

Über die Doppelschalen der Diatomeen.

Von

Gertrud Küster-Winkelmann (Gießen).

Mit 20 Abbildungen im Text.

Längst bekannt ist die Tatsache, daß sich der Zellenleib mancher Diatomeen neu umhüten kann, ohne sich zu teilen. Tritt eine solche Umhütung ein, so liegt uns das Phänomen der Doppelschalenbildung vor, das bereits von zahlreichen Autoren für eine stattliche Reihe von Diatomeenarten beschrieben worden ist.

Wiederholt sich die Erscheinung der abnormen Umhütung, so können drei, vier und noch mehr Schalen ineinandergeschachtelt sein, von welchen nur das innerste Paar einen Plasmakörper umschließt. Es mag gestattet sein, von „Doppelschalen“ auch da zu sprechen, wo mehr als zwei Schalen ineinandergeschachtelt sich zeigen.

Unsere Beobachtungen beziehen sich in erster Linie auf Arten der Gattung *Achnanthes*. Schon SMITH (1856, 2, 29, Taf. 38, 302), dem wir sehr frühe Mitteilungen über das Auftreten der Doppelschalenbildung und Abbildung von solchen verdanken, hat *Achnanthes* behandelt. DE BARY (1858, 61), LÜDERS (1862, 51) und KARSTEN (1899, 179) sprechen ebenfalls von den Doppelschalen der *Achnanthes*-Zellen. In neuerer Zeit hat HUSTEDT (1927) zahlreiche Angaben über Doppelschalenbildung zusammengestellt; über *Achnanthes* im besonderen haben von späteren Autoren KRASSKE (1927, 1929) und LIEBISCH (1929) sich geäußert.

Fast alle in der Literatur vorliegenden Mitteilungen beziehen sich auf gelegentliche, zuweilen sehr reichliche Funde der Autoren. Experimentell die Phänomene der Doppelschalen in künstlichen Kul-

turen hervorzurufen, haben namentlich CHOLNOKY (1929) und LIEBISCH (1929) versucht.

Ein Aufenthalt an der Biologischen Forschungsanstalt zu Hiddensee im August 1937 gab mir Gelegenheit, mit Doppelschalenbildungen mich an einem Material bekannt zu machen, das unter willkürlich veränderten Lebensbedingungen in großer Reichlichkeit zur Überproduktion von Membranen überging. Weiteres Material verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn Dr. HOLDHEIDE, der im Oktober und November 1937 dem Gießener Botanischen Institut wiederholt aus Hiddensee Material von vegetabilischem Detritus sandte, dem ich *Achnanthes* reichlich entnehmen konnte.

Meine Beobachtungen und Mitteilungen beziehen sich vorzugsweise auf *Achnanthes longipes*, deren Zellen sich in der Ufervegetation von Hiddensee (Ostküste) reichlich fanden und in Laboratoriumsversuchen befriedigend gut am Leben erhalten werden konnten. *Achnanthes brevipes* lag in demselben Material vor. Beide Arten zeigten bereits in den frisch geschöpften Hiddenseer Proben Individuen, die mit Doppelschalen ausgestattet waren. Meine nachfolgenden Mitteilungen werden sich auf diejenigen Membranbildungen beziehen, die ich vorzugsweise an *Achnanthes longipes* bei Durchsicht meiner Kulturen so reichlich fand.

Meine Versuche wurden zunächst in der Weise angestellt, daß ich kräftig vegetierendes Diatomeenmaterial unmittelbar nach der Entnahme vom natürlichen Standorte in hypertonische Lösungen übertrug. Nach 2—4 Wochen wurde das Material untersucht: Es stellte sich heraus, daß sehr viele Zellen zur Bildung von Doppelschalen gekommen waren; viele hatten freilich den Aufenthalt in den hypertonischen Lösungen nicht ertragen und waren vor oder nach der Bildung von Doppelschalen zugrunde gegangen.

Als hypertonische Lösungen verwendete ich hauptsächlich Nordseewasser, das meinen Ostseediatomeen gegenüber hypertonisch wirken mußte, und Rohrzuckerlösung (30 Proz. in Ostseewasser); ich verwendete weiterhin Nordseewasser, das auf die Hälfte seines Volumens eingedampft worden war, so daß sein Salzgehalt das Doppelte des normalen betrug — ich werde im nachfolgenden Texte dieses Wasser stets als „2 MW“ bezeichnen. Im Botanischen Institut zu Gießen bediente ich mich außerdem einer 12 proz. Lösung des „Bad Nauheimer Badesalzes“ und setzte meine Versuche in der soeben beschriebenen Weise und zugleich mit Kulturversuchen auf Agarplatten fort (2 Proz. mit Ost- und Nordseewasser, 2 MW und 12 Proz. Nauheimer Badesalz).

In meinen nachfolgenden Berichten werde ich zunächst eine Beschreibung der beobachteten Doppelschalen geben, im zweiten Abschnitt zur entwicklungsmechanischen Beurteilung der Frage Beiträge zu liefern versuchen.

1. Kapitel.

Beschreibung der beobachteten Doppelschalen.

Achnanthes longipes bildet in hypertonischen Medien bereitwillig Doppelschalen.

Proben der diatomeenreichen Vegetationen, die sich an der Ostküste von Hiddensee an den Halmen von *Phragmites* entwickeln, d. h. bei einem Salzgehalt von etwa 0,7 Proz., enthielten 4 Wochen nach Anstellung der Versuche nach Anwendung von 2 MW (etwa 8 Proz. Salzgehalt) sehr zahlreiche *Achnanthes*-Individuen mit Doppelschalen — etwa 22 Proz. aller in den Präparaten vorhandenen Individuen.

Die Doppelschalenindividuen unterscheiden sich voneinander durch die Zahl der ineinandergeschachtelten Membranen und durch den Abstand, den diese voneinander haben; wichtig ist ferner, daß Form und Relief der neugebildeten Schalen bald den Eigentümlichkeiten der normalen Membranen sehr ähnlich sind, bald sich wesentlich von ihnen unterscheiden.

Die Zahl der sekundären Membranen, d. h. derjenigen, die im Lumen einer Zelle unabhängig von Zellteilungsvorgängen gebildet werden — GEITLER (1927, 1932) spricht von „Innenschalen“ —, stieg in meinem Material bis auf sieben auf einer Seite. Hier und später berücksichtige ich bei meinen Zählungen nur die mit zuverlässiger Deutlichkeit erkennbaren Membranen, d. h. diejenigen, deren Strukturen, Rippen usw. und deren Gürtelbänder sichtbar waren; wir werden indessen weiter unten auch von Membranbildungen zu sprechen haben, die so dicht einander folgen, daß ihre Zählung Schwierigkeiten macht, und deren Struktur und Gürtelbandausstattung zweifelhaft bleiben müssen.

Es bleibt bei diesen Zählungen fraglich, ob nicht auch in dem mir vorliegenden Material die Membranproduktion der Zellen noch stärker gewesen ist — und ob vielleicht die primären und die äußersten sekundären Membranen bereits abgefallen waren, als es zur Untersuchung kam. Wir wissen sehr wenig über die Verbandweise, die benachbarte Schalen aneinanderhält. LIEBISCH (1929) nimmt an, daß die nach ihm am Aufbau der Diatomeenmembran so stark be-

teiligten Pektinstoffe als Bindemittel eine Rolle spielen, daß aber trotz der bindenden Kraft dieser Stoffe die Membranen voneinander abblättern können.

Ich fand bei Durchsicht meines Materials sehr viele Zellen, die auf Hypo- und Epithekaseite eine ungleich große Zahl sekundärer Membranen aufwiesen. LIEBISCH — der den Doppelschalen gegenüber von Kratikularbildungen spricht, während andere Autoren (vgl. HUSTEDT, 1927) unter solchen andersgeartete Membranbildungen verstehen — nimmt offenbar an, daß hier bereits die eine oder andere Schale abgefallen ist, da nach seiner Meinung die Bildung neuer Membranen immer Zug um Zug in beiden Theken erfolgt, so daß beide Seiten gleichviel sekundäre Membranen aufweisen.

Um der Entwicklungsgeschichte des *Achnanthes*-Schalensystems besser nachforschen zu können, bediente ich mich der Agarplatten, säte auf ihnen *Achnanthes*-Material aus und beobachtete mehrere Wochen lang die Ausbildung der Schalensysteme. Auf Agarplatten war die Gewähr gegeben, daß keine Schale nach der Ablösung verlorengehen und der Beobachtung sich entziehen konnte.

Dazu kommt, daß auf Agarplatten die Bewegung freiliegender *Achnanthes*-Zellen nur gering ist; offenbar werden stets nur ganz bescheidene Strecken von ihnen zurückgelegt.

Fächerartige Aufblätterung schalenreicher Systeme, wie sie Lockwood (1893—96, Taf. 2 Fig. 21) für eine naviculoide Form angibt, habe ich bei *Achnanthes* niemals bemerken können.

Ich stellte fest, daß unter den Bedingungen, die im Gießener Botanischen Institut während des Spätherbstes 1937 verwirklicht waren, binnen drei Wochen bis acht neue Schalen in einer Zelle gebildet werden konnten. Ich erwähne hier nur die von mir mit Sicherheit ermittelten Werte, zweifle aber nicht, daß gelegentlich die Produktion von überzähligen Membranen noch schneller fortschreitet.

Die Verkettung der Gürtelbänder der auf Agar liegenden Zellen bestätigt für viele Fälle die Richtigkeit der LIEBISCHSchen Auffassung und lehrt, daß hier tatsächlich Zug um Zug auf Hypo- und Epithekaseite abwechselnd je eine Membran entsteht. An manchen Zellen aber wird dieser Modus offenbar nicht befolgt; wir verweisen schon jetzt auf Abb. 4 a, die ein Individuum darstellt, das auf seiner raphelosen Seite zwei Schalen nacheinander entwickelt hat, bevor die andere Theke wieder an die Reihe kommt; ähnliches zeigt Abb. 6. In solchen Fällen wird die Zahl der sekundären Membranen der

beiden Thekenseiten ungleich groß. Aus den Abbildungen früherer Autoren läßt sich übrigens schließen, daß auch ihnen bereits Fälle vorgelegen haben, in welchen die Verfalzung der Gürtelbänder an der Reihenfolge der Membranbildungen und an der ununterbrochen wiederholten Betätigung einer Seite keinen Zweifel läßt; dergleichen zeigt für *Anomoeoneis sphaerophora* O. MÜLLERS Abbildung (1899, Taf. XII Fig. 15).

