

*Scytonema Julianum.*  
**Beiträge zur normalen und pathologischen  
Cytologie und Cyto-genese der Blaualgen<sup>1)</sup>.**

Von

**Klara Schönleber** (Gießen).

Mit 22 Abbildungen im Text.

-----  
**Einleitung.**

In den letzten Jahren ist im Botanischen Institut zu Gießen wiederholt eine fadenbildende Blaualge untersucht worden, die durch ihre Scheidenbildung und Kristallumhüllung die Aufmerksamkeit auf sich lenkte.

Es handelt sich um eine verzweigte, mit Heterocysten ausgestattete Blaualge, die sich auf künstlichen Medien zu gutem Wachstum bringen läßt, um *Scytonema Julianum*. Diese Bestimmung verdanke ich Herrn Prof. GEITLER in Wien, dem ich mein Material vorlegte, und der die Güte hatte, die Alge zu beurteilen. Für seine freundlichen Bemühungen sage ich Herrn Prof. GEITLER meinen verbindlichsten Dank.

Die Blaualge bildet auf verschiedenen Substraten, auf Erdboden, auf rotem Sandstein, Backstein oder Mauern mit Mörtelbewurf, aber niemals auf zementierten Wänden der Gewächshäuser, filzdeckenartige niedrige Lager. Solche Rasen heben sich durch ihre Färbung, die an feuchten Standorten graugrün, wie GEITLER sagt, „*Penicillium*-artig“ (1932, p. 775), an trockenen dagegen weißlichgrün ist, deutlich von ihrer Umgebung ab.

Ich vergleiche meine eigenen Befunde mit den von GEITLER (1932) neuestens zusammengestellten Merkmalen und stelle mit

<sup>1)</sup> Erschienen als Dissertation der Philosophischen Fakultät der Ludwigs-Universität zu Gießen.

GEITLER übereinstimmend folgendes fest: Die Fäden sind von einer Scheide umgeben, die in jugendlichen Anteilen noch sehr dünn und völlig farblos ist, allmählich aber in einen gelblichen Farbton übergeht; eine Schichtung war auch an meinem Material nirgends festzustellen. Bei Anwendung von Chlorzinkjod oder Schwefelsäure und Jod tritt keine Blaufärbung ein. Andererseits ergab Behandlung mit Kongorot eine Rotfärbung der Scheiden, wie sie bei gleichbehandelter Cellulose eintritt; besonders an leeren Scheidenstücken ist sie deutlich zu erkennen. SCHWEIZERS Reagens bringt die Scheiden nicht zur Lösung, ja nicht einmal zur Quellung. Die negativen Ergebnisse der Cellulosereaktionen veranlaßten mich, die Scheide auf Pektin zu untersuchen. Aus der Rotfärbung bei Anwendung von Rutheniumrot schließe ich, daß Pektinverbindungen es sind, welche, wie bei *Zygnema*, *Gloeocapsa* und *Nostoc* die Gallertscheiden, so bei unserem *Scytonema* die feste Scheide aufbauen oder an ihrem Aufbau beteiligt sind (vgl. STRASBURGERS Praktikum 1921, p. 177).

Die für *Scytonema Julianum* charakteristische Kalkumkrustung der Scheiden ist bei meinem Material stets stark entwickelt.

Die Zellen, aus denen sich die Fäden aufbauen, sind in Form und Größe wesentlich verschieden, je nach ihrer Lage in jungen oder alten Fadenanteilen. Die Ergebnisse meiner Messungen der Zellenlänge entsprechen ungefähr der von GEITLER gegebenen Diagnose, d. h. die Zellen sind je nach ihrem Alter 2,8—6  $\mu$  lang. In älteren Fadenabschnitten sind sie beträchtlich groß, annähernd quadratisch, in den jungen noch flach. Die Breite der Zellen beträgt nach GEITLER 7—9,5  $\mu$ , nach meinen eigenen Messungen 6,6—9  $\mu$ ; die Breite der Fäden einschließlich Membran und Scheide ist bei meinem Material 8—12  $\mu$  (GEITLER 7,5—12  $\mu$ ). Die Endzellen der Fäden sind stets abgerundet und erscheinen gegenüber den flachen angrenzenden Zellen langgezogen; ihre Länge beträgt durchschnittlich 6  $\mu$ .

Hinsichtlich der Heterocysten stimmt mein Material mit GEITLERS Diagnose nicht vollkommen überein. Sie sind „abgerundet quadratisch oder abgerundet zylindrisch, manchmal bis 14  $\mu$  lang“. Außer derart gestalteten fand ich zuweilen flach plattenförmige Heterocysten; solche, die länger waren als 14  $\mu$ , konnte ich an meinem Material nicht selten beobachten: 15—18  $\mu$  war eine häufig wiederkehrende Länge an Fäden aus BEYERINCKSCHER Nährlösung, 18—24  $\mu$  und sogar 27  $\mu$  konnte ich messen — den zuletzt genannten Wert bei der abgestorbenen Heterocyste eines vakuolenreichen Fadens, der einer vierwochenalten Leitungswasserkultur entnommen war.

Fast immer liegen die Heterocysten einzeln im Faden; einige wenige Male beobachtete ich paarweise gelagerte; einmal fielen mir zwei benachbart liegende Heterocysten auf, die nur auf den beiden äußeren Wänden die charakteristischen Verschluckkörper zeigten.

Dauerzellen weisen meine Scytonemen nicht auf; auch das stimmt mit GEITLERS Charakteristik überein (1932, p. 741).

Über die Verzweigung läßt sich übereinstimmend mit GEITLER (1932, p. 775) sagen, daß bei frisch gesammeltem Material eine solche nur spärlich nachweisbar ist. Hormogonien finden sich an meinen Objekten vom natürlichen Standort selten, treten aber unter verschiedenen Kulturbedingungen dann und wann auf.

Standorte: — Mein Material stammt von drei verschiedenen Standorten der Gießener Gewächshäuser. Zwei von diesen waren durch die gärtnerische Behandlung der Häuser täglicher Benetzung ausgesetzt; für den dritten Standort traf dies nicht zu. Am ersten Standort waren die Algenrasen stärker belichtet als am zweiten; dort waren sie Penicillium-grün, hier mit stärkerem Stich ins Grüne; geradezu weißlichgrün möchte ich das Material vom dritten Standort nennen. Die unterschiedliche Färbung der verschiedenen Materialproben geht wohl nicht nur auf die Farbe unseres *Scytonema*, seine Kalkumhüllung und die zwischen den Fäden festgehaltene Luft zurück, sondern auch auf die ihnen oftmals beigemischten fremden Arten: beim ersten Standort handelt es sich um eine fast reine Kultur, bei den beiden anderen um artenreiche Mischkulturen.

Soziologie. — Die von mir untersuchten Rasen stellen eine Mischung von Blaualgen dar; ich fand Oscillatorien (Formenkreis der *Oscillatoria princeps*), *Schizothrix*, *Gloeocapsa*, *Chroococcus*, *Nostoc*; unter diesen Blaualgen war aber das *Scytonema* weitaus vorherrschend; alle anderen traten vereinzelt auf, aber reichlich gelegentlich auf den Kulturplatten. Pilzfäden, die G. SCHMID (1934) für ständige Begleiter luftbewohnender, auf Baumrinden angesiedelter Grünalgen hält, habe ich niemals bemerkt — was nicht überraschen kann, da meine Objekte meist von anorganischem Substrat stammten; wohl aber findet man gelegentlich *Schizothrix*-Fäden, die die des *Scytonema* umschlingen; vielleicht handelt es sich um eine der *Sch. epiphytica* nahestehende Form (vgl. GEITLER, 1932, p. 1099 und die dort zitierte Literatur). Sehr reichlich fand ich zwischen den *Scytonema*-Rasen allenthalben Moosprotonemen. An dem trockenen Standort des Gießener Warmhauses saß *Scytonema* unmittelbar auf niederen Moospflänzchen auf, so daß in diesem Falle nicht mehr von anorganischem Substrat die Rede sein kann.

Künstliche Kultur. — Die morphologischen Kennzeichen unserer Alge an Material der natürlichen Standorte befriedigend zu studieren, ist nicht immer leicht. An künstlich kultivierten Systemen ist vieles leichter zu beobachten.

*Scytonema Julianum* wächst in flüssigen und auf gallertigen Substraten leicht heran. Ich züchtete die Alge in Leitungswasser, destilliertem Wasser, BEYERINCKscher Nährlösung (BEYERINCK, 1901: 0,02 g  $K_2HPO_4$  in 1000 g Wasser mit und ohne Erdezusatz) und anderen Lösungen, zugleich auf Agar-Agar (ohne mineralische Zutaten). Wenn auch die Algen auf allen Nährsubstraten wachsen, so ist es mir doch erst nach Monaten gelungen, dichte Rasen auf großer Fläche der BEYERINCK-Kulturen heranwachsen zu sehen.

## I. Kalkspatbildung.

Was unsere Alge besonders auffallend macht, sind die starken kristallinischen Hüllen, mit welchen sie sich umgibt. Bei Betrachtung zwischen gekreuzten Nikols fallen sie durch die starke Anisotropie ihrer kristallinischen Einheiten auf. Bei Behandlung mit Säuren verschwinden diese unter lebhafter Kohlensäureentwicklung, so daß über ihre Zusammensetzung aus  $\text{CaCO}_3$  keine Zweifel bestehen können.

Die Kalkmäntel haben einen erheblichen Anteil an dem Umfang der *Scytonema*-Fäden, die in nicht verkrusteten Teilen eine Breite von 8,5—12  $\mu$  haben; mit Kalkbelag ihrer Scheiden können sie 9—18  $\mu$  erreichen bei frischem Material, 12—27  $\mu$  bei solchem, das 3 Wochen auf Agarnährböden kultiviert worden war, wobei in jedem Fall die größte Anzahl der gemessenen Fäden einen Mittelwert von 15  $\mu$  Breite aufwies; auf 7 Monate alten Agarkulturen erreichten manche Fäden durch die Mächtigkeit des Kalkbelages eine Breite von 72  $\mu$ .

Die Kristallhüllen haben wechselnde Gestalt; garnicht selten ließ sich feststellen, daß sie den Faden in einer Schicht, deren Mächtigkeit dem Durchmesser der Zellen selbst gleichkommt, überlagert, so daß der Durchmesser eines stark verkrusteten Fadens ungefähr in zwei Dritteln dem Karbonat und nur in seinem mittleren Drittel der lebendigen Substanz angehört. Es würde demnach eine Volumeinheit der Algensubstanz, falls sie durchweg aus so stark umkrusteten Individuen besteht, ungefähr achtmal soviel Karbonatmasse als Zellsubstanz enthalten. Durch diese Reichlichkeit rückt der hier zu besprechende Organismus in die Reihe der gesteinsbildenden, zusammen mit noch manchen anderen Vertretern dieser Familie, vielen Oscillatoriaceen, Rivulariaceen, Nostocaceen u. a. (vgl. P<sub>1A</sub>, 1926, p. 36 ff.).

Die Größe der kristallinischen Einheiten, mit welchen die umkrusteten Fäden bedeckt sind, erreicht oftmals 3  $\mu$ , auf älteren Kulturen sogar 5—7,5  $\mu$ ; sie sind jedoch viel zu klein, als daß auf optischem Wege die Frage: Kalkspat oder Aragonit? entschieden werden könnte. Ein Versuch, die Kriställchen durch Zusatz von  $\text{CO}_2$ -haltigem Wasser (Selterswasser) und  $\text{CaCO}_3$  zum Wachstum anzuregen und dadurch optischen Untersuchungen zugänglicher zu machen, blieb ohne Erfolg. Diese geringe Größe der Kristalle scheint den meisten der kalkbildenden niederen Organismen eigen zu sein. Nur wenige Fälle optisch nachweisbarer Kalkkristalle sind

bekannt: FREY-WYSSLING (1935, p. 159) erwähnt „idealgeformte“, sehr kleine Kalkspathomboeder nur für Fruchtkörper gewisser Myxomceten, und WALLNER (1935, p. 158) hat solche in und auf den Lagern von *Hydrurus olivaceus* RABENHORST feststellen können.

