch zu erklären, daß manche Freilandformen äußerst konstant erscheinen, ebenso ist es zu verstehen, daß längere Zeit kultivierte Formen, die sich nur ungeschlechtlich vermehren, konstant sind, z. B. die Prager absoluten Reinkulturen von *Chlamydomonas*-Arten; daher kann man auch nach einjähriger Kultur noch nichts über die Modifikationsfähigkeit der Arten aussagen. So muß zur Begründung einer „sicheren“ Art unbedingt ihre geschlechtliche Fortpflanzung bekannt sein.

Doch ist gerade bei den meisten Arten eine Auslösung der geschlechtlichen Fortpflanzung zur Zeit nicht möglich. Man kann nun zweierlei tun. Entweder man erkennt augenblicklich nur die Arten als gesichert an, deren geschlechtliche Fortpflanzung bekannt ist, aber sie sind erst dann ganz sicher, wenn auch zwischen geschlechtlich sich fortpflanzenden Generationen die Variabilität untersucht worden ist. Das ist aber bei den über 300 bisher beschriebenen Arten in keinem Falle gemacht worden. Oder — man beschreibt einfach alle beobachteten Formen und versucht sie in ein ganz künstliches System zu bringen, so daß ihre Bestimmung möglich ist.

Man erhält dann eine ungeheure Formenfülle, ohne jemals zu wissen, welche Formen genetisch zusammengehören. Für ökologische und floristische Untersuchungen mag zur Zeit dieser Weg der einzig mögliche sein. Aber genetisch sichere Arten sind das niemals; gerade weil eben manche Arten äußerst variabel sein können, wie es gezeigt worden ist, und diesen „konstante“ Arten gegenüberstehen, die aber nur Dauermodifikationen sind.

So haben auch die bisherigen Variabilitätsuntersuchungen keine Klärung der *Chlamydomonas*-Systematik gebracht, aber sie haben eine Möglichkeit aufgezeigt, auf welche Weise überhaupt das Problem zu lösen ist. Wie schon CZURDA für die Zygnemalen, wenn auch in anderer Hinsicht, die Kenntnis der Vorgänge der geschlechtlichen Fortpflanzung für die Systematik jener Gruppe als unerlässlich hingestellt hat, so muß das in weit größerem Maße für die *Chlamydomonas*-Arten gefordert werden, weil eben die Variabilität der morphologischen Merkmale so ungeheuer groß ist und weil die Bildung von Dauermodifikationen konstante Arten vortäuscht, die nur nach Befruchtungsvorgängen (unter Umständen durch Cystenbildung) aufzuheben sind. Die hier angezeigten Möglichkeiten führen gewiß zum Ziel, nur ist dazu eine sehr umfangreiche Arbeit notwendig, die aber bewältigt werden muß, um überhaupt Klarheit zu erhalten.

8. Zusammenfassung.

Durch spezielle Kulturbedingungen konnte von *Chl. debaryana* 9 verschiedene Typen herausgezüchtet werden, von denen 8 auch im Freien beobachtet werden konnten. Drei Typen wurden nur aus Standortmaterial beschrieben.

Durch das Vorkommen an polysaproben, α und β mesosaproben und auch typischen oligosaproben Standorten, die über die ganze Erde verbreitet sind, ist *Chl. debaryana* als „banaler Ubiquist“ anzusehen.

Von den 36 in Deutschland gefundenen Stämmen verhalten sich 27 normal, d. h. nach Übertragung in eine bestimmte Nährlösung tritt nach 1—3 Wochen die für diese Lösung charakteristische Form auf. Bei 9 Formen werden Dauermodifikationen gebildet. Manche Dauermodifikationen lassen sich erst nach mehr als 18 Monaten (das sind ca. 540 Generationen) abändern. Es gibt endlich Stämme, die nach dreijähriger Kultur (nach über 1000 Generationen) in allen Lösungen stets den Typ 1 „*debaryana*“ beibehalten, also eine sehr konstante Art vortäuschen. Auch hier kann es sich nur um eine Dauermodifikation handeln.

Zur Beschreibung einer genetisch-sicheren Art sind daher folgende Forderungen aufzustellen: Beobachtung der geschlechtlichen Fortpflanzung, Nachweis von Dauermodifikationen und Untersuchung der Variabilität in Kulturen zwischen geschlechtlich sich fortpflanzenden Generationen.