Sehr verwickelte Bilder begegnen uns da, wo nach wiederholter Doppelschalenbildung die Zellen sich geteilt und hiernach wiederum sekundäre Membranen gebildet haben — Vorgänge, die sich auf Agarplatten vortrefflich studieren lassen. Daß Diatomeenindividuen,

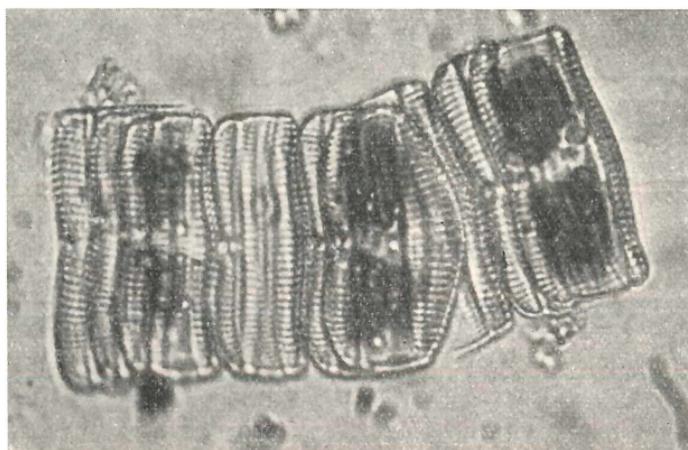


Abb. 1 a.

die Doppelschalen gebildet haben, noch teilungsfähig sind und nach Bildung der atypischen Membranen wieder zu der mit Zellteilung verbundenen typischen Membranbildung zurückkehren können, ist bekannt — wir sprechen im zweiten Kapitel noch hiervon. Bilder, die den von mir an *Achnanthes* gesehenen durchaus entsprechen, hat CHOLNOKY (1929, Fig. 2—5) für *Anomoeoneis sculpta* geliefert; von den weiter unten gegebenen Abbildungen vgl. man Abb. 9 a. —

Ich gehe hiernach zur Schilderung der morphologischen Charaktere der schalenreichen Systeme über, deren Kennzeichen Abb. 1 a veranschaulichen mag: vier Zellen sehen wir hier von einer Mehrzahl atypischer Membranen umgeben. Bei Durchsicht solcher Gebilde wird der Beobachter auf sehr zahlreiche Varianten aufmerksam und begegnet vielen pathologischen Formen, auf die im folgenden einzugehen nicht überflüssig sein dürfte, da ihr Studium vielleicht uns

über die die Gestaltungsvorgänge der Diatomeen beherrschenden Faktoren Aufschluß zu geben oder Einsichten in ihr Wirken wenigstens vorzubereiten vermag.

Abb. 1 b zeigt (schematisch) ein *Achnanthes*-Exemplar, in dem auf beiden Theken sich je drei sekundäre Membranen entwickelt haben. Diese verlaufen äquidistant zur primären, wiederholen deren Form mit Genauigkeit und haben ungefähr gleichen Abstand voneinander; die Mittelknoten der rhaphe-tragenden Membranen liegen in einer Geraden (Pervalvarachse des Systems).

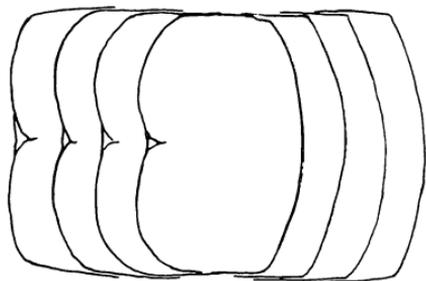


Abb. 1 b.

Der Abstand der einander folgenden Membranen kann indes wechseln. Im Gegensatz zu dem soeben gezeigten System sehen wir in Abb. 2 einige Schalen einander in solcher Dichte folgen, daß ihr Abstand auf wenige μ

sinkt. Auch auf so dicht gelagerte folgen hier und in ähnlichen Fällen weitere Membranen in großem Abstand. Wo die Dichte besonders groß wird, hat es Schwierigkeiten, die Vollständigkeit der

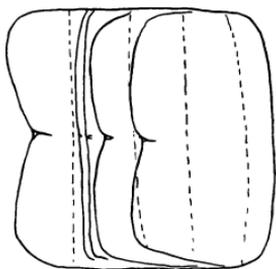


Abb. 2.

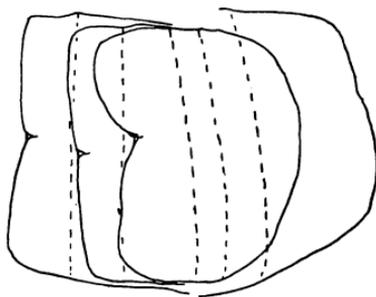


Abb. 3.

Schalen und den Bau der Membranen in allen Einzelheiten zu prüfen und das Vorhandensein eines Schalenmantels festzustellen. Ähnliches zeigt Abb. 5 b.

Bescheidene Formanomalien verraten die Schalen dann, wenn ihre Rhapheknoten nicht mehr in einer Geraden liegen, sondern die sie verbindende Linie schrägen oder Zickzackverlauf nimmt (Abb. 3, vgl. auch Abb. 5 c u. a.).

Bei den bisher beschriebenen Anomalien lagen die Gürtelbänder der neuen Schale so dicht aneinander wie in normalen Zellen die der

Hypo- und Epitheken. Es treten Fälle auf, in welchen die sekundären Membranen plötzlich in der Apikalachse verkürzt erscheinen, so daß zwischen den neuen sekundären Membranen und den ihnen unmittelbar vorausgehenden beträchtliche Abstände bleiben (vgl. Abb. 4a). Dort wo benachbarte Gürtelbänder des dargestellten Systems besonders großen Abstand halten, erreicht dieser $6\frac{1}{2}\mu$. Wie sich eine solche vorübergehende unvollkommene Bedeckung des Zellinhalts für diesen auswirkt, bedarf der näheren Untersuchung.

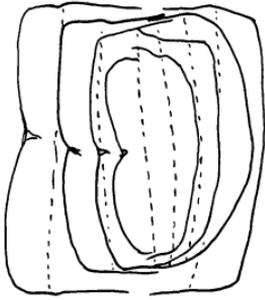


Abb. 4a.

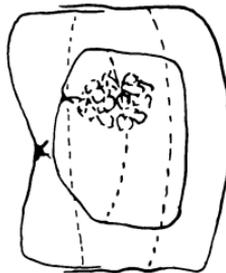


Abb. 4b.

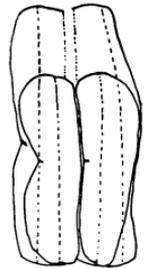


Abb. 4c.

Abb. 4 b zeigt, wie weit diese Verkürzung zuweilen geht; weit übertroffen wird sie von derjenigen, die bei Bildung der Zwergbänder (vgl. GEITLER, 1932, 92, Fig. 52 — *Eunotia pectinalis* var. *minor*) im Spiele ist; ich erinnere hier an diese Anomalien, ohne sie ätiologisch mit den von mir beobachteten vergleichen zu wollen.

Daß auch die unter den Erscheinungen der Doppelschalenbildung entstehenden Zwergzellen teilungsfähig sind, zeigt Abb. 4 c. Der Teilungsvorgang gewinnt dadurch besonderes Interesse, daß CHOLNOKY (1929, 306, Fig. 7) annimmt,

Zwergschalenbildung sei zu den Vorboten des Todes zu rechnen; diese Annahme ist für unser Objekt nicht zutreffend.

In Abb. 5 sind zahlreiche Darstellungen abnorm geformter Zellen vereinigt. Die Abwechslung der Bilder, die den Beobachter hier erwartet, ist groß.

Sehr häufig begegnen uns Zellen, deren sekundäre Schalen nicht mehr äquidistant mit den primären sich entwickeln, gleichwohl ihrerseits den Gesetzen, die zu symmetrischer Gestaltung führen, noch

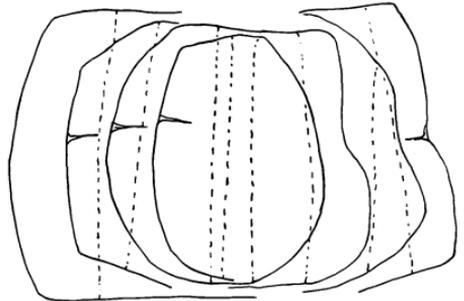


Abb. 5a.

gehörchen. Während die primäre Schale die in Abb. 5 a gezeigte Wölbung aufweist, sind die ihr nach innen folgenden sekundären Membranen in anderem Sinne geformt, z. B. sargdeckelähnlich; die ihr folgenden wiederholen die kantige Sargdeckelform oder nehmen flach gewölbte Profile an; im allgemeinen läßt sich über diese Serie von Erscheinungen sagen, daß die sekundären Membranen einer fortschreitenden Abrundung der Zellenform entsprechen: Auf die rechten Winkel der primären Membranen folgen die stumpfen der

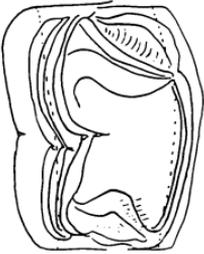


Abb. 5 b.

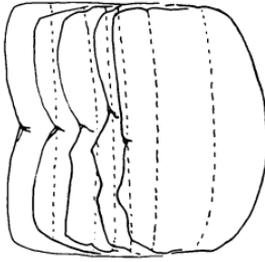


Abb. 5 c.



Abb. 5 d.