Um die Frage, in welcher Form das Kalziumkarbonat bei unserer Alge vorliegt, zu beantworten, bediente ich mich chemischer Methoden, der sog. MEIGENSCHEN Reaktionen (vgl. W. J. SCHMIDT, 1923, p. 68), welche mit Kobaltnitrat und MOHRSCHEM Salz ausgeführt werden. Unzweideutige Ergebnisse erzielte ich mit MOHRSCHEM Salz (Eisenammonsulfat), das in konzentrierter Lösung zu dem Material gebracht, einen gelblichen Niederschlag gibt, wenn  $\text{CaCO}_3$  als Kalkspat, — einen tiefgrünen, wenn es als Aragonit vorliegt. Bei meinem Versuch trat eine deutlich gelbe Färbung der Hüllen ein, so daß es sich bei den vorliegenden Kristallen um Kalkspat handeln muß. Die nach W. J. SCHMIDT weniger deutliche Reaktion mit Kobaltnitrat konnte bei meinem Material nur einen schwachen rosa Farbton hervorrufen, der vom violetten des Aragonits sich wohl unterscheiden ließe, aber als einziger Beweis kaum ausreichend wäre.

Da die Kalkverkrustung häufig mit einer Ablagerung von Mg verbunden ist (vgl. MÄGDEFRAU, 1932, p. 52), untersuchte ich die Kalkspathüllen meines Materials auf Magnesiumkarbonat und behandelte diese mit den von O. RICHTER (1902) und MOLISCH (1913, p. 53) empfohlenen Mg-Reagenzien; es bildeten sich die von beiden Autoren beschriebenen Magnesiumammonphosphat-Kristalle: Kristallzwillinge, Kreuz- und Sargdeckelformen. Wir erschließen aus ihrem Auftreten, daß die Kalkscheiden unserer Scytonemen auch  $\text{MgCO}_3$  enthalten, wie es neuerdings von MÄGDEFRAU für kalkreiche Meeresalgen (*Lithophyllum*, *Lithothamnion*, *Corallina*) beschrieben worden ist, insonderheit für diejenigen, bei denen das  $\text{CaCO}_3$  als Kalkspat vorliegt.

Es ist nicht schwer, an jugendlichen Zellen und Fadenabschnitten die Entstehung der Kristalhüllen zu verfolgen. Man sieht an jungen Zellen isolierte Kristalle sich entwickeln, welche die Zellen fast stets ringsum in gleicher Weise ausstatten. An Material, das in BEYERINCKSCHEM Lösung unter Einwirkung roten Lichtes gestanden hatte, sah ich einen Faden, dessen kristallinischer Belag auf jüngste Zellen und sogar die teilungsfähige Spitzenzelle überzugehen im Begriff war, auf der dritten Zelle schon ziemlich dicht wurde, die vierte dagegen ausgespart ließ und von der fünften Zelle an sich über die folgenden in normaler Weise ausbreitete (vgl. Abb. 1).

Zur Bildung von Kalkspathüllen sind auch die Heterocysten befähigt. Allerdings fand ich ihr Verhalten recht ungleich: in

manchen Fällen ist ihre Umkrustung nicht anders als die der benachbarten Zellen; andere Male fand ich die kristallinen Beläge über den Heterocysten sehr viel schwächer als über den anderen Zellen (vgl. Abb. 2).

In Abb. 3 ist eine Fadenstrecke dargestellt, deren Heterocyste unverkalkt geblieben ist, so daß in die Kalkhülle des Fadens eine auffallende Bresche geschlagen scheint; neben der kalkspatfreien Heterocyste erscheint der Belag der angrenzenden Zellen besonders reichlich und geradezu aufgewulstet.

Der lockere kristallinische Belag wird allmählich zu derben Hüllen, deren Dickenwachstum aber keineswegs ins Unbegrenzte fortschreitet, sondern bei den Maßen stehen bleibt, die ich oben angegeben habe. Mir ist aufgefallen, daß zuweilen die Umkrustung auf andere Weise erfolgt, indem an einer Flanke des Fadens kristallinische Beläge sichtbar werden, die andere Flanke aber zunächst noch unverkalkt bleibt (vgl. Abb. 4). Von der hier ausnahmsweise lokal bleibenden Ca-Abscheidung und den bei ihr bemerkbaren „Kondensationszentren“ auf Bakterien zu schließen, welche die Kalkabscheidung bewirken (vgl. GEITLER, 1932, p. 74), liegt meines Erachtens kein Anlaß vor. Ich vermag jedoch nicht anzugeben, ob

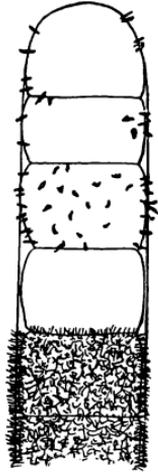


Abb. 1. Entstehung der Kalkspathüllen an jungen Fadenabschnitten (BEYERINCKSCHE Nährlösung).

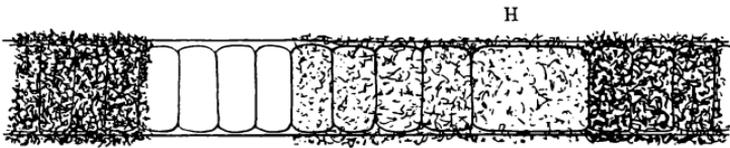


Abb. 2. Dünnere Kristallbelag auf der Heterocyste (H) einer interkalaren Wachstumszone (BEYERINCKSCHE Nährlösung mit Erdezusatz).

innere Bedingungen diese Lokalisation der Kristallbildung veranlassen, oder ob ungleichartige Angriffe der Außenwelt sie bedingen. Welch starken Einfluß die äußeren Bedingungen auf die Kalkspatumhüllung gewinnen können, werden wir in einem späteren Abschnitt noch darzutun haben.

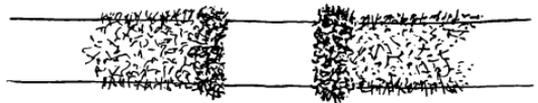


Abb. 3. Unterbrechung des Kristallmantels durch eine nicht umkrustete Heterocyste (BEYERINCKSCHE Nährlösung).

Alles bisher Gesagte bezieht sich auf die vom Material der natürlichen Standorte gewonnenen Proben und auf diejenigen, die als Luftalgen auf künstlichen Kulturen gezüchtet worden waren. Wichtig ist diese Feststellung, weil unser *Scytonema* nur bei emerser Lebensweise sich mit Karbonat umkrustet; submerse Fäden bleiben krustenfrei. Wir werden später bei Behandlung der Wachstumsgeschichte von dieser Wirkungsweise noch zu sprechen haben, die manche Einzelheiten der Entwicklungsgeschichte uns beurteilen helfen wird.

Aus der Tatsache, daß selbst Zellen, die mehr als 1 mm vom Substrat entfernt sind, so stark verkalken, ist zu folgern, daß in den Fäden von *Scytonema* auf weite Strecken hin reichlicher Mineralstofftransport erfolgt. G. SCHMID (1921) hat auf die hohe Durch-

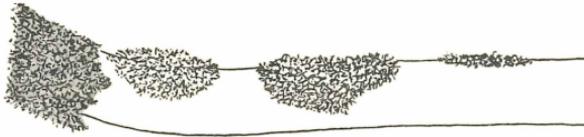


Abb. 4.

Lokal bleibende Kalkspatabscheidung (frisches Material).

lässigkeit der Querwände der von ihm untersuchten Oscillarien hingewiesen; ähnliches gilt wohl für die der Scytonemen. Beiträge zur Erkenntnis des Ca-Transportes in den *Scytonema*-Fäden bringt die Erscheinung der Guttation. Am besten beobachtete ich diese an Agarkulturen, die in einer heliotropischen Kammer sich entwickelt und in die Luft wachsende Fäden gebildet hatten. An diesen guttieren die Spitzen reichlich; am äußersten Ende der Fäden hängt je ein Tropfen, dessen Durchmesser in den von mir beobachteten Fällen das zwei- bis dreifache des Fadendurchmessers betrug. Die Guttationstropfen waren zu klein, als daß ich sie auf ihren Gehalt an Kalzium hätte untersuchen können; ich gehe wohl mit der Vermutung nicht fehl, daß sie  $\text{CaCO}_3$  gelöst enthielten, und daß die Kalkspatkristalle vom Guttationswasser sich herleiten. In vielen anderen Kulturen habe ich nach Guttationstropfen umsonst gesucht, obwohl mächtige Kristallhüllen an den Spitzen der Fäden vorhanden waren; vielleicht bringen die Kristallbeläge eine schnelle kapillare Ausbreitung des Guttationswassers zustande, falls die Guttation überhaupt so reichlich vor sich geht, daß es zur Tropfenbildung kommt. Darüber, ob lokale Anhäufungen von Guttationswasser die ebenfalls lokale Anhäufung von Kalkspatkrusten herbeizuführen oder zu fördern vermag, wage ich mich nicht zu äußern.

## II. Wachstumsgeschichte.

### A. Verhalten der Kalkspathüllen.

Unsere nächste Aufgabe sei: über die Wachstumsgeschichte unseres *Scytonema* näheres zu ermitteln. Wir wollen uns um die Frage bemühen, wo und unter welchen Umständen die Zellen der Fäden sich teilen, und welchen Einfluß äußere Bedingungen auf ihr Wachstum haben.

Die beschriebenen Karbonathüllen der Scheiden gewinnen auch für die Untersuchung entwicklungsgeschichtlicher Fragen besonderes Interesse und geben uns ein ausgezeichnetes Mittel an die Hand, das Alter der Fäden und einzelner Fadenstrecken zu beurteilen und Schlüsse auf ihre Entwicklungsgeschichte zu ziehen.

GEITLER (1932, p. 741) äußert sich über die Wachstumsgeschichte der Scytonemen dahin, daß er Scheitelmeristeme annimmt, die er aus der an der Spitze der Fäden vorherrschenden Kürze der Zellen und einer

dort festzustellenden Verbreiterung der Fäden erschließt. Außer von Spitzenwachstum ist bei GEITLER noch von interkalarem Wachstum die Rede.

Seine Beobachtungen kann ich bestätigen. Die Untersuchung der Karbonathüllen gibt uns die Möglichkeit, GEITLERS Mitteilungen über die Wachstumsweisen in einigen Punkten zu ergänzen.

Spitzenwachstum. Das Spitzenwachstum der *Scytonema*-Fäden erschließe ich aus denjenigen Bildern, in denen man an den Enden der Fäden eine nach der Spitze hin immer dünner und lockerer werdende Kalkspathülle antrifft (vgl. Abb. 5). Diese Ausbildungsweise läßt keinen Zweifel, daß die Spitzenanteile der Fäden die jüngsten sind, daß also Spitzenwachstum stattgefunden hat.

Sowohl die auf Agarplatten kultivierten Algen als auch die den Lösungen entnommenen lieferten reichliches Material zur Beobachtung des Spitzenwachstums, die durch die Verkrustung der Fadenenden (vgl. Abb. 6a) besonders leicht gemacht ist. Nach dem oben Gesagten kommen für alle Untersuchungen, die sich auf die Kalkhüllen beziehen, nur die aus dem wasserreichen Substrat auftauchenden Fadenspitzen in Betracht, da die submersen kalkfrei bleiben.

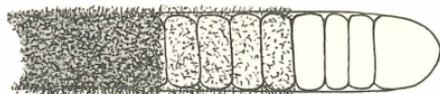


Abb. 5. Fadenende von *Scytonema Julianum*. Die Kalkspathülle wird nach der Spitze hin lockerer und endigt über der fünften Zelle (BEYERINCKsche Nährlösung).

Die einheitlichen Kalkhüllen der Fadenspitzen von Material aus Agar- und Flüssigkeitskulturen geben uns die Möglichkeit, die Leistung der apikalen Wachstumszonen zu beurteilen. Ihre Länge kann sehr beträchtlich werden; 1,5 mm sind keine Seltenheit.

Auch auf die Frage nach einer Polarität dieser Fäden und ihrer Kalkspatbildung können uns umkrustete Fadenspitzen Antwort geben. Isoliert liegende Algen, die in ihrer Gesamtlänge übersehbar sind, weisen, wenn ihre Spitzen überhaupt verkrustet sind, an beiden Enden Kalkhüllen auf.