Literaturverzeichnis.

- ATKINS, W. R. G. and HARRIS, G. T. (1925): Seasonal Changes in the water and heleoplankton of fresh-water ponds. Notes Bot. School. Trinity Vol. 3 p. 281. Dublin.
- BUCHENAU, R. E. (1907): Notes on the Algae of Iowa. Proceed. Iowa Acad. Sci. Vol. 14 p. 47.
- DESROCHE, P. (1913): Observations morphologiques sur les Volvocacées. Assoc. Franc. p. l'avanc. des Sc. C. R. Session T. 42 p. 307.
- DILL, O. (1895): Die Gattung Chlamydomonas und ihre nächsten Verwandten. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 28 p. 323.
- GOROSCHANKIN, J. N. (1891): Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. II. Chlamydomonas Reinhardi und seine Verwandten. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. N. S. Vol. 5 p. 101.
- GRAUDINA, A. (1928): Die Algenflora des Stadtkanals von Riga. Acta Horti Bot. Latv. Vol. 3 p. 1.
- GÜNTHER, F. (1927/1928): Über den Bau und die Lebensweise der Euglenen. Arch. f. Protistenk. Bd. 60 p. 511.
- HOWLAND, L. J. (1930): Bionomical Investigation of English Mosquito Larvae with Special Reference to their Algal Food. Journ. of Ecology. Vol. 18 p. 81.
- JOLLOS, V. (1913): Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. Biol. Zentralbl. Bd. 12.
- (1921): Experimentelle Protistenstudien. I. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 43 p. 1.
- (1924): Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Arcellen. Ibid. Bd. 49 p. 307.
- (1931): Genetik und Evolutionsproblem. Verh. d. Zool. Ges. Bd. 34 p. 252.
- (1932): Variabilität und Vererbung bei Mikroorganismen in ihrer Bedeutung für die Medizin. Klin. Wochenschr. Bd. 11 p. 1.
- KOLKOWITZ, R. (1911): Die Beziehungen des Kleinplanktons zum Chemismus der Gewässer. Mitt. Prüf. Wasservers. Bd. 14 p. 145.
- (1922): Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Jena.
- MARSSON, M. (1904): Die Abwasser-Flora und -Fauna bei Berlin und ihre Bedeutung für die Reinigung städtischer Abwässer. Mitt. Prüf. Wasservers. Bd. 4 p. 125.
- MIGULA, W. (1907): Kryptogamenflora von Deutschland usw. Bd. II, 1a.
- MOEWUS, F. (1931): Neue Chlamydomonaden. Arch. f. Protistenk. Bd. 75 p. 284.
- (1932): Volvocales-Literaturverzeichnis. Beih. Bot. Zentralbl. Bd. 49I p. 369.
- (1933): Untersuchungen über die Variabilität von Chlamydomonaden. Arch. f. Protistenk. Bd. 80 p. 128.

- PASCHER, A. (1927): Süßwasserflora. Heft 4. Volvocales. Jena.
- PRESCOTT, G. W. (1931): Iowa Algae. Univ. Iowa Stud. in Nat. Hist. Bd. 13.
- PRINTZ, H. (1913): Kristianiatraktens Protococcoideer. Norsk. Vid. Selsk. Sk. Math. Nat. Kl. No. 6.
- SCHKORBATOFF, L. (1926): Hydrobiologische Mikroflorauntersuchung von Donjez und seiner Nebenflüsse Udy und Lopan. Arbeiten der Kommission für biol. und wasserhyg. Erforsch. des Flusses Donjez und seiner Nebenflüsse. Lieferung 1. Vormitteilg. für sechsmonatl. Erforschl. Charkow. p. 45.
- TEODORESCO, E. C. (1907): Matériaux pour la flore algologique de la Roumanie. Ann. Sc. Nat. Bot. sér. 9 T. 5 p. 1.
- TRÉBOUX, O. (1913): Verzeichnis der Grünalgen aus der Umgebung Rigas. Korrespondenzblatt Naturforsch. Verein. Riga. Bd. 56 p. 25.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1934

Band/Volume: [83_1934](#)

Autor(en)/Author(s): Moewus F.

Artikel/Article: [Über Dauermodifikationen bei Chlamydomonaden.
220-240](#)