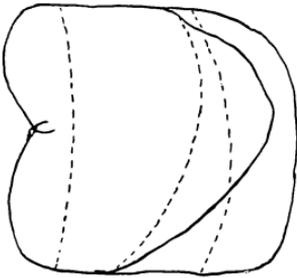


Abb. 5 e.

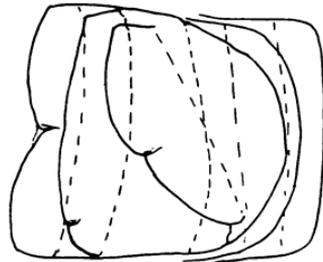


Abb. 5 f.

Sargdeckelmembranen oder flach gewölbte Schalen (Abb. 5 a). Diese Beobachtungen der Abrundung sind nicht neu. Man findet ähnliche Formen bei KRASSKE (1927, 270, *Surirella ovata*), bei LIEBISCH (1929, Fig. 5, *Achnanthes brevipes*) und CHOLNOKY (1929, Fig. 6 u. 7, *Anomooneis*); auch auf HUSTEDT (1927, 27, *Meridion* und *Eunotia*) wäre zu verweisen.

An beiden Theken der in Abb. 5 a dargestellten Zelle sind die Formunterschiede der einander folgenden Membranen ganz ähnlich (vgl. auch Abb. 4 a).

Es fehlt nicht an Zellen, bei welchen die Formen der einander folgenden Membranen keine gesetzmäßigen Beziehungen zueinander

erkennen lassen; in anderen Fällen sind solche nicht zu übersehen, z. B. bei denjenigen, die unserer Abb. 5 b entsprechen. Hier sieht man an der raphetragenden Theke auf die normal profilierte primäre Membran solche folgen, die in der Mitte immer stärker vertieft erscheinen. Eine solche Progression der Formanomalien habe ich wiederholt, aber nicht häufig beobachtet.

Weiterhin sind die Zellen zu behandeln, die auf den symmetrischen Bau der normalen Membranen verzichten. Statt gleichmäßig gewölbter Membranen entstehen regellos gebuckelte und geknitterte (Abb. 5 c).

Auch ohne solche Knitterung geht die typische Symmetrie verloren, wenn die Schalen zu Wölbungen von wechselndem Neigungswinkel werden (Abb. 5 d), sowie bei denjenigen, deren Gürtelband nicht mehr ringsum die gleiche Höhe hat (Abb. 5 e) (vgl. auch SMITH, 1856, Taf. 42, Fig. 315, *Grammatophora*). Mit solchen Anomalien verbindet sich oftmals eine abnorme Neigung der Pervalvarachse (Abb. 5 f u. 11).

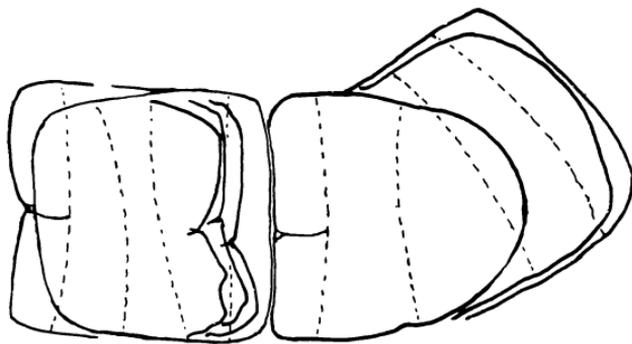


Abb. 6.

Zu Abb. 6 wäre folgendes zu bemerken: Die Korrelationen, welche bei den normalen Teilungen einer Diatomeenzelle wirksam sind und über jedem Protoplastenstück die ihm fehlende Theka-Form zustande kommen lassen, walten auch bei der Bildung abnormer sekundärer Membranen, so daß innerhalb der raphetragenden Theke immer neue raphetragende Membranen entstehen — und in der anderen Theke lauter raphelose einander folgen. Auch die hierin sich aussprechenden Gesetzmäßigkeiten können indessen verlorengehen. In meinen Agarkulturen habe ich eine nicht geringe Zahl von Individuen gefunden, bei welchen eine Inversion des Zellenbaues und insbesondere der durch die beiden verschiedenartigen Schalen bedingten Polarität zu erkennen war: auf eine oder mehrere raphetragende Membranen folgten nach innen raphelose und umgekehrt. Daß der ersten Inversion eine zweite folgt, und wieder der ursprüngliche Charakter der Schalen zum Ausdruck kommt, habe ich bisher nicht beobachtet. Soweit ich an meinen Objekten

es feststellen konnte, bleiben aber auch unter denjenigen Umständen, die zu der beschriebenen Inversion führen, diejenigen Korrelationen wirksam, die in der normalen Zelle stets eine raphetragende Membran einer raphelosen gegenüberstellen; nur bei Entstehung der Inversion müssen eine Zeitlang zwei gleich ausgestattete Schalen sich gegenüberliegen. Ganz ähnliche Inversionen zeigt das mit Abb. 5 a dargestellte Exemplar.

Hypoplasie und Verlust einer der normalen Frusteln kennzeichnenden Differenzierung liegen dann vor, wenn durchweg, d. h. in beiden Theken nur noch raphelose Schalen gebildet werden. Dergleichen zeigt Abb. 8. HUSTEDT hat Ähnliches für *Eunotia* mitgeteilt (1927, 26—29, Fig. 28 a—c), CHOLNOKY für *Anomoeoneis* (1929, p. 307, Fig. 9).

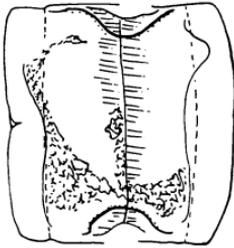


Abb. 7 a.

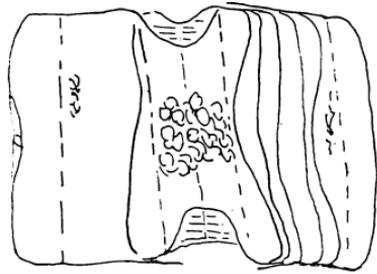


Abb. 7 b.

Besonders überraschend waren die in Abb. 7 a u. b veranschaulichten Umhätungsweisen, die ich eingehend beschreiben möchte, da Ähnliches aus der Literatur mir nicht bekannt geworden ist.

Abb. 7 a zeigt ein Individuum, dessen Membranneubildungen sich auf die Pleuraseiten beschränken. Die beiden Theken sind auseinandergewichen, die freien Ränder der Gürtelbänder an Hypo- und Epitheka deutlich wahrzunehmen. Innerhalb derselben haben sich ringförmige neue Membranlamellen gebildet, die ineinandergeschachtelt liegen, und von welchen die innerste besonders deutlich zu sehen ist. Sie gibt dem Zellenleib ausgeprägte Sanduhrform. Auch nach Aufhellung des Präparats mit KOH konnte ich nicht wahrnehmen, daß die hier beschriebene pleurale Membran in irgendeiner valvalen Bildung ihre Fortsetzung fände. Außerhalb der soeben beschriebenen Membran liegt eine ähnlich geformte, aber sehr viel dünnere und minder gut sichtbare, die eine erheblich flachere Einschnürung zeigt; sehr deutlich kann man die Reifen- und Perlenstruktur der Membran in der ganzen Breite der Zelle verfolgen,

unsere Darstellung begnügt sich mit einer flüchtigen Andeutung dieser Strukturen; man sieht auch eine zarte Querlinie, die der Teilungsebene der Zelle entsprechen dürfte.

Ich zweifle nicht, daß diese Stadien irgendwie Abnormitäten der Zellenteilung entsprechen, muß aber gleichwohl betonen, daß die zuerst beschriebene innere Membran überall den Eindruck machte, daß sie aus „einem Stück gearbeitet“ wäre.

Mißbildungen der hier erörterten Art waren leider selten. Einen zweiten Fall erläutere ich mit Abb. 7 b. Bei dem hier dargestellten Exemplar handelt es sich um ein schalenreiches System: auf der raphetragenden Seite ist nur eine sekundäre Schale erkennbar; diese ist raphelos, und es muß zweifelhaft bleiben, ob sie wirklich eine vollkommen entwickelte Schale darstellt oder das Zellolumen nur unvollkommen fächert; auf der Ebene, der Abb. 7 b entspricht, sieht man die fragliche Wand weder oben noch unten den Anschluß an die pleuralen Flanken erreichen. Von großem Interesse ist es nun, daß außerhalb dieser sekundären Membran Reste von Plastiden und andere Zellinhaltsbestandteile noch deutlich erkennbar sind. Auf der anderen Seite, die der raphelosen Valva der normalen Zelle entspräche, sind in wechselnden Abständen sechs Valven abzuzählen.

Das alles erwähne ich hier nur beiläufig; wichtiger ist für uns die taillenartige Einschnürung, die der Zellenleib in der Mitte durch ein ringförmiges Membranstück bekommt, das in allen wesentlichen Zügen dem mit Abb. 7 a geschilderten entspricht; auch hier ist eine sehr zarte äußere und derbe innere Membran sichtbar, aber leider auch nach KOH-Behandlung nicht so deutlich wie bei dem in Abb. 7 a dargestellten Stück. Der von den innersten valvalen Membranstücken begrenzte Raum hat auf dem optischen Querschnitt trapezförmige Gestalt.

Die bisher beschriebenen Formen (Abb. 7 a u. b) entstammten den in Hiddensee mit hypertonen Medien vorbereiteten Versuchen. Die Prüfung des Verhaltens derselben *Achnanthes*-Zellen auf Agar machte mich mit Formen bekannt, die mir die soeben gegebene Erklärung zu bestätigen schienen. Die auf Agar übertragenen Zellen können nach Bildung mehrerer sekundärer Membranen zur Teilung ihres Zellenleibes schreiten und nach dieser die Bildung sekundärer Membranen fortsetzen (Abb. 6 u. 9 a). Dieser Befund verdient Beachtung, da frühere Autoren (GEITLER, 1927; LIEBISCH, 1929) die abnorm umhüteten Zellen erst nach Übertragung in andere Medien zur Teilung schreiten sahen, während in unseren Versuchen und ähn-

lich in den von CHOLNOKY (1929) mitgeteilten es eines solchen Wechsels nicht bedurfte. Zuweilen scheint die Teilung behindert zu bleiben. In diesem Falle kommt es zur Bildung von Gürtelbändern mit einspringendem Winkel und zu Sanduhrformen, die den soeben beschriebenen ähnlich sind — man vergleiche Abb. 8, auch 5 b. Wir beachten an der mit Abb. 8 dargestellten Zelle zugleich die völlig abnorme, asymmetrische Form.