Interkalares Wachstum. Zum Spitzenwachstum kommt das interkalare Wachstum, das unter denselben Bedingungen wie jenes auftritt und vorzugsweise an den auf Agar kultivierten Scytonemen studiert wurde.

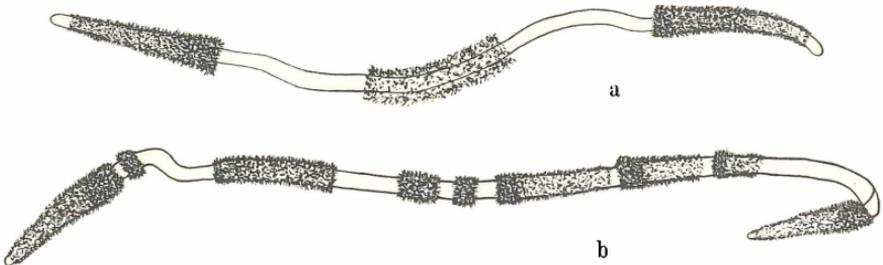


Abb. 6a u. b. a Faden mit charakteristischer Verkrustung der beiden Enden. In der Mitte die alte Kalkspathülle als einheitliches Stück (Agarkultur). b Faden mit mehreren Kalkspatstücken von wechselnder Länge (Agarkultur).

Interkalares Wachstum spielt sich oftmals an mehreren oder zahlreichen Stellen eines und desselben Fadens ab. Die Kalkspathüllen verraten interkalares Wachstum in besonders sinnfälliger Weise dann, wenn gleichmäßig umkrustete Fäden, deren mineralische Umhüllung erkennen läßt, daß sie bisher an der Luft sich entwickelt haben, in Wasser oder Nährlösung geraten und sich hernach in der Weise verlängern, daß ihre kristallinen Hüllen in mehrere Stücke bersten. Zwischen diesen Fragmenten werden kurze oder lange nackte d. h. kristallfreie Fadenstrecken sichtbar werden.

Wenn aber interkalares Wachstum sich an der Luft betätigt, so liefert es neue Fadenstrecken, die ihrerseits sich alsbald umkrusten. Auch von solchen Fäden können wir die Länge der durch interkalares Wachstum entstandenen Strecken ablesen; diese werden auch hier wieder von Karbonatkriställchen bedeckt sein, und zwar um so dichter, je älter die Zellen sind. Wie die Kalkhüllen der durch Spitzenwachstum entstandenen Fadenabschnitte sich nach der

wachsenden Spitze zu immer mehr verjüngen, so entstehen auch hier an den durch interkalares Wachstum entstandenen Binnenstücken des Fadens kegelförmige Kalkspathüllen; wo die Spitze des Kegels liegt, haben wir die jüngsten Zellen der in Frage kommenden Fadenstrecken zu suchen. Stellen die interkalaren meristematischen Zonen ihr Wachstum ein, so schwindet allmählich der Unterschied zwischen jungen und alten Fadenstrecken, indem auch die zuletzt entstandenen sich reichlich mit Kalkspat beladen; alsdann sieht man die ganzen Fäden kräftig umkrustet. Aufschluß über ihre Wachstumsgeschichte gibt uns aber auch dann noch der Umstand, daß die Kalkhülle rhythmisch mächtiger und schwächer wird (vgl. Abb. 7), bis nach weiterer Steigerung der Kalkspatablagerung auch diese Unterschiede schwinden.

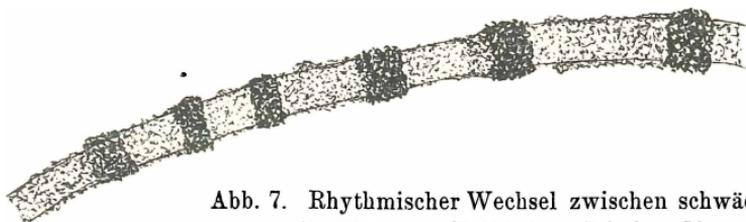


Abb. 7. Rhythmischer Wechsel zwischen schwächerem und stärkerem Kalkbelag (frisches Material).

Die wechselnde Zahl, in der die Kalkspathüllen auftreten, und deren verschiedene Lage (vgl. Abb. 6 b) legen uns die Frage vor, ob zwischen den Wachstumszonen eines Fadens und den dadurch entstandenen Kalkspatfragmenten Beziehungen bestehen zu seiner Länge. Meine Messungen ergaben Werte, nach denen eine bestimmte Regel aufzustellen nicht möglich ist. Wohl läßt sich sagen, daß lange Fäden eine größere Zahl interkalärer Wachstumszonen aufweisen — ich zählte häufig 10—13 —, kurze aber damit nicht an letzter Stelle zu stehen brauchen, sondern die Fäden mittlerer Länge mit der Zahl ihrer Kristallmantelstücke übertreffen können.

Über die Länge der Kalkhüllen ist folgendes zu berichten: die der Fadenenden übertreffen die Kalkspatfragmente der interkalaren Wachstumszonen beträchtlich, sie können zwei- bis achtmal so lang werden wie die letzteren. In der Mächtigkeit des Kristallbelages unterscheiden sich aber die Hüllen zugunsten der interkalaren Bruchstücke, indem ihr Kalkbelag an seiner breiten Kegelbasis den der apikalen Kalkhüllen übertrifft.

Wie verhalten sich benachbarte Fadenteile zueinander hinsichtlich des Wachstums und der Richtung, in der dieses erfolgt?

Ich will versuchen, an Hand der Verkrustungsformen einiges zur Klärung dieser Frage beizutragen. Ich verwendete zu diesen Untersuchungen Material, das in geeigneten Lösungen kultiviert wurde, und Agarkulturen. Wenig geeignet erwiesen sich bei dieser Fragestellung Fäden, deren Kristallhüllen als Ringe und Zylinder ausgebildet sind, um so besser dagegen solche, bei welchen kegelsegmentförmige oder spindel- und sanduhrartig geformte Kalkspat-

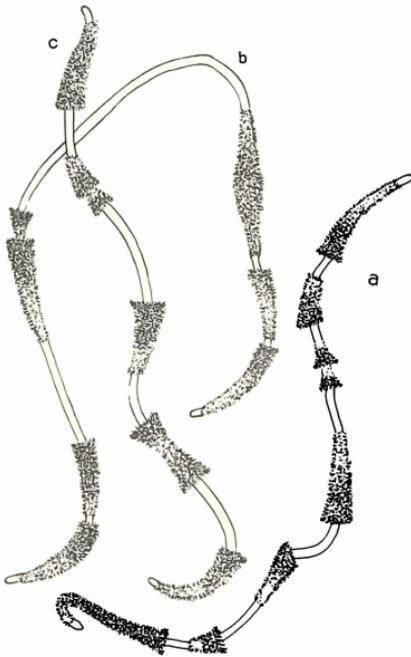


Abb. 8 a—c. a Konische Verkrustungsformen (Agarkultur). b Doppelkegel oder Spindelform der Kalkspathülle neben einfachen Kegelsegmenten (Agarkultur). c Sanduhrartige Form des Kalkbelages neben einfachen Kegelsegmenten (Agarkultur).



Abb. 9. Kalziumfreie Fadestrecke zwischen den Spitzen zweier Kegelsegmente (8 Tage in Mörtelabkochung).

fragmente auftreten. Die konische Inkrustation, der wir am häufigsten begegnen, ist in Abb. 8 a schematisch dargestellt; wir sehen hier konische Kalkspathüllen gleich den früher beschriebenen Ringen und Zylindern zuweilen isoliert liegen, was auf anhaltendes interkalares Wachstum schließen läßt, oder durch Stillstand des Wachstums und anhaltende Kalkablagerung allmählich zusammenstoßen.

Die Kegel und Kegelsegmente der Kalkspathüllen sind nun fast immer derart orientiert, daß die Spitzen der Kegel den Fadenspitzen

zugewandt sind, und man an Fäden, die an beiden Enden sich verlängern, zwei Gruppen von Kegeln entstehen sieht, die alle ihre Basen einem zwischen ihnen auf der Strecke des Fadens liegenden Punkte zuwenden. An diesem Punkt sieht man zuweilen zwei Kegel aneinanderstoßen und sich zu einem Doppelkegel oder einer Spindel verbinden (vgl. Abb. 8 b).

Die Höhe der Kegel kann auch in einem Faden stark wechseln; der Punkt, der den Wechsel der Orientierungsrichtung der Kegel bedeutet, teilt den Faden keineswegs in zwei gleich lange Stücke (vgl. Abb. 8 b).

Besonderes Interesse verdienen nun diejenigen Fälle, in denen zwei benachbarte Kalkspatkegel nicht ihre Basen zusammenlegen, sondern mit ihren Spitzen einander gegenüberstehen, so daß sie sich zu sanduhrähnlichen Formen verbinden, wie sie in Abb. 8 c schematisch dargestellt sind. In selteneren Fällen sind die einander zugewandten Spitzen der Kegel noch durch einige unverkalkte Zellen voneinander getrennt (vgl. Abb. 9). Die Betrachtung der Zeichnungen lehrt, daß hier die in früher abgebildeten Schemen erläuterten Verhältnisse sich zweimal wiederholen. Der in Abb. 8 c dargestellte Faden besteht aus zwei, hinsichtlich ihrer Wachstumsgeschichte und ihrer Kalkspatbildung selbständigen Hälften, die dort aneinander rühren, wo wir den Isthmus der Kalkspatsanduhr gefunden haben. Morphologisch eine Einheit, verhält sich ein solcher Faden wachstumsphysiologisch wie eine Gruppe von zwei Fäden. Diese Auffassung findet vielleicht eine Stütze in dem Verhalten hormogonienbildender Cyanophyceen vor der Fragmentierung der Fäden und in den Mitteilungen HARDERS (1918, p. 193) über die Selbständigkeit, die bewegungsphysiologisch die Hälften eines Fadenstückes erlangen können.

## B. Verhalten der Zellen.

Nicht nur aus dem Verhalten der Kalkspathüllen, sondern auch aus dem der Zellen selbst lassen sich Einsichten in die Wachstumsgeschichte der *Scytonema*-Fäden gewinnen.

GEITLER (1932) mißt allen Scytonemataceen Spitzenwachstum und interkalares Wachstum zu und spricht besonders bei Kennzeichnung der Gattung *Scytonema* (p. 742) von einer Scheitelzelle und den unter ihr liegenden meristematischen Zellen; er nimmt also an, daß auch die äußerste Zelle der Fäden teilungsfähig ist.

Die Beschaffenheit der Scheitelzelle und des nach innen folgenden Meristems ist folgende: die Scheitelzelle zeichnet sich durch

ihre helle Farbe aus, zugleich durch die Klarheit ihres Inhalts; ihr Farbton ist niemals blaugrün, sondern gelblich oder blaß gelbgrün. Daß die Spitzenzelle der Fäden den Charakter einer Scheitelzelle hat, läßt sich durch unmittelbare Beobachtung feststellen: sie teilt sich. Das von ihr abgegebene Segment gleicht in seiner cytologischen Beschaffenheit der Scheitelzelle selbst. Es ist zunächst flach, seine Höhe beträgt dann ungefähr  $\frac{1}{3}$  der Scheitelzellenhöhe. Nach Wachstum in der Längsrichtung tritt Teilung der Segmente ein. Bei diesen folgenden Teilungsschritten macht sich eine Änderung in der Beschaffenheit des Zellenleibes bemerkbar: die Zellen sind stark gekörnt und nehmen einen Stich ins Blaugrüne an. Je weiter die Zellen von der Scheitelzelle entfernt liegen, um so kräftiger wird ihre blaugrüne Tönung, so daß der Faden schließlich an seiner fünften oder sechsten Zelle seine endgültige Färbung annimmt. Einige Zellen später ist auch ihre Länge zur endgültigen geworden.