Beachtung des cytomorphologisch interessierten Beobachters verdient in hohem Maße sicherlich die Art der Verfalzung, mit der die Gürtelbänder verbunden sind. Die Einzelheiten dieser Strukturen sind aber oftmals schwer wahrzunehmen. Das Studium vieler Fälle, in welchen die Gürtelbänder bis zu ihren Rändern gut zu erkennen waren, zeigte, daß auch in diesem Punkte die Doppelschalenindividuen

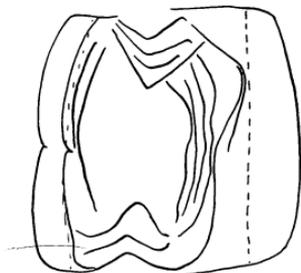


Abb. 8.

große Mannigfaltigkeit entwickeln. In Abb. 9 ist die Verfalzung einiger Gürtelbänder dargestellt; da man auf dem optischen Längsschnitt einer Zelle an gegenüberliegenden Flanken stark unterschiedene Bilder des Gürtelbandreliefs und der Verfalzung findet, dürfen wir folgern, daß die Verfalzungsweise eines Gürtelbandrandes nicht in seinem ganzen Umkreis die gleiche bleibt, sondern viele Abwandlungen erfahren kann.

Abb. 9 vereinigt die Darstellungen von zwei Membransystemen, an welchen mit besonderer Deutlichkeit Mantel und Gürtelband der zahlreichen Theken sich studieren ließen.

Bei 9 a handelt es sich um ein System, bei dem die Gürtelbänder auf dem optischen Zellenlängsschnitt gekrümmt erscheinen. Je weiter die Schalen nach innen liegen, desto kürzer werden ihre pleuralen Anteile und um so auffälliger die an den Gürtelbändern wahrnehmbaren Verkrümmungen und Wölbungen — die konkave Seite ist stets nach innen gewandt. Außerdem kommt in der Abbildung der wechselnde Abstand der Gürtelbänder (in der Richtung der Apikalachse) zum Ausdruck; die zuletzt gebildete Schale ist von der vorangehenden weit entfernt; der Abstand der früheren ist wesentlich geringer, — dergleichen erläuterten wir schon an Abb. 4 a.

Abb. 9 b zeigt die Mannigfaltigkeit, die in der Ausbildung der pleuralen Schalenstücke und in der Art ihrer Verfalzung herrschen kann. Die Plastik der pleuralen Anteile wechselt von Schale zu Schale und bleibt auch an einer Schale keineswegs ringsum die gleiche. —

Auf einige weitere Anomalien bin ich nur selten aufmerksam geworden; ich möchte trotz der Unvollkommenheit meiner Beobachtungen sie nicht unerwähnt lassen, da sie an grundsätzlich Wichtiges zu rühren scheinen.

Einige von mir beobachtete Fälle werden dadurch gekennzeichnet, daß benachbarte Schalen nicht frei neben- oder ineinander liegen, sondern irgendwie miteinander verbunden sind. Einmal beobachtete ich ein Schalensystem, in dem zwei benachbarte raphetragende Schalen am Mittelknoten aneinanderstießen und miteinander „verwachsen“ waren. Anastomosenartige Verbindungsflächen beobachtete ich an dem mit Abb. 5f dargestellten System.

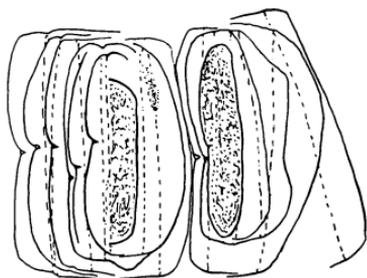


Abb. 9a.

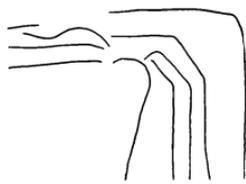


Abb. 9b.

Wir sprachen oben schon davon, daß auch die Dicke der einander folgenden sekundären Membranen sehr verschieden ausfallen kann: auf dicke folgen hauchdünne und auf solche wieder sehr kräftige. Andeutungsweise sind solche Unterschiede in Abb. 2 zur Anschauung gebracht.

Bei Musterung der zarten Membranen macht man zuweilen mit einer auffallenden Erscheinung Bekanntschaft: die Schalen können unvollständig bleiben.

Bei der in Abb. 10 dargestellten Zelle ist die innerste sekundäre Theke nur bis zur Mitte, d. h. bis zur Pervalvarachse ausgebildet. In Abb. 9a ist eine raphetragende Valva sichtbar, die ohne Mantel bleibt und nicht bis an die Peripherie des Membransystems reicht. In Abb. 8 sind mehrere unvollkommene Schalen in beiden Thekenhälften sichtbar; sie reichen nur bis an die Pervalvarachse oder gleichen den in Abb. 9a dargestellten Anomalien. Weiter wäre auf Abb. 2, 5b und 7b zu verweisen, in welchen Valven dargestellt sind, zu welchen keine Gürtelbänder gehören, oder die selbst den Mantel vermissen lassen.

Auf einige formale Sonderfälle werde ich im zweiten Kapitel noch zu sprechen kommen. Zunächst begnüge ich mich mit dem Hinweis auf Abb. 11: hier umschließen die sekundären Membranen

eine Theke, die sich hinsichtlich ihrer Achsenorientierung völlig unabhängig von der sie umschließenden großen Zelle gemacht hat. Von den Wirkungen starker Achsenverschiebung hatten wir schon oben bei Erläuterung von Abb. 5f zu sprechen. Hier kommen noch ungewöhnliche Größenverhältnisse zum Ausdruck. Im allgemeinen hat das Schachtelungsprinzip unserer Schalensysteme zur selbstverständlichen Folge, daß jede Valva kleiner ist als die ihr vorausgehenden. Eine Längenzunahme bestimmter Achsen kann nur durch Ausnutzung der Diagonale erreicht werden. Einen solchen Fall zeigt Abb. 11; er interessiert gleichzeitig durch die Ausbildung der Rhapshe: an der äußeren Rhapseschale liegt der Rhapshemittelknoten stark

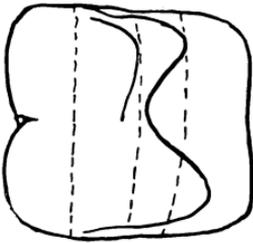


Abb. 10.

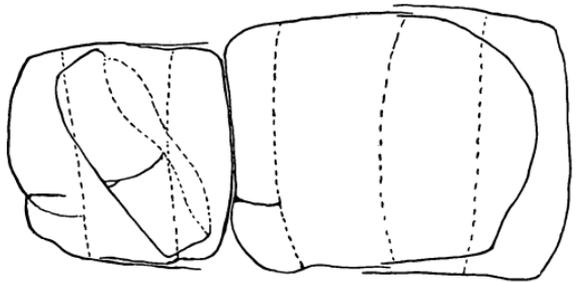


Abb. 11.

exzentrisch — wie auch an den beiderseits liegenden Nachbarzellen; bei der entsprechenden Schale der eingeschlossenen Frustel sind die normalen Symmetrieverhältnisse wieder zu ihrem Recht gekommen. —

Abnorme Struktur der sekundären Schalen ist offenbar nicht selten; ich verweise auf das, was HUSTEDT (1927, 27) über *Eunotia* sagt und über die Schwierigkeiten, welche durch abweichende Strukturen bei der Bestimmung der Diatomeenarten für die Autoren entstanden sind (PAYNE, 1922, über *Liostephania*). Bei Durchsicht meines Materials sind mir z. B. an den tiefgebuchteten Individuen (Abb. 5b) wiederholt abnorme Strukturbilder aufgefallen, die an die von GEITLER (1932, 52, Fig. 20 für *Gomphonema* beschriebenen erinnerten. Ich bin den Strukturanomalien indessen nicht im einzelnen nachgegangen.

2. Kapitel.

Entwicklungsmechanik der Doppelschalenbildungen.

Welche Bedingungen veranlassen die Zellen so zahlreicher Diatomeenarten zur Bildung von Doppelschalen?

Viele Autoren haben sich bereits zu dieser Frage geäußert. Außer denjenigen, welche in doppelt oder mehrfach beschalteten Individuen

Formen des normalen Entwicklungsganges zu sehen glauben (Sporenbildung — vgl. SMITH, 1856; KARSTEN, 1899, 139 u. a.), sind sich alle Autoren darin einig, daß es sich bei den Doppelschalen um pathologische Bildungen handelt, die hervorgerufen werden durch ungünstige Lebensbedingungen (GEITLER, 1927, 1932), insbesondere durch Wasserentziehung und Wassermangel. Bei den Erörterungen hierüber scheint es nicht an finalen Betrachtungen gefehlt zu haben, wenn die Autoren von Anpassungen an ungünstige Außenweltbedingungen sprechen (KRASSKE, 1929) und die Doppelschalenbildung als Ruhestadium oder Cystenentwicklung (CHOLNOKY, 1927, 1929) gelten lassen. Wir wollen uns im folgenden der entwicklungsmechanischen Seite der Frage mit einigen Erörterungen widmen.