Es ist schwer zu sagen, wie oft die Segmente der *Scytonema*-Scheitelzellen imstande sind sich zu teilen. An manchen Fäden sieht man deutlich die Zellen in Gruppen von zwei oder vier Individuen liegen; nach jeder zweiten oder vierten Zelle ist die Einkerbung im Zellenprofil besonders kräftig. Ich verweise in diesem Zusammenhang auf Abb. 5, in der die Segmentierung auch durch die verschiedene Stärke des Kristallbelages deutlich zum Ausdruck kommt. Ich zweifle nicht, daß die Zweier- und Vierergruppen Abkömmlinge einer Segmentzelle sind; demnach müssen also die Segmentzellen zu mindestens zwei weiteren Teilungen befähigt sein. SCHWENDENER (1898, p. 73) stellt für Rivularien fest, daß aus einer Zelle 8—16 Tochterzellen hervorgehen können; ich halte es für wenig wahrscheinlich, daß bei unserem *Scytonema* so große Teilungsfolgen im Spiele sind. G. SCHMID (1921, p. 577) spricht von einer Segmentierung der von ihm untersuchten *Oscillatoria*-Fäden. Offenbar liegt mit den von ihm beschriebenen Segmenten analoge Gruppenbildung vor, wie wir sie als Zweier- und Vierergruppen soeben für *Scytonema* erwähnt haben. Nach G. SCHMID kann man die Segmente durch Chloralhydrat und starke Chromsäurelösungen nachweisen. Bei eigenen Versuchen mit denselben Reagenzien vermochte ich keine größere Gruppe als die aus vier Zellen zusammengesetzten sichtbar zu machen.

Die in einer Vierergruppe vereinigten Zellen, die wir auf eine Segmentzelle zurückgeführt haben, sind gleich alt, und diejenigen Eigenschaften, die mit zunehmendem Alter in leicht erkennbarer Weise sich verändern, sind in den Zellen einer Vierergruppe völlig gleich

ausgebildet. Eine Bestätigung unserer ontogenetischen Deutung bringen diejenigen Fälle, in denen man die Zellen benachbarter Vierergruppen voneinander wesentlich verschieden findet. KOHL (1903) hat eine Fadenspitze von *Tolypothrix lanata* abgebildet (Taf. a, Fig. 18), deren Zellen, von der Spitze ab betrachtet, ihre cytologischen Charaktere (Gehalt an Zentralkörnern) stetig verändern. Eine solche Stetigkeit kommt den von mir beschriebenen Zellenreihen bemerkenswerterweise nicht zu. Wie die Änderung der cytologischen Charaktere vierergruppenweise fortschreitet, lehrt in manchen Fällen auch die Scheide. An kristallfreien Fadenstücken ist an ihr nicht selten ein Farbwechsel zu beobachten, derart, daß sie über der ersten Vierergruppe durchsichtig und farblos ist, von der zweiten an in einen gelblichen Ton übergeht und mit Beginn der nächsten Vierergruppe, also der neunten Zelle des Fadens einen ausgesprochen rostbraunen Ton annimmt.

Wir haben bisher die meristematischen Zellen der Fadenspitzen beschrieben. Ich habe versucht festzustellen, ob auch die sich teilenden Zellen der interkalaren Wachstumszonen ähnliche cytologische Eigenschaften haben wie die der Spitzenmeristeme. So klare und pigmentarme Zellen wie an diesen habe ich an den interkalaren Zonen nicht beobachten können, so daß man für diese Teilungsfähigkeit und Alter — abgesehen von der bereits behandelten Kalkspatumkrustung — nur aus den Dimensionen der Zellen erschließen kann. Die Bildung von Schlingen, die oftmals der Scheinverzweigung der Fäden vorausgeht, führt GEITLER (1932, p. 742) auf die Teilungsfähigkeit einer Initiale zurück und findet bei dieser dieselben cytologischen Charaktere wie bei den blassen Zellen der Spitzenmeristeme. Ich habe an meinem Material diese Beobachtung nur einmal bestätigen können.

Wiederholt ist mir aufgefallen, daß unmittelbar an den Zonen interkalaren Wachstums Heterocysten liegen (vgl. Abb. 10). Andererseits sind Fälle nicht selten, in denen Scheinverzweigungen mit großer Regelmäßigkeit in der Mitte der von zwei Heterocysten begrenzten Fadenstrecken sich vollziehen.

Die Fäden des *Scytonema Julianum* verlängern sich durch Tätigkeit der apikalen und interkalaren Meristeme namentlich in BEYERINCKscher Lösung, aber auch auf Agarplatten recht schnell. Der tägliche Zuwachs läßt sich leicht feststellen; er beträgt als Durchschnittswert für drei Fäden  $66 \mu = 22$  Zellen, wobei eine durchschnittliche Zellenlänge von  $3 \mu$  den Berechnungen zugrunde gelegt ist. Über die Zahl der an den Zuwachswerten beteiligten Meristeme

vermag ich keine Angaben zu machen, da die hierzu notwendigen Kalkspatmarken an den Binnenstrecken dieser Fäden noch fehlen; wir dürfen aber mit Sicherheit für die meisten Fäden mehrere Wachstumszonen annehmen.

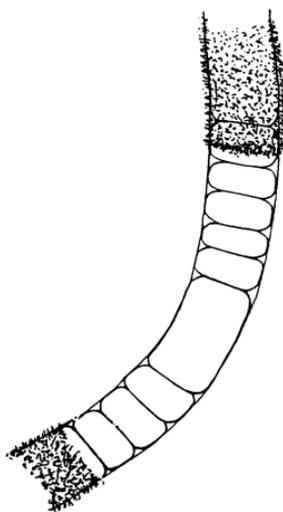
Um zu erfahren, was ein Meristem an Wachstum zu leisten imstande sein kann, verfolgte ich zunächst an einem dem Substrat aufliegenden Faden die Längenzunahme seiner mit Kalkhülle versehenen Spitze. Diese Messungen ergaben für elf Tage einen Zuwachs von  $576 \mu = 192$  Zellen, 17 Zellen also durchschnittlich für einen Tag. Zur Feststellung des von interkalaren Meristemen betätigten

Wachstums wählte ich Verzweigungsstellen der Fäden, an denen der Kalkmantel soeben geborsten war, und verfolgte das Wachstum der neu gebildeten Seitenfäden während elf Tagen. Die Zuwachswerte kommen denen der Spitzenmeristeme annähernd gleich, erreichen aber in den beobachteten Fällen doch nie deren Höchstwerte: sie liegen zwischen  $270 \mu$  und  $540 \mu = 90 - 180$  Zellen, woraus sich ein täglicher Zuwachs von 8—16 Zellen ergibt.

Daß Wachstum noch möglich ist nach einem längeren Zustand der Ruhe, beweisen die beiden letztgenannten Messungen; sie wurden an Agarkulturen ausgeführt, die 14 Tage vollkommen ausgetrocknet und danach vorübergehend mit BEYERINCKSCHER Nährlösung überschwemmt worden waren.

Am fünften Tage nach der Bewässerung

Abb. 10. Heterocyste innerhalb einer interkalaren Wachstumszone (BEYERINCKSCHE Nährlösung mit Erdezusatz).



wurde mit den Messungen begonnen. Wir erschließen aus dem Phänomen des neu einsetzenden Wachstums einen hohen Grad von Resistenz gegen lang anhaltende Trockenheit, die wir auch in der Fähigkeit, an trockenen Standorten zu leben, bei diesen Organismen bestätigt finden.

Über den Einfluß von Licht und Dunkelheit auf das Wachstum unserer Scytonemen läßt sich sagen, daß völlige Dunkelheit wachstumshemmend wirkt, ja sogar vorzeitiges Absterben herbeiführen kann. Ich beobachtete letzteres an Dunkelkulturen in BEYERINCKSCHER Lösung, die gegenüber gleichaltrigen, noch gut erhaltenen Hellkulturen sehr früh zugrunde gingen. Diffuses Licht scheint für *Scytonema Julianum* das Wachstumsoptimum zu bedeuten; aber auch

Helligkeit und selbst Sonnenbestrahlung beeinträchtigen den Organismus keineswegs ernstlich in seinem Wachstum: wir sehen dieses kaum merklich zurückbleiben hinter dem im diffusen Licht erfolgten.

### C. Wachstumsrichtung.

Über die Richtung, in der die Fäden von *Scytonema* wachsen, läßt sich nicht viel sagen. Daß die rechtwinklige Biegung der Fäden an den Stellen unechter Verzweigung einer durch die Raumverhältnisse ergebenen Zwangsform entspricht, ist klar. Schneckenformen, wie sie GARDNER (vgl. GEITLER, 1932, p. 963) für *Oscillatoria articulata* var. *circinata* abbildet, habe ich gelegentlich auch bei meinen *Scytonemen* beobachtet, insbesondere bei den zu neuem Wachstum angeregten Agartrockenkulturen; ich kann aber auch in diesen Schneckenformen nichts anderes als Zwangsbildungen erkennen. Auch die sog. kleinlockigen Wuchsformen der Cyanophyceen (R. FECHNER, 1915, p. 298) gehören in diesen Zusammenhang. Für *Anabaena*-Arten, *Anabaenopsis MILLERI* u. a. (vgl. GEITLER, 1932, p. 807) wird schraubiges Wachstum angegeben, das sich anscheinend in die Ebene als Schneckenwuchsform projizieren kann; den *Scytonema*-Fäden ist solches Wachstum im allgemeinen fremd; einige Male fand ich allerdings auch bei ihnen Schraubenbildung bei Luftwachstum; vielleicht liegen Thigmotropismen vor (vgl. KÜSTER, 1935, p. 452), bei deren Zustandekommen die Kalkspatkryställchen vermutlich nicht unbeteiligt sind; oder es handelt sich um Auswirkung einer auch unserem *Scytonema* eigenen schraubigen Struktur, auf die wir später noch zurückkommen werden.

Nach PRINGSHEIM (1912, p. 91) können sich Oscillatorien nur an festen Körpern aufrichten „weil sie viel zu wenig Steifheit besitzen, um selbst im Wasser sich in einer bestimmten Lage halten zu können“. Die von PRINGSHEIM vermißte Steifheit fehlt nun unseren *Scytonemen* keineswegs: die aus feuchtem Substrat in Luft auftauchenden Fadenspitzen widerstehen unter dem Mikroskop auch dem deformierenden Einfluß des Luftzuges recht wohl; sie verdanken diese Rigidität wohl nicht dem Turgor, sondern ihren festen Bestandteilen: Membran, Scheide und Kalkspathüllen. Ich erschließe dieses aus der Formbeständigkeit, die aufgerichtete Fäden auch nach Behandlung mit Osmiumsäuredämpfen noch aufzuweisen hatten.

Gerichtetes Wachstum, dessen Ursachen nicht bekannt sind, beschreibt SCHWENDENER (1898, p. 71) für *Rivularia*; vergleichbares habe ich an meinem Material nicht bemerkt.

Die Fähigkeit, an den Glaswänden der Kulturgefäße sich emporzuschieben — und zu „klettern“ —, scheint unseren *Scytonemen* zu fehlen.

Lassen sich für *Scytonema* Richtungsbewegungen feststellen, die auf Licht- oder andere uns bekannte äußere Einwirkungen zurückgehen?

A. Phototropismus. Für epiphytisch lebende *Chamaesiphon*-Arten nimmt GEITLER (1931, p. 420) Fähigkeit zu phototropistischen Krümmungen an. Bei Prüfung des *Scytonema* verfuhr ich in der Weise, daß ich Kulturen auf Agarplatten in phototropische Kammern brachte. Bei geringem Lichtzutritt machte sich nach ungefähr zehn Tagen bei allen vom Substrat sich aufrichtenden Fäden eine positiv phototrope Krümmung ihrer mit dichten Kristallhüllen versehenen Spitzen bemerkbar. Es ließ sich bei einigen dieser aufgerichteten Fäden sogar eine rechtwinklige Ablenkung ihrer Enden beobachten, während die dem Nährboden aufliegenden *Scytonemen* jegliche Wirkung des Lichtreizes vermissen ließen. Auch an Agarkulturen, die längere Zeit ruhig gestanden hatten und dabei voller Sonnenbestrahlung ausgesetzt waren, konnte ich deutlich nach dem Licht gerichtetes Wachstum der Spitzen aller Fäden feststellen.