Am nächsten liegt es wohl, einen Wasserverlust, der sich auf dem Wege der Plasmolyse vollzieht, für die Bildung einer neuen Membran verantwortlich zu machen, nachdem KLEBS (1888) gezeigt hat, daß sehr viele Zellenarten nach Plasmolyse dort, wo der Zellenleib bei der osmotischen Kontraktion sich von der Wand abgehoben hat, eine neue Membran bilden können. An Diatomeen freilich vermochte KLEBS keine Membranbildungen dieser Art hervorzurufen; KÜSTER (1935, 599) hat indessen aus dem Phänomen der Doppelschalenbildung geschlossen, daß auch Diatomeen unter geeigneten Bedingungen imstande sein dürften, die von KLEBS und vielen anderen Autoren für die Zellen der Konjugaten und anderer Algen, vieler Pilze und auch der höheren Pflanzen beobachtete Restitution zu vollziehen.

Schon von früheren Autoren — zuletzt von KRASSKE (1927), PETERSEN (1928) und LIEBISCH (1929) — ist in der Tat die Doppelschalenbildung der Diatomeen in Beziehung gesetzt worden zu den Wirkungen der Plasmolyse. Wir werden die Meinungen der Autoren später zu diskutieren haben; zunächst aber dürfen wir unser Thema auf kurze Zeit verlassen, um einen Blick auf die an Diatomeen eintretenden Plasmolyseerscheinungen zu werfen.

Die Formen, zu welchen sich der Plasmaleib der Diatomeenzellen kontrahieren kann, und die negativen und positiven Plasmolyseorte, die dabei wahrnehmbar werden, hat CHOLNOKY (1928) eingehend behandelt; die ersten Beobachtungen über Plasmolyseformen der Diatomeen stammen indessen schon von LÜDERS (1862, 42). CHOLNOKYS Mitteilungen dürfen wir entnehmen, daß selbst bei den unter gleichen Entwicklungsbedingungen kultivierten Zellen einer und derselben Art die Plasmolyseformen sehr abwechslungsreich ausfallen können. Sehr oft oder ganz vorzugsweise heben sich nach ihm die Protoplasten an der pleuralen Seite, sehr wenig an der valvalen von der Membran ab (*Stauuro-*

neis spicula); wir hören weiter, daß die fortschreitende Kontraktion des Zelleninhalts oftmals sehr auffallend an der Rhapshe gehemmt wird, so daß die Umrisse des Protoplasten mit dieser zusammenfallen (*Stauro-neis*, *Gyrosigma acuminatum*), und daß die „Übergreifungslinie“ der Gürtelbänder und die Gallertporen zu Orten besonders fester Haftung werden können (*Diatoma vulgare*). Auf einige weitere Beobachtungen des genannten Autors kommen wir später noch zurück.

Die nach Zusatz von hypertonischen Medien wahrnehmbar werden Plasmolyseformen untersuchte ich an Material von *Achnanthes longipes* und *A. brevipes*; die Zellen wurden in Meerwasser von abnorm hoher Konzentration übertragen oder während der Untersuchung mit 2 MW oder Nauheimer Badesalz (12 proz.) behandelt; außerdem

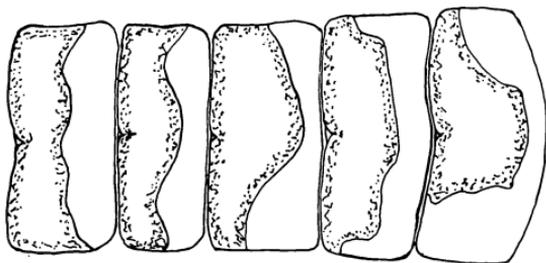


Abb. 12.



Abb. 13.

ließ ich das natürliche Medium (Ostseewasser, Hiddensee) auf dem Objektträger während der Beobachtung langsam verdunsten.

Für beide *Achnanthes*-Arten ließ sich feststellen, daß die an ihren Zellen nach Behandlung mit 2 MW auftretenden Plasmolyseformen sehr wechselnd ausfallen können, ohne daß sich ihre Verschiedenheit auf irgendwelche während des Versuches wirksamen äußeren Bedingungen zurückführen ließe.

Übereinstimmend mit den Objekten CHOLNOKYS zeigt auch mein Material vorzugsweise die Formen der Konkavplasmolyse. Abb. 12 zeigt eine Reihe von Fällen mit wechselnd geformten Konkavplasmolyseformen; der negative Plasmolyseort liegt stets an der raphetragenden Schale. Abb. 13 zeigt negativen Plasmolyseort an der Übergreifungslinie. Tritt der Protoplast an der Gürtelbandseite von den Membranen zurück, so entstehen Plasmolyseformen, die — auf dem optischen Querschnitt — Rocheneiern ähnlich sind (vgl. Abb. 14 und KÜSTER, 1929, 14). Hebt sich der Protoplast von den Schalen ab, so kann sein Verhalten an diesen beiden gleich sein, so daß dem Zellenleib die Form bikonvexer Linsen aufgenötigt wird (Abb. 13); häufig fällt die feste Verbundenheit der Protoplasten mit der raphetragenden

Seite auf; andererseits wird auch der Rahmen, der auf der Gürtelbandseite beider Theken sich entwickelt, bei Plasmolyse oftmals zur Grenze des Protoplasten. Wie die Plasmolyseform ausfällt, wenn nur an einer Theke der Rahmen zur Grenze wird, zeigt Abb. 15.

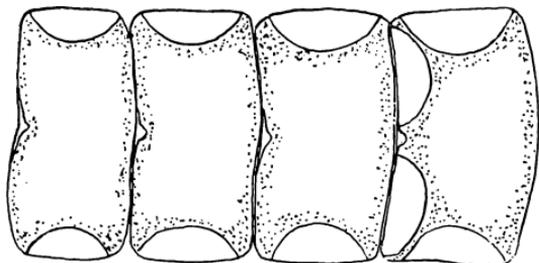


Abb. 14.

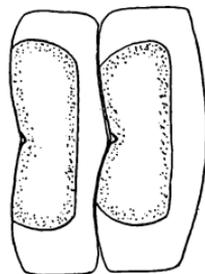


Abb. 15.

Neben den beschriebenen begegnen uns noch mancherlei andere Plasmolyseformen, z. B. S-förmig geschwungene, wie sie in Abb. 16 dargestellt ist.

Daß das Zustandekommen derjenigen Plasmolysebilder, bei welchen die raphetragende und die raphelose Schale sich zum Protoplasma verschieden verhalten, nicht auf das Alter der beiden Theken zurückzuführen ist, schließe ich aus denjenigen Fällen, in welchen mehrere Zellen noch geschwisterweise aneinander hängen, und in allen sich dasselbe Plasmolysebild wiederholt (Abb. 12). Andererseits ist zu berichten, daß unmittelbar nach der Teilung das Verhältnis der Protoplasten von *Achnanthes* zu alten und zu soeben gebildeten Membranen oftmals dadurch gekennzeichnet wird, daß das Protoplasma an der neugebildeten Membran haften bleibt (negativer Plasmolyseort), von der älteren sich löst (positiver Plasmolyseort); indessen handelt es sich auch bei diesen Feststellungen nur um eine Regel, von der sich gar manche Ausnahmen finden lassen; für andere Diatomeengattungen hat CHOLNOKY (1928, 1935 b) Ähnliches beschrieben.

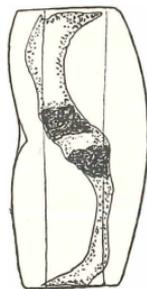


Abb. 16.



Abb. 17.

Erwähnung verdienen vielleicht noch diejenigen Plasmolyseformen, bei welchen eine Hälfte der Zelle (in der Richtung der Apikalachse) vom Protoplasma völlig geräumt wird, die andere vom Protoplasma erfüllt bleibt (Abb. 17).

Es liegt nahe, in solchen Fällen an die Wirkung von Außenweltsbedingungen zu denken, welche die beiden Zellenhälften in verschiedenem Sinne angegriffen haben, während bei allen bisher besprochenen Plasmolyseformen innere Bedingungen ausschließlich über den Ort der Ablösung und Haftung zu entscheiden haben dürften. —

Die Bedeutung lokal angreifender Außenweltsbedingungen ist aus CHOLNOKYS Mitteilungen bekannt; einseitige Abhebung des Protoplasmas stellte er für Diatomeen nach lokaler Vitalfärbung fest — die gefärbte Flanke wird zum negativen Plasmolyseort (1935 a); der hohe Grad von Giftigkeit, der nach CHOLNOKY selbst dem Methylenblau Diatomeen gegenüber zukommt, läßt annehmen, daß eine lokale Schädigung des Protoplasmas in den vom genannten Autor beschriebenen Fällen die Plasmolyseform bestimmt. —

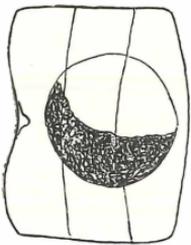


Abb. 18 a.

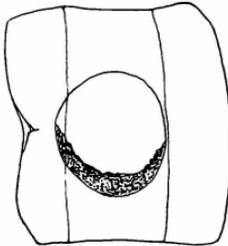


Abb. 18 b.



Abb. 18 c.

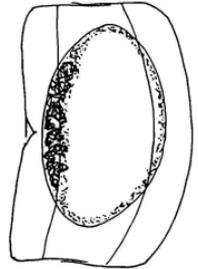


Abb. 18 d.

Mit den durch Anwendung hypertonischer Mittel erzielbaren Plasmolysen sind indessen die uns interessierenden Erscheinungen der Plasmaablösung und -kontraktion noch keineswegs erschöpft. Plasmolysebilder verschiedener Art lassen sich auch noch auf andere Weise an Zellen derselben Art hervorrufen.

Mit einigen Worten berichte ich hier über die auffällige Spontanplasmolyse, die ich an meinem *Achnanthes*-Material beobachten konnte, das im Oktober 1937 Herr Dr. HOLDHEIDE mir aus Hiddensee zu senden die Güte hatte; die während des Versandes und mehrtägigen Transportes wirksamen Bedingungen hatten die überwiegende Mehrzahl der Zellen von *A. longipes* zur Plasmolyse gebracht. Überall handelte es sich um Konvexplasmolysen; entweder war eine gleichmäßig gerundete Kugel in der Zelle sichtbar, deren Durchmesser nahezu der Länge der Transvalvarachse entsprach (Abb. 18 a) oder noch kürzer als diese geworden war (Abb. 18 b), oder das Protoplasma hatte sich zu einem glockenähnlichen Körper geformt (Abb. 18 c), dessen Spitze an der Rhaphe haftete. Abb. 18 d zeigt einen eiförmigen

Protoplasten, der sich vielleicht von Bildungen, wie wir sie in Abb. 13 dargestellt haben, herleiten läßt.