B. Aerotropismus. Stärker als der Lichtreiz scheint auf *Scytonema Julianum* der Reiz zu wirken, der die Alge zwingt, mit ihren Fadenenden vom wasserreichen Substrat weg zu wachsen. Wir vermuten in diesen Wachstumserscheinungen eine Äußerung des Aerotropismus. Auf Agarkulturen konnte ich die Fäden, nachdem sie eine gewisse Längenzunahme erfahren hatten, sich positiv aerotrop aufrichten sehen, eine Wiederholung dessen, was wir an den natürlichen Standorten verwirklicht finden, und eine Bestätigung dafür, daß die Bezeichnung „Luftalge“ für *Scytonema Julianum* zu Recht besteht. Das Aufrichten der Fadenenden erfolgt in einem spitzen Winkel, der allmählich stumpfer wird und sich einem rechten nähern kann. Besonders auffallend ist dieses stark ausgeprägte aerotrope Wachstum bei emers lebenden Fäden von Flüssigkeitskulturen. Die umkalkten Fadenspitzen erreichen dort eine Länge von 900  $\mu$ ; sicher würden die Messungen noch höhere Werte ergeben, wenn die Fadenenden in ihrer ganzen Länge der Untersuchung zugänglich und meßbar wären; auf zwei Monate alten Agarkulturen konnte ich 1,5 mm lange aufgerichtete Fadenenden messen.

Von *Campylonema* ist bekannt, daß die Fäden vom Substrat aufsteigend an beiden Enden sich rechtwinklig umkrümmen können (SCHMIDLE, 1900, p. 181; GEITLER, 1932, p. 705); auch hier haben

diese aufgerichteten Fadenenden eine Länge von  $1\frac{1}{4}$  mm. Ein ähnliches Verhalten wird für *Tolypothrix* angegeben. Ob es sich dabei um Dinge handelt, die mit Aerotropismus identifiziert werden können, vermag ich nicht zu entscheiden.

C. Geotropismus. Ob die soeben beschriebene Wachstumsrichtung unserer Scytonemen allein auf Aerotropismus zurückgeführt werden kann, oder ob auch Geotropismus beteiligt ist, versuchte ich dadurch zu ermitteln, daß ich Agarkulturen mit ihrer Oberfläche dem Erdmittelpunkt zuwandte, andere auf die Schmalseite der PÉTRI-Schale stellte. Das Ergebnis dieser Versuche, die unter Ausschaltung jeglichen Lichtreizes ausgeführt wurden, war eindeutig zugunsten des positiven Aerotropismus. Die Fadenenden strebten in beiden Fällen vom Agar weg, ohne eine Ablenkung durch die Erdschwere zu erfahren.

### III. Zellenleib.

Auf den nachfolgenden Seiten werden wir versuchen, einige Angaben über den Zellenleib von *Scytonema Julianum* zusammenzustellen, und werden uns dabei hauptsächlich der Schilderung pathologischer Vorgänge und Strukturen zuwenden.

#### A. Schrumpfung, Plasmolyse, Kollaps.

Das Verhalten von *Scytonema*-Zellen in hypertonischen Lösungen macht uns mit vielen bemerkenswerten Erscheinungen bekannt.

Namentlich G. SCHMID (1923, p. 379) hat sich eingehend mit der Kontraktion und Kontraktilität der Oscillatorien befaßt. Beim Eintrocknen verkürzen sich die Fäden um viele Prozente ihrer Länge, und dieselbe Kontraktion erhält man bei der Behandlung der Objekte mit hypertonischen Lösungen.

Seine Mitteilungen veranlaßten mich, ähnliche Versuche mit *Scytonema* anzustellen. Bei diesen zeigte sich, daß in hypertonischen Lösungen und oftmals bereits in solchen von geringer Hypertonie die Fäden sich unregelmäßig krümmen, oftmals aber sich zu regelmäßig gebauten Schrauben umgestalten. Regelmäßig nenne ich die Schrauben deswegen, weil die sehr steilen Umgänge eines Fadens stets denselben Neigungswinkel haben, und der Raum, den die Schraubengänge umhüllen, überall die gleiche Breite aufweist. Ich beobachtete stets nur links gewundene Schrauben mit ein bis drei Umgängen.

Die schraubige Deformation ist der Ausdruck einer Struktur, die bei vielen Cyanophyceen in verschiedenen Merkmalen zum Ausdruck kommen kann: schraubige Struktur der Scheide wird für *Lyngbya stagnina* (SKUJA, vgl. GEITLER, 1932, p. 1066) angegeben; schraubige Zellenformen sind für *Spirulina* und zahlreiche andere bekannt u. a. m.

So starke Verkürzungen der Längsachse, wie sie G. SCHMID a. a. O. für die Längsachse von *Oscillatoria Jenensis* beschrieben hat, habe ich für *Scytonema* niemals feststellen können. Vielleicht ist die feste Scheide in dem Sinne wirksam, daß in hypertonischen Lösungen keine starke Verkürzung erzielt werden kann. Bei der schraubigen Deformation meiner Fäden scheint es sich nicht nur um eine Entquellung des Protoplasmas, von der später noch die Rede sein wird, und eine Entspannung der Zellenhäute zu handeln, sondern auch um eine Entquellung der Scheide. Anders als vermutungsweise auf diese Fragen einzugehen, muß ich mir versagen, da mein *Scytonema*-Material für ihre Prüfung nicht sonderlich geeignet zu sein scheint. Wie sich Fäden verhalten, die sich unter dem Einfluß wasserentziehender Mittel streckenweise vom Scheidenzylinder lösen, werden wir später hören.

Krümmungen und Tordierungen der *Scytonema*-Fäden erhielt ich bereits in  $\frac{1}{8}$  n Lösungen. Die Untersuchung dieser und der später noch geschilderten Erscheinungen wird durch das wechselvolle Verhalten der *Scytonema*-Fäden erschwert. Sehr zahlreiche Präparate habe ich mit hypertonischen Lösungen der verschiedensten Konzentrationen behandelt, ohne auch nur andeutungsweise von der schraubigen Deformation der Fäden etwas bemerken zu können.

Über die Plasmolyse der Cyanophyceen haben sich bereits zahlreiche Autoren geäußert und zwar mit so differenten Angaben, daß wir noch nicht in der Lage sind, über Eintreten und Ausbleiben der Plasmolyse bei den Zellen der Cyanophyceen uns ein zusammenfassendes Urteil zu bilden (vgl. G. SCHMID, 1923, p. 388; KÜSTER, 1929, p. 36): manche Autoren haben kräftige Plasmolyse an Cyanophyceen erzielen können (A. FISCHER, 1891, p. 42; F. BRAND, 1903; G. SCHMID a. a. O.), während andere umsonst nach plasmolytischer Kontraktion der Zellen suchten (A. BORZI, 1886, p. 28). KÜSTER (1929 a. a. O.) sah an den vakuolenreichen Zellen des Schwanzendes der *Rivularia*-Fäden starke Plasmolyse eintreten und vermißte sie bei den plasmareichen Zellen am Kopfende derselben Fäden.

Die von mir untersuchte Alge gehört zu denjenigen, an denen sich Plasmolyse leicht hervorrufen läßt. In n und 2 n  $\text{KNO}_3$ -Lösungen

tritt augenblicklich deutlich wahrnehmbare Kontraktion des Zellenleibes sowohl in den Heterocysten als auch in den blaugrünen Zellen ein. Bemerkenswert ist freilich, daß nicht nur benachbarte Fäden derselben Kultur sich verschieden verhalten, indem manche von ihnen in der gleichen Lösung, die andere zur Plasmolyse bringt, unverändert bleiben; sondern daß auch in einem Faden plasmolysierte und nicht-plasmolysierte Zellen miteinander wechseln — derart, daß Gruppen von plasmolysierten Zellen durch eine, zwei oder mehrere nicht plasmolysierte voneinander getrennt bleiben. Die Plasmolyseform wechselt. Daß die blaugrünen Protoplasten sich zu einer Kugel kontrahierten, habe ich auch in sehr starken hypertонischen Lösungen nicht beobachten können — ebensowenig wie frühere Autoren (vgl. G. SCHMID a. a. O.). Entweder der Protoplast behält nach Loslösung von der Membran die Form eines kurzen Zylinders, oder er erscheint unregelmäßig eingedellt, zu Stechapfelformen neigend. Schwache Plasmolyse



Abb. 11. Schwach plasmolysierte Zellen; die Protoplasten sind an einer Querwandfläche stark eingedellt (n-Glukose).



Abb. 12. Plasmolyse der Heterocyste in  $2n$   $KNO_3$ .

liegt offenbar in denjenigen Fällen vor, in welchen die erste Wirkung der wasserentziehenden Mittel sich darin äußert, daß die Grenzen der Zellen deutlicher sichtbar werden als sie es vorher waren. Manchmal ist mir aufgefallen, daß in vielen aufeinanderfolgenden Zellenpaaren die wenig kontrahierten Protoplasten einander genähert bleiben, indem sie von der sie trennenden gemeinschaftlichen Querwand sich wenig oder gar nicht, von der anderen dagegen merklich stark abheben. Ich darf wohl annehmen, daß diese Zellenpaare aus je zwei Schwesterzellen bestehen, die bei der letzten Teilung entstanden sind, und daß an der zuletzt entstandenen, relativ jungen Querwand die Protoplasten fester haften als an den älteren. Abb. 11 zeigt schwach plasmolysierte Zellen, deren Protoplasten an einer der beiden Querwandflächen stark eingedellt sind und muldenartige Formen angenommen haben.

Der Inhalt der Heterocysten sinkt in hypertонischen Lösungen sehr stark zusammen; es entstehen Formen, die man mit Ballen zerknitterten Papiers oder mit Stechapfelformen vergleichen möchte (Abb. 12). In seltenen Fällen (nach Behandlung mit Glycerin) sah ich den Protoplasten der Heterocyste zu völliger Abkuglung kommen.

Die kontrahierten Protoplasten haben gelbliche Farbe. Auch das Verhalten der Heterocysten ist außerordentlich ungleich. Neben stark plasmolysierten findet man schwach kontrahierte und solche, deren Inhalt keine Kontraktion erkennen läßt. Aus diesen Befunden, wie aus den für die blaugrünen Zellen mitgeteilten, schließen wir, daß die Permeabilität des Plasmas dieser wie jener Zellenarten sehr verschieden sein kann. Hohe Werte erreicht die Undurchlässigkeit für die dargebotenen Stoffe auch bei denjenigen Zellen nicht, die sich in hypertonschen Lösungen stark kontrahieren: Wie bereits frühere Autoren mitgeteilt haben, geht die Plasmolyse der Cyanophyceenzellen sehr schnell zurück; an Fäden, die mit 2 n  $\text{KNO}_3$  behandelt worden waren, sah ich die in Abb. 12 dargestellte Plasmolyseform binnen 5 Minuten zurückgehen, während in anderen Fällen selbst die durch 0,5 n  $\text{KNO}_3$  erzielten Eindellungen lange erhalten blieben. Auch die Plasmolyse der Heterocysten geht spontan schnell zurück.

Veranlaßt durch A. FISCHERS Angaben (1891) stellte ich Versuche mit schwachen NaCl-Lösungen an. Der genannte Forscher hatte gefunden, daß sich an „einer mittelstarken Oscillarie“ selbst mit einer  $\frac{3}{4}$  proz. NaCl-Lösung noch Plasmolyse erzielen läßt. Meine an *Scytonema* angestellten Versuche ergaben Plasmolyse bei Verwendung von 1 Proz. NaCl = 0,2 n, während 0,75 Proz. = 0,15 n NaCl-Lösung keine Plasmolyse ergaben.

Wesentlich anders war die Wirkung von Zuckerlösungen (0,5 n, 2 n Rohrzucker) auf meine Objekte. Die Algen verhielten sich verschieden; entweder es trat Plasmolyse ein, ähnlich wie in den Elektrolytlösungen, oder die Zellen kollabierten, indem die Membranen mit dem sich kontrahierenden Zelleninhalt verbunden blieben und von der Scheide sich zurückzogen. Man fand alsdann in den Scheiden grüne Stränge von wechselnder Breite, deren Inhalt keine Granulation mehr zeigte. Es handelt sich hier offenbar um die gleiche Erscheinung, die bereits KLEBAHN (1922) für *Gloiotrichia* beschrieben hat (vgl. KÜSTER, 1929, p. 37). Daß in den von mir untersuchten Fällen tatsächlich die Fäden samt ihren Außenwänden einsanken, geht daraus hervor, daß zwischen Scheide und grünen Strängen nirgends mehr Querwände zu sehen waren; bei Plasmolyse traten solche streckenweise sehr deutlich zutage.

Die beschriebenen Phänomene erklären sich dadurch, daß die Membran unserer Alge für die großen Moleküle des Rohrzuckers nicht immer durchlässig ist. Wie in anderen Äußerungen, verhalten sich auch in diesem Punkt benachbarte Fäden eines Präparates oftmals ungleich. Die Wände mancher Fäden erweisen sich als durch-

lässig für Rohrzucker und lassen es daher zu echter Plasmolyse kommen. Sogar die Zellen eines und desselben Fadens verhalten sich ungleich; mir fielen wiederholt Fäden auf, bei denen Heterocysten ungleich reagierende Abschnitte eines Fadens voneinander trennten. Sehr häufig ist der Fall, daß in demselben Faden plasmolytierte und kollabierte Zellen mit solchen wechseln, die auch in hypertonischen Lösungen ihr normales Aussehen behalten und gleichwohl keinerlei Anzeichen einer Schädigung aufzuweisen haben. Gesetzmäßige Beziehungen zwischen den Erscheinungen der Membranpermeabilität und irgendwelchen Entwicklungsphasen der Algen konnte ich nicht feststellen. — Ganz ähnliche Plasmolyse- und Kollapserscheinungen wie in Rohrzucker ließen sich in Glycerin beobachten.

Wie echte Plasmolyse geht auch der Kollaps der Zellen zurück, wenn man die stark konzentrierte Lösung beseitigt und durch Wasser ersetzt. Die auf diese Weise wieder in ihre ursprüngliche Form gebrachten Fäden geben aber ein sehr verschiedenes Bild: während die Querwände von Fäden mit vorangegangener echter Plasmolyse im Normalzustand deutlich wieder sichtbar werden, sind sie an solchen Fäden, deren Kollaps zwar auch vollkommen zurückgegangen war, meist nicht mehr zu erkennen.

Die bei  $\text{KNO}_3$ -,  $\text{NaCl}$ - und Harnstoffbehandlung gemachten Beobachtungen über das rasche Zurückgehen der Plasmolyse veranlaßten mich zu prüfen, wie lange die plasmolysierende Wirkung der angewandten 50proz. Rohrzuckerlösung anhielte. Ich konnte an allen Fäden nach 5 tägigem Aufenthalt in dieser Lösung noch echte Plasmolyse sowie „Strangbildung“ feststellen, die sich mit Wasser leicht rückgängig machen ließen. Plasmolyse wiederholt hervorzurufen wollte mir nicht gelingen.

Bei den Heterocysten, deren Inhalt sich in schwacher  $\text{NaCl}$ -Lösung in Krampfplasmolyse von der Wand abhebt und in  $\text{KNO}_3$  für kurze Zeit stark kontrahiert, führt Rohrzuckerbehandlung zu starkem Kollaps, d. h. der Inhalt kontrahiert sich, bleibt aber von der innersten Lamelle umhüllt; es entstehen dann spindelähnliche Formen, in denen der kontrahierte Protoplast an den beiden Membranporen seiner Querwände hängen bleibt. Abb. 13 gibt diese spindelähnlichen Kollapsformen wieder; sie erinnern an die Plasmolyseformen, die von CARTER für *Microchaete uberrima* (vgl. GEITLER, 1932, p. 669) oder von KOHL (1903) für fixiertes Material mehrfach abgebildet worden sind.

Ob auch bei den von den genannten Autoren beobachteten Spindelformen die Protoplasten von einer Membran umhüllt blieben, bleibt

dahin gestellt. Auch für diese an Heterocysten beobachteten Erscheinungen gilt das oben Gesagte: in unberechenbarer Weise bleiben an dem nämlichen Material die Kollapserscheinungen manchmal aus und werden oftmals durch Plasmolyse ersetzt.

Wie wirkt Äthylalkohol auf die Zellen unserer Scytonemen?

In 50proz. Alkohol tritt Plasmolyse ein. Die Zellen von *Scytonema* gehören also, um mit ZEHETNER (1935) zu sprechen, zum „Kontraktionstypus“; Alkohol entzieht ihnen Wasser, ohne zunächst ihr Leben zu gefährden. Ersetzt man den Alkohol früh genug, d. h. binnen 2 Minuten durch Wasser, so nehmen die Protoplasten wieder ihr normales Aussehen an; erneuter Zusatz von Alkohol führt zu neuer Kontraktion.

Die Deutung der beschriebenen Plasmolysevorgänge macht, wie mir scheint, deswegen Schwierigkeiten, weil den Zellen unserer Ob-



Abb. 13. Kollapsspindelform der Heterocyste; die blaugrünen Zellen zeigen echte Plasmolyse (n-Rohrzucker).

jekte die Vakuolen fehlen, deren Entwässerung nach Zusatz hypertotonischer Lösungen die Kontraktion des Zellenleibes zu erklären vermöchte. Die Frage der

Vakuolenausstattung der Cyanophyceenzellen wird,

wie bekannt, von verschiedenen Autoren in verschiedenem Sinne beantwortet. WENT (1888, p. 308) fand, daß die Cyanophyceen „noch keine Vakuolen besitzen“, und ebenso hält KOHL (1903, p. 116) das Fehlen von Vakuolen in den vegetativen Zellen für die Regel; junge, normale Zellen haben nach ihm niemals Vakuolen. P.-A. DANGEARD (1933) findet die Cyanophyceenzelle hinsichtlich der Vakuolenausstattung der höheren Pflanzen im wesentlichen vergleichbar usw. Über das Verhalten vakuolenfreier Cyanophyceenzellen in hypertotonischen Lösungen hat PRÁT (1921) Betrachtungen angestellt. Anstatt alle Autoren hier zu Worte kommen zu lassen, verweise ich auf die von KOHL (1903) und GUILLIERMOND-MANGENOT-PLANTEFOL (1933) gegebenen Übersichten.

Meine eigenen Untersuchungen nötigen mich, denjenigen Autoren mich anzuschließen, welche die Zelle der Cyanophyceen, solange diese frisch und lebensfähig ist, für vakuolenfrei oder -arm halten. Wir werden später noch darauf zurückkommen, daß bei *Scytonema* unter anomalen Umständen es zur Bildung sehr deutlich wahrnehmbarer und großer Vakuolen kommen kann. Das namentlich von GUILLIERMOND (1925) wiederholt für die Erkennung der Vakuolen empfohlene

Neutralrot ist Cyanophyceen gegenüber nicht immer verwendbar; am allerwenigsten kann man sehr kleinen und punktförmigen Einschlüssen der Zellen gegenüber, die man oftmals für Vakuolen zu halten in Versuchung kommt, mit Hilfe dieses Mittels erfahren, ob man jene für Zellsafträume halten und zur Erklärung unserer Plasmolyseergebnisse heranziehen darf.

Auch jugendliche und zweifellos normale Zellen zeigen nach Zusatz hypertonischer Mittel so starke Kontraktion ihres Plasma-leibes, daß es wohl nicht angeht, diesen Wasserschwind auf Verkleinerung kaum sichtbarer Zellsafträume des Protoplasten zurückzuführen. Wir werden nach diesen Erwägungen dazu genötigt, aus der von uns und früheren Autoren beschriebenen Plasmolyse auf eine Wasserabgabe seitens des Protoplasmas selbst zu schließen. Ich bringe eine von Herrn Prof. KÜSTER im Botanischen Institut zu Gießen wiederholt ausgesprochene Vermutung zum Ausdruck, daß das Protoplasma der Cyanophyceenzelle stark zu quellen und zu entquellen vermag; vielleicht sind die von G. SCHMID a. a. O. beschriebenen Kontraktionen nicht als Folge einer Exosmose des Vakuolenwassers durch die semipermeable Plasmawand anzusehen, sondern als eine Entquellung des Protoplasmas. Die Entquellung geht wieder zurück, und der kontrahierte Faden verlängert sich wieder, wenn die außen dargebotenen Salzteilchen allmählich in die entquollene Plasmamasse einwandern. Über Quellung und Entquellung des Protoplasmas der Bangiaceenzelle hat WALTER (1923, p. 155ff.) berichtet; im Gießener Botanischen Institut wird seit einigen Jahren eine besonders großzellige, allem Anschein nach vakuolenfreie marine Cyanophyceenart kultiviert; vielleicht gelingt es, an ihr den hier angedeuteten Fragen näher zu treten.

Ich möchte hier noch einige gelegentlich beobachtete Phänomene schildern, die zur Behandlung der Frage nach Quellung und Entquellung des Protoplasmas Beiträge zu liefern vielleicht imstande sind.

Es kommt zuweilen vor, daß die Enden von *Scytonema*-Fäden — vielleicht 10—20 Zellen lange Stücke — unter starker Verschmälerung sich gleichzeitig wesentlich verkürzen, indem sich die Zellwände von der Scheide loslösen. Bis zu 75  $\mu$  weit bleibt alsdann die Scheide als leeres Röhrchen stehen, bei anderen Kontraktionen oftmals nur 6—9  $\mu$  weit. Die letzte Zelle des kontrahierten Fadens formt sich häufig konisch und zeigt auf ihrer Oberfläche zarte Längsstrichelung, die auf eine Längsfältelung der Membran zurückzuführen ist. Das Gesagte bezieht sich auf die mit Glycerin be-

handelten Präparate. Die gleiche Fältelung beobachtete ich zuweilen an den kegelähnlich deformierten Protoplasten der an Heterocysten grenzenden blaugrünen Zellen (vgl. Abb. 14).

Die in Abb. 15 dargestellte Fadenverkürzung erinnert in ihren Ausmaßen ungefähr an die Verkürzungserscheinungen, die G. SCHMID (1923, p. 379) an *Oscillatoria* beobachtet hat, unterscheidet sich aber von diesen dadurch, daß bei meinen Objekten keineswegs die Verkürzung des Fadens durchaus auf eine Entspannung der Außenwände zurückzuführen ist; diese sieht man vielmehr rings um die

Zellen sich mehr oder weniger regelmäßig eindellen, so daß jeder Zelle bei der Entquellung des Protoplasten die Form einer niedrigen Sanduhr aufgenötigt wird.

Das Profil des kontrahierten Fadens ist gezähnt oder gewellt; jeder Wellenberg entspricht einer Querwand.

Aus Abb. 15 dürfen wir schließen, daß bei der Entwässerung durch hypertonische Lösungen die Außenwände wie die Querwände ein bescheidenes oder hohes Maß von Entspannung und Verkürzung erfahren. Bei den soeben beschriebenen Eindellungen des Zellenleibes sind die Querwände bereits offenbar völlig entspannt. Um wieviel die Querwände unter Entspannung sich verkürzen können, ist schwer zu sagen, da es sich nicht immer feststellen läßt, ob die zu blaugrünen Strängen kontrahierten Zellenreihen noch ebene



Abb. 14. Längsfältelung der Membranen blaugrüner Zellen bei Kontraktion in Glycerin.

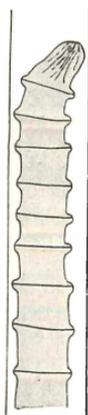


Abb. 15. Ziehharmonikiform eines kontrahierten *Scytonema*-Fadens (Glycerin).

oder verbogene Querwände besitzen; indessen glaube ich mit Bestimmtheit sagen zu dürfen, daß eine lineare Verkürzung auf  $\frac{1}{2}$  des normalen Durchmessers gelegentlich eintritt.

Gar nicht selten ist der Fall, daß die zu Strängen kontrahierten Zellenreihen zu Bändern zusammenfallen und diese im Hohlzylinder der Scheide sich ebenso schraubig drehen, wie es z. B. für kollabierte Baumwollhaare bekannt ist. Ob die schraubige Drehung bandförmiger Protoplastenreihen ähnlich wie bei den Baumwollhaaren (vgl. KÜSTER, 1935, p. 487) auf schraubige mizellare Strukturen der Wände zurückführbar ist oder nicht, mag dahin gestellt bleiben.