In allen spontan kontrahierten Protoplasten lagen die Plastiden gehäuft zu einer dichten Systrophe. Der bevorzugte Ort für diese Häufung war entweder die Nachbarschaft der Rhaphe (Abb. 18 c u. d), — oder die Plastiden hatten einen mondsichelartigen Belag zustande kommen lassen, der keine zuverlässigen Beziehungen zur Rhaphe erkennen ließ (Abb. 18 a u. b); im zweiten Fall waren die Plastiden wohl bereits nicht mehr ungeschädigt.

Systrophen der Plastiden sind als Folgeerscheinung der Plasmolysen längst bekannt (KÜSTER, 1910); indessen ist gerade für Diatomeen durch SENN (1908) bekannt, daß unter dem Einfluß der verschiedensten Faktoren — auch ohne Plasmolyse und unabhängig vom Wasserverlust — die Plastiden sich systrophisch häufen können.

Als ich im November 1937 aus Hiddensee eine zweite Sendung desselben Materials erhielt, fand ich auch in ihr sehr zahlreiche *Achnanthes*-Zellen plasmolysiert. Die Kontraktion war indessen bei dieser Materialprobe schwächer; Plasmakugeln, deren Durchmesser kaum den kürzesten der Zellen erreichte, waren selten. Selbst Geschwisterzellen, die noch miteinander verbunden

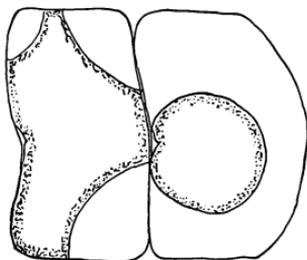


Abb. 19.

waren, zeigten unterschiedliche Plasmolyseformen und Plasmolysegrade. In Abb. 19 zeige ich ein Zellenpaar, in dem sich links Konkavplasmolyse, rechts starke Abkuglung zeigt; wir dürfen vielleicht hieraus folgern, daß auch die bei Versand und Transport zustande kommende Plasmolyse ebenso als Konkavplasmolyse beginnt, wie die in unseren Versuchen durch Behandlung mit hypertonsischen Lösungen willkürlich hervorgerufene — und daß bei dem Versandmaterial die Plasmolysezeit (im Sinne WEBERS, 1929) kürzer ist als bei den in hypertonsische Medien gelegten Zellen.

Daß es sich bei dieser Erscheinung nicht um Reizplasmolyse handelt (vgl. KÜSTER, 1935, 24 ff.), geht daraus hervor, daß die von uns soeben beschriebenen Kontraktionen der Protoplasten ansehnlich lange erhalten bleiben; auch 4 Tage nach dem Eintreffen des Materials waren noch sehr viele Plasmolysen der beschriebenen Art in ihm wahrzunehmen. Von der schnell vergänglichen Reizplasmolyse der Diatomeen wird später noch kurz zu sprechen sein.

Mit einigen Worten berichte ich noch über die Plasmolyseformen, die ich in Hiddensee (August 1937) an *Melosira*-Arten, besonders an *M. moniliformis* und *M. Juergensi*, beobachtet habe.

Sowohl dann, wenn das Beobachtungsmedium (Ostseewasser) auf dem Objektträger langsam verdunstet, als auch nach Zusatz hypertotonischer Mittel (Nordseewasser, 2 MW u. a.) lassen sich *Melosira*-Zellen zu höchst wechselvoll gestalteten Plasmolysen bringen. Ich beobachtete Eckenplasmolysen, bei der das Protoplasma (im optischen Längsschnitt) nur von den Ecken sich löste, wie es für *M. varians* bereits von CHOLNOKY (1928) angegeben worden ist; bevorzugte Haftstelle war auch bei meinem Material oftmals die Übergreifungslinie der Gürtelbandseite; es kommt alsdann zu wohlgerundeten Linsenformen. Beim Haften des Plasmas an den Schalen zeigt sich bei neuentstandenen Geschwisterzellen oftmals eine Bevorzugung der jüngeren Theke: an dieser bleibt das Protoplasma haften; auch das hat CHOLNOKY bereits gesehen (1935 b). Sanduhrformen nimmt der in Kontraktion begriffene Protoplast dann an, wenn gerade in der Mitte des pleuralen Zylinders das Protoplasma sich von der Wand abhebt — man vergleiche das in Abb. 14 für *Achnanthes* dargestellte Verhalten. Nur gelegentlich beobachtete ich unregelmäßig verteilte Plasmastränge oder HECHTSche Fäden, mit welchen der kontrahierte Protoplast mit der Membran in Verbindung bleibt.

* * *

Wir kehren hiernach wieder zur Behandlung der an *Achnanthes* beobachteten Doppelschalenbildungen zurück.

Ist die Annahme zulässig, daß nach einer osmotisch bedingten Wasserentziehung und Kontraktion des Plasmaleibes dieser auf seiner bloßgelegten Oberfläche sich mit einer neuen Membran auszustatten vermag? Zu einer positiven Antwort ermutigen uns die morphologischen Übereinstimmungen, die man zwischen kontrahierten Protoplasten unserer mit hypertotonischen Medien ausgeführten Plasmolyseversuche und den mehrfach umhüteten Diatomeenzellen feststellen kann, und über die wir einige Betrachtungen folgen lassen möchten.

1. Die Formen, die vor und bei der Doppelschalenbildung die Protoplasten annehmen, entsprechen im wesentlichen denjenigen, die sich ihm durch Zusatz hypertotonischer Lösungen aufzwingen lassen; auch unter diesen finden wir Buckelbildungen aller Art und andere Beeinträchtigungen einer äquidistanten Ausbildung reichlich vor. Bei Plasmolysen wie bei Doppelmembranbildungen sind die Gürtel-

handleisten die bevorzugten Grenzen des Protoplasten und die bevorzugten Orte der Membranbildung.

2. Einseitige Membranbildungen sind bei *Achnanthes* keine Seltenheit. Wir dürfen voraussetzen, daß die der Membranbildung vorausgehende Kontraktion des Protoplasten sich in solchen Fällen nur auf einer Seite abgespielt hat; — dergleichen läßt sich bei sehr zahlreichen Plasmolyseversuchen jederzeit beobachten. Allerdings darf nicht übersehen werden, daß bei vielen Plasmolyseversuchen die raphetragende Valva zum negativen Plasmolyseort wird (Abb. 12), trotzdem aber bei den Doppelschalensystemen unseres Materials einseitige Membranbildungen keineswegs zahlenmäßig vorherrschen, und da, wo sie auftraten, keineswegs die raphelose Seite der Zelle bevorzugten. Wir wissen nicht, was für Bedingungen bei der atypischen Membranbildung über Loslösung des Protoplasmas und seine Adhäsion entscheiden. Dieselben Bedenken legt die Beobachtung der Teilungszustände nahe, die sich in Doppelschalensystemen finden lassen: In solchen spielt sich die der Teilung folgende atypische Membranbildung an der soeben gebildeten Theke ab, obwohl wir nach CHOLNOKYS Mitteilungen und eigenen Beobachtungen über Plasmolyseformen junger Zellen erwarten sollten, daß die Adhäsion des Protoplasmas gerade an den neugebildeten Theken besonders fest sein würde; ich muß indessen dahingestellt sein lassen, ob Bildung von Doppelmembranen vielleicht immer erst dann einsetzen kann, wenn die von CHOLNOKY studierte Altersstufe schon vorüber ist.

3. Bei Plasmolyse kommt es sehr oft zum Zerreißen des Protoplasten, indem kleine Portionen des letzteren irgendwo an der Membran haften bleiben. Sehr schön habe ich derartige gewaltsame Teilungen des Protoplasmas gelegentlich an *Melosira* beobachten können. Es kann uns hiernach nicht mehr wundernehmen, wenn zuweilen auch der Doppelschalenbildung eine solche Zertrümmerung des Plasmaleibes vorausgeht. Ich habe an *Achnanthes longipes* wiederholt zwischen zwei benachbarten Schalen Reste von Protoplasma und grün verfärbte Plastiden wahrgenommen (Abb. 7 b u. 9 a); in der sehr großen Mehrzahl der Fälle bleibt freilich der zwischen zwei benachbarten sekundären Schalen liegende Raum plasmafrei.

In einem Falle gelang es mir, den Zerfall eines Protoplasten in zwei Teilstücke festzustellen und bei der nächsten Durchsicht desselben Präparates die beiden Stücke durch eine inzwischen gebildete Schale getrennt zu finden (Abb. 9 a).

Mit plasmolytischer Zerlegung der Protoplasten ist vielleicht auch der in Abb. 20 dargestellte seltsame Fall in Verbindung zu

bringen. In einer Zelle hat sich eine höchst unregelmäßig geformte und abnorm orientierte Theke gebildet; ihre Achsen sind gegenüber den des sie umschließenden Thekenpaares um etwa $\frac{1}{2}$ R gedreht. An der ihr gegenüberliegenden Theke ist ein kleiner gewölbter umhüteter Körper, dessen Membran deutlich wahrnehmbare Struktur aufweist, entstanden. Nichts liegt näher als anzunehmen, daß wie nach Plasmolyse auch hier ein Protoplast in zwei ungleich große Teilstücke sich zerlegt hat; der größere hat sich zu einer mißgestalteten Theke geformt, der andere nur die kleine gewölbte Membran

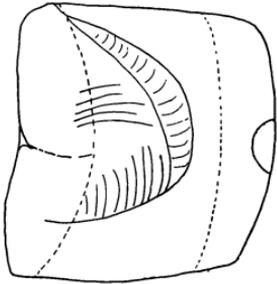


Abb. 20.

geliefert. Freilich stehen dieser Annahme mancherlei Schwierigkeiten im Wege. Sind hier beide Protoplaststücke zur Umhütung befähigt, obwohl nur eines mit Zellkern ausgestattet ist? oder sind bei Diatomeenzellen wie in so manchen anderen Fällen auch kernlose Protoplaststücke zur Umhütung befähigt? McLEANS (1926) Befunde machen allerdings eine solche Befähigung nicht wahrscheinlich. Oder ist eine abnorm verlaufende Kern- und Zellteilung im Spiele?

4. Daß in Ketten von Geschwisterzellen oftmals nahe verwandte und gleich alte Zellen hinsichtlich der Doppelschalenbildung sich verschieden verhalten, erschwert uns den Vergleich dieses Phänomens mit der Plasmolyse nicht, seitdem wir festgestellt haben, daß auch hinsichtlich der Plasmolyseform Zellen, für welche wir gleichartige plasmatische Qualitäten voraussetzen dürfen, sich auffallend verschieden verhalten können.

5. Auch für die auffälligen Sanduhrformen, die wir oben (Abb. 7 u. 8) beschrieben haben, gibt es unter den Plasmolyseformen Analoga (vgl. Abb. 14).

Hier möchte ich auf einige Beobachtungen CHOLNOKYS hinweisen, der (1935 b, 164) bei plasmolytischer Kontraktion des Zelleninhaltes junger *Melosira*-Zellen Anzeichen einer besonders hohen Plasma und Membran aneinander bindenden Adhäsion wirksam werden sah: die noch jugendlichen Häute folgen den sich zu kugelähnlichen Formen zusammenziehenden Protoplasten; die jungen Membranen werden verlagert und unregelmäßig verbogen; je dünner die Wände noch sind, um so vollkommener kann ihre Umformung zu einem kugelähnlichen Gebilde werden.

Ich selbst habe an *Achnanthes* keine Beobachtungen sammeln können, die den CHOLNOKYSchen zu vergleichen wären. Manche der

oben beschriebenen Mißformen der vielschaligen *Achnanthes*-Zellen legen aber einen Vergleich mit einigen von CHOLNOKY abgebildeten (1935 b, Abb. 7 u. 8) nahe; vielleicht kann auch an unseren Objekten beim Vorgang der Doppelschalenbildung ein sich kontrahierender und abrundender Protoplast deformierend auf die bereits vorhandenen jungen Membranen wirken. Ich habe zuweilen Doppelschalen beobachtet, die die Annahme nahelegten, daß junge Membranen während der Entwicklung des vielschaligen Systems geborsten waren; bei der Erklärung solcher Anomalien kommt uns vielleicht CHOLNOKYS Befund zu Hilfe. Ich wage nicht zu entscheiden, ob LÜDERS vor mehr als 70 Jahren (1862, 51) schon Ähnliches bei Plasmolyse ihrer Diatomeen gesehen hat.

Die Eigenschaften der Diatomeenzellen, auf die CHOLNOKY in der zitierten Mitteilung hinweist, bedürfen noch eingehender Prüfung — zumal da andere Phänomene wie die Seltenheit der HECHTSchen Fäden (s. S. 256) und der plasmolytischen Zerklüftung des Plasmaleibes auf eine besonders geringe Adhäsion des Protoplasmas an die Wand schließen lassen (vgl. auch ELO, 1937).

* * *

Trotz der Mannigfaltigkeit der formalen Übereinstimmungen, die zwischen plasmolytisch kontrahierten Protoplasten der *Achnanthes*-Zellen einerseits, der Form der sekundären Membranen andererseits bestehen, bleiben die Schwierigkeiten, die einer Erklärung der sekundären Membranen als plasmolytisch bewirkte Restitutionsmembranen im Wege stehen, außerordentlich groß.

Es läßt sich nicht leugnen, daß die neuen Membranen oftmals mit vielen Einzelheiten die Formen plasmolytisch kontrahierter Protoplasten wiederholen; aber andererseits kann nicht übersehen werden, daß im Gegensatz zu den an vielen Pilzen und Algenzellen studierten Restitutionsmembranen die sekundären Schalen unserer Diatomeen eine sehr viel selbständigere und spezifische Formgebung erkennen lassen, und die Gestaltungen, welche die Oberflächenspannung kontrahierten Protoplasmas zu erklären vermöchte, hinter jenen an Bedeutung zurücktreten; die spezifischen Eigentümlichkeiten des Protoplasmas spielen bei der Ausformung der neuen Membranen auch da fortgesetzt ihre einflußreiche Rolle, wo Wirkungen der Oberflächenspannung die Membranen zu Abrundung und Formenvereinfachung nötigen (vgl. Abb. 5 a).

Vergleichen wir die restituierenden Membranbildungen der Diatomeen mit den von anderen Organismen bekannten, so stellen wir

fest, daß bei unseren *Achnanthes*-Zellen typischerweise stets komplette Theken oder wenigstens Valven entstehen; niemals wurde beobachtet, daß etwa bei „Eckenplasmolyse“, die bei Diatomeen zwar nicht fehlt (CHOLNOKY, 1928), aber immerhin eine geringe Rolle zu spielen scheint, nur an den Ecken sich neue Membranen bilden, und im übrigen die ursprünglichen normalen Wände im Zusammenhang mit dem Plasmaleib bleiben und ihn bekleiden wie zuvor. Oder sollten vielleicht die Ringe, die ich bei den in Abb. 10 dargestellten Zellen zu sehen geglaubt habe, oder die sanduhrförmigen Gürtelbildungen, von welchen oben bei Abb. 7 a u. b die Rede war, lokale Restitutionsmembranen darstellen, d. h. Membranbildungen, die lediglich dort entstehen, wo ein Protoplasma mit Sanduhrform von seiner Wand sich abhebt? Namentlich GROHROCK (1935) hat darauf hingewiesen, daß bei Pilzen nach plasmolytischem Zerfall des Plasmaleibes die Restitutionsmembranen bald den ganzen Plasmameniskus umhüllen — auch dort, wo er nicht bloßgelegt worden ist und noch in normaler Berührung mit der Zellwand geblieben ist —, bald nur an den bloßgelegten Endflächen der Menisken gebildet werden. Der erste Modus ist vielleicht auch bei Zellen vieler anderer Thallophyten wiederzufinden.

Bei den Restitutionsmembranen der Diatomeen bewährt sich gegenüber den vieler anderer Organismen eine bevorzugte Befähigung zur Regeneration des Verlorenen bzw. des dem Kontakt mit dem lebendigen Protoplasma Entzogenen; eine solche Befähigung geht anderen Lebewesen ab oder kommt bei ihnen minder deutlich zum Ausdruck, wenn es den verlorengegangenen Membrananteilen an charakteristischen Struktureigentümlichkeiten fehlt. Interesse gewinnen für uns in diesem Zusammenhang die von McLEAN (1926) an zerbrochenen Individuen von *Rhizosolenia setigera* beobachteten Regenerate: an der Bruch- und Wundfläche entsteht ein neues Membranstück, dessen Form aber nicht der kapillaren Rundung eines bloßgelegten Protoplasten entspricht, sondern die charakteristischen Eigentümlichkeiten der normalen Membranen wiederholt.

Auch abgesehen von den Unterschieden, die zwischen den durch hypertonsische Lösungen erzielten Plasmolyseformen und dem Relief der mit anomalen Membranen sich bedeckenden Protoplasten schon vorhin anzuführen waren, stehen doch ernste Schwierigkeiten einem Versuch gegenüber, das Phänomen der Doppelschalenbildung auf die wasserentziehende Wirkung hypertonsischer Mittel zurückzuführen und in dieser eine befriedigende Erklärung zu finden.

Vor allem müßten wir bei einem solchen Erklärungsversuch durch neue plasmolytische Versuche trachten, ihn mit unseren Einsichten in die Durchlässigkeit des Diatomeenprotoplasmas in Einklang zu bringen. MARKLUND (1936) und ELO (1937) haben neuerdings auf die überraschend hohe Permeabilität des Diatomeenprotoplasmas für Salze und sogar für Zucker aufmerksam gemacht. Dieses hohe Maß von Durchlässigkeit läßt schwache Plasmolysen in kurzer Zeit spontan zurückgehen, so daß kaum dem Protoplasma Zeit bleibt, auf seiner Oberfläche sich neu zu behäuten. Unbedingt müssen noch eingehende Untersuchungen über das plasmolytische Verhalten der Diatomeenzelle und den Einfluß verschiedener Bedingungen auf die Durchlässigkeit des Protoplasmas vorausgehen, bevor der Frage nach den Ursachen und Bedingungen der Doppelschalenbildung nachgegangen werden kann.

Weitere Schwierigkeiten kommen mit der Überlegung, daß die Kontraktion des Diatomeenprotoplasmas, die der abnormen Membranbildung vorausgeht, vielleicht keine osmotisch bedingte oder nicht immer und nicht ausschließlich eine solche ist. Wir wissen längst, daß das Protoplasma der Diatomeen auch auf anderem Wege zu starken Kontraktionen gebracht werden kann — zu schnell vorübergehenden Reizplasmolysen wie zu tagelang anhaltenden, wie wir oben (S. 255) hörten. Über die Ursachen und den Verlauf dieser nicht osmotisch bedingten Plasmolysen sind wir noch ganz unvollkommen unterrichtet, so daß wir der Frage, ob und unter welchen Umständen solche Plasmolysen der von uns studierten Membranbildung vorausgehen und zu dieser Anlaß geben könnten, vorläufig nicht nähertreten können.