Noch eine andere absonderliche Form liefert der Zellenkollaps unserer Fäden. Sie kommt dann zustande, wenn hier und da der Verband zwischen den einsinkenden Außenwänden der Fäden und der Scheide ungelöst bleibt. Alsdann entstehen Formen, wie sie Abb. 16 darstellt. Äußerlich mögen diese streckenweise an die Harmonikaformen der vorhin in Abb. 15 erläuterten Kontraktionen erinnern; sie unterscheiden sich aber von diesen dadurch, daß bei den letzteren die Wellenberge ausschließlich durch die Rigidität der Querwände bestimmt werden und nicht durch eine feste Adhäsion oder Verklebung der Membranen mit der Scheide wie bei diesen.

Überraschende Bilder kommen dann zustande, wenn in ansehnlichen Teilen des Zylindermantels Scheide und Zellwand und Protoplasten miteinander verbunden bleiben, so, daß bei starker Entquellung der Protoplasten der aus lebendigen Zellen gebildete Fadenzylinder zu einer einseitig offenen Halbröhre sich gestaltet. Deformationen dieser Art habe ich wiederholt beobachtet. Mir scheint, daß durch Wasserentziehung die zylindrischen Fäden der Scytonemen zu ähnlichen Formen umgestaltet werden, wie sie für *Gomontiella* auch aus der normalen Morphologie der Cyanophyceen bekannt sind (vgl. GETTLER, 1932, p. 985).

Die Harmonikaform unseres in Abb. 15 dargestellten *Scytonema*-Fadens gleicht ganz der, die BRAUNER (1932, p. 204) von *Spirogyra nitida* abgebildet hat; dort ist sie zustande gekommen durch Eindellung der Zellwände, nachdem die Fäden mit einer eisenhaltigen, durch Glukosezusatz hypertonisch gemachten Farblösung behandelt worden waren; Plasmolyse sah BRAUNER in den Zellen seiner Objekte trotz der Hypertonie der angewandten Lösung kaum mehr eintreten; er führt diese Tatsache auf die „abdichtende Wirkung des Eisens“ zurück. Ich stellte nach der BRAUNERSchen Methode Versuche an, um zu prüfen, ob man die Permeabilität der Membranen meines Materials ebenso beeinflussen und so weit herabsetzen kann, daß auch bei Verwendung von  $\text{KNO}_3$  die Plasmolyse durch Kollaps der Zellen ersetzt wird. Dieses gelang mir nach mehrstündiger Behandlung mit Eisenchlorid — ich verwendete eine Konzentration von 0,02 Proz.; die *Scytonema*-Fäden zeigten dann nach Zusatz von

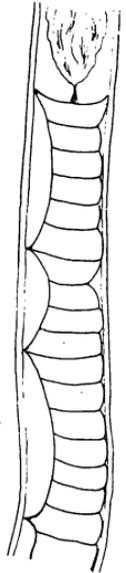


Abb. 16. Zellenkollaps in 2n-Rohrzucker; die Außenwände der Fäden bleiben da und dort an der Scheide haften.

$\text{KNO}_3$  dieselben zu Strängen kollabierten Zellenreihen wie sonst nach Behandlung mit Zuckertlösungen und ließen alle Anzeichen echter Plasmolyse vermissen. Harmonikaformen konnte ich nach dieser Behandlungsweise nicht beobachten.

Der Kollaps der Zellen unseres Objektes erinnert uns an die Erscheinungen, die für Schwefelbakterien bekannt sind, namentlich

seitdem RUHLAND und HOFFMANN (1926) über die Durchlässigkeitsverhältnisse der Membran von *Beggiatoa* berichtet haben und über die Knickungen, welche die Fäden der genannten Fadenbakterien in hypertonsischen Lösungen erfahren (vgl. auch KÜSTER, 1935, p. 550); bei Bakterienzellen anderer Arten scheint von Kollaps nichts zu erkennen zu sein (vgl. z. B. RAICHEL, 1928).

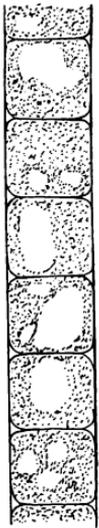


Abb. 17. Vakuolen von wechselnder Form in den Zellen eines älteren *Scytonema*-Fadens (4 Wochen in Aqua dest.).

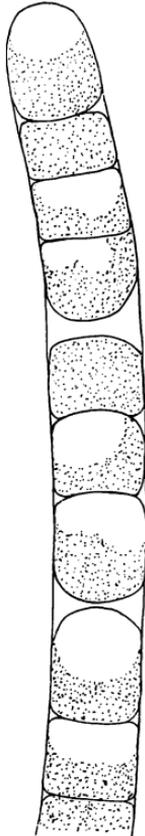


Abb. 18. Runde Vakuolen in den der Fadenspitze zugewandten Zellenhälften (3 Wochen in BEYERINCKscher Nährlösung).

Abb. 17 veranschaulicht die Größe, die wechselnde Form, die verschiedene Lage und Zahl der Vakuolen, die zuweilen in einer Zelle von dünnen Plasmalamellen voneinander getrennt sind. Neutralrotfärbung war ohne Schädigung der Zellen nicht durchführbar. Bei längerem Verweilen in Farbstoff nahmen die Vakuolen mancher

### B. Vakuolisation.

Zellen, deren Inhalt sich in dem Sinne entmischt, daß wässerige Blasen im Zellsaft erscheinen, habe ich in vielen Kulturen gefunden.

1. In Aqua dest. und in BEYERINCKscher Lösung entstehen in den Zellen mancher Fäden nach längerer Kultur (4 Wochen) weiträumige Vakuolen, die den Protoplasten unserer Scytonemen dem der echten Algen und höheren Pflanzen ähnlich machen.

Fäden leichte Färbung an, wobei ich aber bezweifeln möchte, ob diese Fäden noch lebend waren.

2. Wiederum in BEYERINCKscher Lösung beobachtete ich Vakuolisationen, bei welchen oftmals ein Ende der Zellen wässerig farblos, das andere reichlich mit Chromatoplasma ausgestattet war. Mir fiel auf, daß in manchen Fäden die Vakuolen fast sämtlicher Zellen an dem der Fadenspitze zugewandten Ende der Zellen lagen; auch die Spitzenzellen selbst zeigten zuweilen dieselbe Degeneration (vgl. Abb. 18).

3. Schwer zu deuten ist ein Befund, der mir nach Kultur der Scytonemen in Kaliumrhodanat an den Zellen mancher Fäden auffiel. Ich sah sehr flache tafelförmige Vakuolen (vgl. Abb. 19), die sich von den bisher erwähnten durch den starken Unterschied des Lichtbrechungsvermögens zwischen Protoplasma und Vakuoleninhalt auszeichneten.

Wie die unter 2. genannten Vakuolen liegen auch diese stets an den Spitzenenden der Zellen. Ob vielleicht ihr lokalisiertes Auftreten zusammen mit ihrer Tafelform auf irgendwelche Struktureigentümlichkeiten des Protoplasmas hinweist? — Von Gasvakuolen ist bekannt, daß sie im Lumen mancher Zellen sich stets auf bestimmte Plätze beschränken.

Keritomie (im Sinne GETTLERS) wurde an meinen Scytonemen nicht beobachtet.

### C. Nekrose.

Zwei Phänomene der Nekrose machen sich wie an vielen anderen Cyanophyceen, so auch an den von mir untersuchten bemerkbar: bei dem einen handelt es sich um die Entstehung der sog. Nekriden, das andere wird uns zur Behandlung der „Kalyptra“-Frage führen.

**Nekridenbildung.** Nekriden sind die in vielen fadenbildenden Cyanophyceen auftretenden toten Zellen, die einzeln oder in Gruppen zwischen normalen liegen. Die Autoren hätten ihnen wohl keinen besonderen Namen gegeben (Konkavzellen — KOHL, 1903; Spaltkörper und Nekriden — andere Autoren), wenn die Zellen nicht durch Form und Farbe und Lichtbrechungsvermögen besonders auffielen.

Bei *Scytonema Julianum* sind an Material, das vom natürlichen Standort wie aus künstlichen Kulturen stammt, Nekriden sehr häufig;

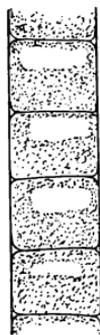


Abb. 19.

Rechteckige Vakuolen in den Zellen von *Scytonema Julianum* (6 Tage in Kaliumrhodanat).

streckenweise kann man jede zweite Zelle des Fadens zu einer Nekride werden sehen. Sie sind dunkelblau-grün, während ihre lebenden Nachbarinnen heller gefärbt sind; sie brechen das Licht außerordentlich stark und haben plankonkave oder bikonkave Form, da sich die Nachbarzellen in das Lumen der abgestorbenen ein wenig vorwölben. Der von den lebenden Nachbarzellen ausgehende Druck veranlaßt, daß die Substanz der Nekriden nach außen nicht mehr zylindrisch umgrenzt erscheint, sondern sich ringwulstartig schwach wölbt. Andererseits findet man in gut wachsenden Kulturen lange Fäden, in denen man nach Nekriden umsonst sucht — ich erinnere an G. SCHMIDS Beobachtungen an *Oscillatoria Jenensis*, die selbst an einem 27 mm langen Faden nicht eine einzige Nekride aufwies (1921, p. 575). Eine Erörterung der Frage, ob die Bildung der Nekriden zu den pathologischen Vorgängen zu rechnen ist oder zu den physiologischen gestellt zu werden verdient, da sie Bruch der Fäden, Hormogonienbildung und Vermehrung der Fäden einleitet oder fördert, halte ich für überflüssig.

Gelegentlich sieht man konvex-konkave Nekriden an den Spitzen der Fäden. Ob es sich hier um Fäden handelt, die zerbrochen sind und deren ursprüngliche bikonkave Nekriden nach Freilegung einer Seite konvex-konkav geworden sind, scheint mir zweifelhaft; ich halte für wahrscheinlich, daß gelegentlich auch Spitzenzellen eines Fadens absterben und zu Nekriden werden können. Von der Empfindlichkeit der Fadenspitzen wird später noch die Rede sein.

Das Protoplasma der Nekriden hält das Phykozyan erstaunlich lange fest; eben dadurch bekommen diese ihr auffallendes Aussehen. Allmählich geht wohl aus allen der blaue Farbstoff verloren; die Nekriden erscheinen dann weiß, behalten aber noch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen. GEITLER (1932, p. 908) spricht dem Nekridenprotoplasma gegenüber von einer „glasigen Metamorphose“, und in der Tat darf man annehmen, daß bei Nekridenbildung tiefgreifende Veränderungen im Protoplasma der Zelle sich vollziehen.

KÜSTERS Befunde an degeneriertem Siphoneenprotoplasma von *Bryopsis*, *Caulerpa* u. a. (KÜSTER, 1932 u. 1933) veranlaßten mich, zu prüfen, ob vielleicht auch das Nekridenprotoplasma wie das von KÜSTER beschriebene optisch anisotrop wäre. Das Ergebnis der Untersuchung war negativ.

Das in Abb. 20 dargestellte Fadenstück, dessen Zellen in Glycerinbehandlung zur Entquellung gebracht worden sind, zeigt, wie die lebenden Zellen sich in radialer Richtung stark verkürzen; der Inhalt der Nekriden scheint einer Entquellung sehr viel weniger

zugänglich zu sein: wir sehen ihre Außenwände überall ringleistenförmig über die Oberfläche der kontrahierten Zellen hervorragen.

**Kalyptrabildung.** Für *Scytonema* kommen nur diejenigen Formen der Kalyptra in Betracht, die durch Absterben einer oder mehrerer oder vieler apikaler Zellen zustande kommen.

Daß die Spitzenzellen fadenbildender Cyanophyceen leicht absterben, ist für Formen der verschiedensten Art beschrieben worden.

Für Oscillarien ist bekannt, daß die Zellen der Fadenenden oftmals degenerative Veränderungen erfahren; ihre Neigung zur Vakuolenbildung, ihre Armut an Inhaltsstoffen ist wiederholt beschrieben worden (vgl. G. SCHMID, 1921, p. 577; FECHNER, 1915, p. 344 ff.).

R. WEBER (1933) bildet Calothrixfäden ab, die an ihren Enden abgestorben sind, und eine weitere lehrreiche Abbildung, die sich auf *Tolypothrix lanata* bezieht, hat KOHL gegeben (1903, Taf. e Fig. 2).

Ganz ähnliche Dinge finden sich bei *Scytonema Julianum*: zwei oder drei oder mehr Zellen sterben ab; auf eine Entquellung ihres Inhaltes führen wir ihren Längen- und Breitenverlust zurück (vgl. Abb. 21).

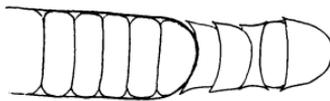


Abb. 21. Aus fünf Zellen bestehende „Kalyptra“ eines *Scytonema*-Fadens (BEYERINCK-Kultur).

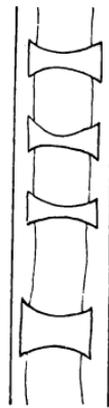


Abb. 20. Nekriden eines nach Glycerinbehandlung kontrahierten Fadenstückes.

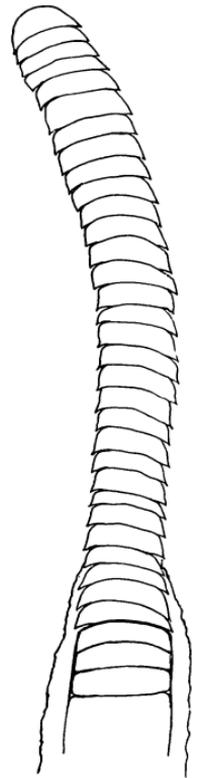


Abb. 22. „Kalyptra“ aus 31 Zellen gebildet (BEYERINCK-Kultur).

Die Zellen werden früh farblos, ohne daß ihr Inhalt nekridenartig degeneriert; früher oder später fällt diese „Kalyptra“ ab. Einen Extremfall zeigt der in Abb. 22 dargestellte Faden, dessen Kalyptra von 31 Zellen gebildet wird; die meisten von ihnen sind nekridenartig zusammengesunken.

Bei *Scytonema Julianum* ist die Erscheinung sehr häufig, daß Stücke der Fäden nur eine kleine Strecke weit aus ihrer Scheide herauskriechen und mit einem kurzen Stückchen das Ende der

Scheide überragen. Ich möchte die Vermutung aussprechen, daß unter bestimmten Bedingungen diese nicht mehr umhüllten Fadenabschnitte der Degeneration und Nekrose anheim fallen und zu dem werden, was wir soeben als Kalyptra beschrieben haben.

### Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die Fäden von *Scytonema Julianum* sind bei Entwicklung in Luft mit dichten Hüllen von Kalkspatkriställchen bedeckt.

2. Die Form der kristallinen Beläge ist verschieden: man findet Ringe und Zylinder, Kegelstümpfe, Spindeln und sanduhrartig geformte — je nach dem Alter der von ihnen bedeckten Zellen und den Bedingungen, unter welchen sich diese Fadenstrecken entwickelt haben.

3. In feuchter Luft scheiden die Fäden an ihrer Spitze Tropfen aus.

4. Spitzenwachstum ist aus der Form der Kristallbeläge zu erschließen, wenn jene nach den Fadenenden hin immer lockerer werden; bei interkalarem Wachstum entwickeln sich in wechselnder Zahl Kegelstümpfe, Spindeln und sanduhrförmige Kristallbeläge.

5. Die Algen zeigen positiven Phototropismus und vermutlich auch positiven Aerotropismus.

6. Die Fäden unseres Materials schrumpfen bei Behandlung mit schwach hypertonen Lösungen zu regelmäßig gebauten, links gewundenen Schrauben.

7. Plasmolyse läßt sich in den Heterocysten wie in den blaugrünen Zellen leicht hervorrufen.

8. Nicht immer reagieren die Zellen in wasserentziehenden Mitteln mit Plasmolyse, sondern häufig mit einem Kollaps, d. h. die Membran bleibt mit dem schrumpfenden Protoplasten verbunden. Dies gilt für Heterocysten ebenso wie für die blaugrünen Zellen.

9. Plasmolyse erzielt man bei Anwendung von  $\text{KNO}_3$ ,  $\text{NaCl}$  und Harnstoff; sie geht spontan zurück.

10. Kollaps der Zellen erfolgt nach Zusatz von Glycerin und Zuckerlösungen; die Wirkung des Rohrzuckers hält tagelang an, die des Glycerins nur einige Stunden.

11. Aus dem ungleichen Rückgang der Plasmolyse- und Kollapsercheinungen ist zu schließen, daß die Membranen für die verschiedenen Plasmolytica ungleich permeabel sind.

12. Bei blaugrünen Zellen ist der Protoplast bei Plasmolyse im allgemeinen schwach eingedellt, bei Heterocysten entstehen stark zerknitterte Stechapfelformen.

13. Der Kollaps bewirkt bei Heterocysten Spindelformen, bei den blaugrünen Zellen teils Längsfältelung der Membranen, teils ziehharmonikaähnliche Formen ganzer Zellenreihen.

14. Alkohol plasmolysiert die Zellen unseres Objektes, sie folgen also dem „Kontraktionstypus“ im Sinne von ZEHETNER.

15. Nach Einlagerung von Fe nimmt die Permeabilität der Membran ab.

16. Das Verhalten der Zellen eines Fadens ist ungleich: echte Plasmolyse, Kollaps und gänzlich unveränderte Zellen können auf kurzen Fadenstrecken miteinander wechseln.

17. Degeneration des Zellenleibes macht sich nach längerer Kultur bei den Zellen vieler Fäden bemerkbar: es entstehen Vakuolen.

18. Nekrose äußert sich in verschiedenen Formen: es entstehen interkalare Nekriden, die durch ihre Form, ihr starkes Lichtbrechungsvermögen und ihre auffallend blaugrüne Färbung sich von ihrer Umgebung abheben, oder „Kalyptren“, d. h. Gruppen von zwei oder mehreren blassen Zellen, die sich schließlich von den Fäden loslösen.

Es ist mir ein Anliegen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. KÜSTER, dem ich die Anregung zu der vorliegenden Arbeit verdanke, auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen für das große Interesse, das er meinen Untersuchungen entgegenbrachte, und die wertvolle Förderung, die er dadurch meiner Arbeit zuteil werden ließ.

### Literaturverzeichnis.

- BEYERINCK, M. W. (1901): Über oligonitrophile Mikroben. Zbl. f. Bakt. II Bd. 7 p. 561.
- BORZI, A. (1886): Le comunicazioni intracellulari delle Nostochinee. Malpighia Vol. 1 p. 28.
- BRAND, F. (1903): Über das osmotische Verhalten der Cyanophyceenzelle. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 21 p. 302.
- BRAUNER, L. (1933/4): Zur Frage der postmortalen Farbstoffaufnahme von Pflanzenzellwänden. Flora Bd. 127 p. 190.
- DANGEARD, P. A. (1933): Observations sur le vacuome des Cyanophycées. C. R. Acad. Sc. Paris T. 197 p. 1016.
- FECHNER, R. (1915): Die Chemotaxis der Oscillarien und ihre Bewegungserscheinungen überhaupt. Ztschr. f. Bot. Bd. 7 p. 289.
- FISCHER, A. (1891): Die Plasmolyse der Bakterien. Verh. k. Sächs. G. d. Wiss., mathem.-phys. Kl. Bd. 43 p. 52.
- (1897): Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Jena.
- FREY-WYSSLING, A. (1935): Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Berlin.
- GEITLER, L. (1932): Cyanophyceae (Blaualgae). Dr. L. RABENHORST's Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz Bd. 14. Leipzig.

- GUILLIERMOND, A. (1925): Nouvelles observations sur la structure des Cyanophycées. C. R. Acad. Sc. Paris T. 80; vgl. Ztschr. f. wiss. Mikr. Bd. 43 p. 451.
- GUILLIERMOND, A., G. MANGENOT et L. PLANTEFOL (1933): Traité de Cytologie végétale. Paris.
- HARDER, R. (1918): Über die Bewegung der Nostocaceen. Ztschr. f. Bot. Bd. 10 p. 177.
- KLEBAHN, H. (1922): Neue Untersuchungen über die Gasvakuolen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 61 p. 535.
- KOHL, F. G. (1903): Über die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle. Jena.
- KÜSTER, E. (1929): Pathologie der Pflanzenzelle. Teil I. Pathologie des Protoplasmas. Berlin.
- (1932): Die Protoplasmaablasen der Caulerpa. Protoplasma Bd. 19 p. 335.
- (1933): Über Zellsaft, Protoplasma und Membran von Bryopsis. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 51 p. 526.
- (1935): Die Pflanzenzelle. Jena.
- MÄGDEFRAU, K. (1935): Über die Ca- und Mg-Ablagerung bei den Corallinaceen des Golfes von Neapel. Flora Bd. 128 p. 50.
- MOLISCH, H. (1913): Mikrochemie der Pflanze. Jena.
- PIA, J. (1926): Pflanzen als Gesteinsbildner. Berlin.
- PRÁT, S. (1921): Plasmolyse des Cyanophycées. Bull. internat. Acad. Sc. Bohême.
- PRINGSHEIM, E. G. (1912): Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin.
- RAICHEL, B. (1928): Über den Einfluß osmotisch wirksamer Mittel auf die Bakterienzelle. Arch. f. Protistenk. Bd. 63 p. 333.
- RICHTER, O. (1902): Untersuchungen über das Magnesium und seine Beziehungen zur Pflanze. I. Teil. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien Bd. 111 Abt. I math.-nat. Kl. p. 171.
- RUHLAND, W. u. C. HOFFMANN (1926): Die Permeabilität von Beggiatoa mirabilis. Planta Bd. 1 p. 1.
- SCHMID, G. (1921): Über Organisation und Schleimbildung bei Oscillatoria Jenensis und das Bewegungsverhalten künstlicher Teilstücke. Beiträge zur Kenntnis der Oscillarienbewegung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 60 p. 572.
- (1923): Das Reizverhalten künstlicher Teilstücke, die Kontraktilität und das osmotische Verhalten der Oscillatoria Jenensis. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 62 p. 328.
- (1933): Die Verpilzung aërophiler Algen. Zum Flechtenproblem. Flora Bd. 128 p. 211.
- SCHMIDLE, W. (1900): Über einige von Professor HANSGIRG in Ostindien gesammelte Süßwasseralgen. Hedwigia Bd. 39 p. 160.
- SCHMIDT, W. J. (1924): Die Bausteine des Tierkörpers in polarisiertem Lichte. Bonn.
- SCHWENDENER, S. (1894): Zur Wachstumsgeschichte der Rivularien. Sitz.-Ber. d. Berl. Akad. d. Wiss. p. 951; siehe Ges. Bot. Mitteilungen 1898 Bd. 2 p. 70. Berlin.
- STRASBURGER, E. (1921): Das botanische Praktikum. 6. Aufl. Jena.
- WALLNER, J. (1935): Beiträge zur Kenntnis der Gattung Hydrurus. Bot. Arch. Bd. 37 p. 150.
- WALTER, A. (1923): Protoplasma- und Membranquellung bei Plasmolyse. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 62 p. 145.
- WEBER, R. (1933): Beiträge zur Kenntnis der Gattung Calothrix. Arch. f. Protistenk. Bd. 79 p. 391.
- WENT, F. A. F. C. (1888): Die Vermehrung der normalen Vakuolen durch Teilung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 19 p. 295.
- ZEHETNER, H. (1934): Untersuchungen über die Alkoholpermeabilität des Protoplasmas. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 80 p. 415.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1936

Band/Volume: [88\\_1936](#)

Autor(en)/Author(s): Schönleber K.

Artikel/Article: [Scytonema Julianum. Beiträge zur normalen und pathologischen Cytologie und Cytogenese der Blaualgen. 36-68](#)