Nicht nur in hyper-, sondern auch in hypotonischen Medien können nach LIEBISCH (1929) Diatomeen zur Doppelschalenbildung schreiten. Bestätigung der hierüber berichtenden Mitteilungen scheint in der Literatur noch nicht vorzuliegen. Sollten sie sich bestätigen lassen, so bliebe zu prüfen, ob nicht auch in hypotonischen Medien eine Plasmolyse ebenso der Membranbildung vorausgeht wie in hypertonen. Nachdem OSTERHOUT (1913) und CHATTAWAY (1929) für Zellen anderer Art gezeigt haben, daß in hypotonischen Medien Plasmolyse eintreten kann, wäre die Prüfung nicht überflüssig, ob vielleicht auch Diatomeen dieselbe Reaktion unter denselben Bedingungen zeigen können. BENECKE (1900) nimmt an, daß der vorhin erwähnten Reizplasmolyse eine durch das angreifende Agens bewirkte „Depression des Turgors“ vorausgeht, „und dann durch das die Zelle umspülende Seewasser eine richtige Plasmolyse bewirkt wird“; eine

solche wäre bei hinreichend weit abgesunkenem osmotischen Drucke des Zelleninhalts auch in hypotonischen Lösungen möglich.

Wir erinnern uns der Angaben KARSTENS (1899) über die Plasmoptyse der Diatomeen, die nach Übertragung in hypotonische Medien beobachtet werden kann; es ließe sich vorstellen, daß nach einem solchen Substanzverlust ein lebendig gebliebener Rest des Zelleninhalts stark zusammensinken würde; wiederholte Membranbildungen durch wiederholte Plasmoptyse und wiederholtes Zusammenfallen des Zellinhalts zu erklären, geht indessen schwerlich an, da zwischen den sekundären Schalen unserer Objekte nur ausnahmsweise Reste von Protoplasma nachweisbar sind, und es überdies unwahrscheinlich bleiben muß, daß der Inhalt unserer Objekte wiederholte Plasmoptyse ertragen könnte. Bruchstellen, die auf Plasmoptyse weisen könnten, habe ich überdies an meinen Doppelschalenobjekten niemals finden können.

In diesem Zusammenhang darf ich auf die Schwierigkeiten hinweisen, die das unterschiedliche Verhalten selbst der den gleichen Standort entnommenen Materialproben mit sich bringt. Die reichsten Membranhäufungen lieferten mir in meinen Versuchen diejenigen *Achnanthes*-Vegetationen, die im Oktober aus Hiddensee eintrafen und auf Ostseewasseragar mehrere Wochen beobachtet wurden; sehr zahlreich, aber minder schalenreich waren die vielfach umhüteten Zellen, die sich von einem im August gesammelten und in hypertonen Lösungen (Nordseewasser, 2 MW, Rohrzuckerlösungen) übertragenen Material herleiteten. Andererseits fehlte es nicht an Doppelschalen schon vor Anwendung hypertoner Lösungen in einem Material, daß im November an der Ostküste von Hiddensee geschöpft worden war.

Daß auch an Orten des natürlichen Vorkommens Bedingungen verwirklicht sein können, welche die Zellen der Diatomeen zur Bildung von Doppelschalen veranlassen, geht aus den Mitteilungen der Autoren hervor. Mit einer sehr reichhaltigen Fundgrube von abnormen Individuen, die unter Bedingungen erwachsen waren, welche den am natürlichen Standorte gelegentlich sich verwirklichenden ähnlich gewesen sein dürften, wurde ich bei Untersuchung von *Fucus*-Material bekannt, daß im Gießener Botanischen Institut wegen seines Reichtums an *Nitzschia putrida* beobachtet wurde. Es handelte sich um Kulturen, in welchen ohne Zusatz von Wasser oder künstlichem Nährboden große Mengen von *Fucus*-Thalluszweigen einer langsam fortschreitenden Zersetzung anheimfielen; in einer Gemeinschaft von Schwefelbakterien und vielen anderen Mikroorganismen entwickelten

sich stellenweise die Nitzschien in großer Reichlichkeit. Neben normalen Formen fanden sich außerordentlich viele und mannigfaltige Mißgestalten und namentlich zahlreich waren die Doppelschalen. Die an *Nitzschia putrida* beobachteten Doppelschalen gewannen dadurch besonderes Interesse, daß sie mit normalen Teilungszuständen durch allerhand Übergänge verbunden zu sein schienen: neben normalen und äqualen beobachtete ich inäquale Teilungen, bei welchen eine sehr schmale neben einer normalbreiten Tochterzelle entstand; neben Doppelschalenbildungen, bei welchen zwischen den ineinandergeschachtelten Theken keinerlei Plasmareste wahrzunehmen waren, fanden sich solche, bei welchen solche in wechselnder Größe zwischen den Schalen lagen, so daß Bilder zustande kamen, die einen Übergang zu den durch inäquale Teilung gekennzeichneten Zellenpaaren bildeten. — Auf die Morphologie solcher Mißgestalten und auf die Anomalien ihrer Plasmaausstattung näher einzugehen, ist hier nicht der Ort.

Gewisse Bedenken, die rhythmische Membranbildung der Diatomeen mit den Wirkungen einer einmaligen Konzentrationserhöhung des die Zellen umgebenden Mediums zu erklären, hat CHOLNOKY (1929) bereits vorgetragen. Solche Bedenken sind wohl hinfällig für diejenigen Fälle, in welchen z. B. durch langsame Verdunstung des Wassers eine ständige Steigerung der Konzentration des umgebenden Mediums bewirkt wird; GROHROCK (1935) hat auf seine an *Saprolegnia*-Hyphen gesammelten Erfahrungen hin Betrachtungen über die Entwicklungsmechanik rhythmischer Membranbildungen angestellt. Ein solcher Rhythmus wird an unseren Objekten auch dann wahrnehmbar, wenn von einer steigenden Konzentration des äußeren Mediums nicht die Rede sein kann; wir werden GROHROCK folgen und geneigt sein, die für Algenzellen (*Bryopsis* — vgl. KÜSTER, 1929, 100) bekannten Vorgänge der rhythmischen Nekrose, der rhythmischen Plasmakontraktion und rhythmischen Membranbildung zum Vergleich heranzuziehen: 10—20 mal hintereinander sehen wir bei konstanten Außenweltbedingungen den Protoplasten von *Bryopsis* sich mehr und mehr zusammenziehen und ebensooft neu umhüllen.

Bei unseren *Achnanthes*-Zellen liegen die Verhältnisse aber wesentlich anders. Es mag wohl vorkommen, daß in einer Zelle der lebendige Inhalt sich kontrahiert und umhüllt, abermals kontrahiert und abermals umhüllt und unter fortgesetzter Reduktion seines Volumens mit diesem Spiel fortfährt. Der Regel aber entspricht ein solches Geschehen bei unseren Objekten offenbar nicht: die primären Theken können soweit voneinander abrücken, daß von einer ununterbrochen fortgesetzten Verkleinerung des von ihnen umschlossenen

Protoplasten nicht die Rede sein kann; der Volumenreduktion folgt offensichtlich auch eine Volumenzunahme, welche die Schalen und Schalenfolgen auseinanderschiebt, ja oftmals sogar zur Zerbröckelung der Systeme führt (s. Fig. 9 a); der Volumenzunahme folgen wiederum erneute Kontraktion, Ablösung von den zuletzt gebildeten Wänden und Entwicklung neuer sekundärer Theken. Das mitten in diesem Geschehen auf eine Volumenzunahme auch einmal eine Teilung folgen kann, ohne daß die Außenweltsbedingungen sich gewandelt hätten, und daß hiernach der Prozeß der atypischen Umhütung sich fortsetzen kann, hörten wir schon früher. Die Tatsache der Teilung läßt es möglich erscheinen und macht es sogar wahrscheinlich, daß die hier von uns wiederholt genannte Volumenzunahme ein Wachstumsvorgang ist; ausschließen freilich können wir auch mit unserer Beobachtung nicht die Möglichkeit, daß nicht Wachstum, sondern lediglich Schwellung zwischen zwei einander folgende Membranbildungen sich einschaltet.

Die Teilungen der von umfangreichen Schalensystemen umgebenen Protoplasten können zu einer Fragmentierung der vorliegenden Systeme führen und durch bescheidene Bewegungsleistungen können die beiden Teilstücke auf dem Agar voneinander abrücken (s. oben); Beachtung verdient die Arbeitsleistung der in Bewegung geratenen Zellen, die außer dem eigenen noch das Gewicht der an ihnen hängenden überzähligen Schalen zu transportieren und ein ungewöhnlich hohes Maß von Reibung zu überwinden haben.

Gleichviel ob Wachstum oder Schwellung oder beide Vorgänge bei der wiederholten Umhütung im Spiele sein mögen, — auf alle Fälle dürfen wir annehmen, daß hinter dem Werdegang unserer Membransysteme ein rhythmisches Spiel von diastolischen und systolischen Veränderungen sich verbirgt. Hierdurch rücken unsere Vorgänge in die Nähe derjenigen, die seit RACIBORSKI (1907) als Schrittwachstum bezeichnet werden (KÜSTER, 1935, 565).

Ein weiterer Weg, der zur Erforschung der Diatomeendoppelmembranen führen könnte, erschließt sich für uns vielleicht bei einer vergleichenden Betrachtung und ätiologischen Erforschung der an anderen Protisten, namentlich anderen Plakophyten sich abspielenden ähnlichen Vorgänge.

Die Membranbildungsvorgänge, wie sie für Diatomeen oben zu beschreiben waren, dürfen vielleicht mit den für Peridineen bekannten verglichen werden, die aus ENTZ' Veröffentlichungen (z. B. 1925) bekannt sind: bei manchen Cystenbildungen wiederholt die neue Membran

die Form der ursprünglichen (a. a. O., 162); in anderen Fällen scheint das Lumen der Hörner von *Ceratium* von dem des Zellenkörpers durch eine Membrankappe getrennt zu werden. Auch an die ineinander geschachtelten Hüllen der Syzygiencyste der *Ophryocystis Bütschlii* (vgl. DOFLEIN-REICHENOW, 1929, 879, Fig. 840) darf erinnert werden.

Gießen, März 1938.

Literaturverzeichnis.

- BARY, A. DE (1858): Bericht über die Fortschritte der Algenkunde etc. Bot. Ztg. **16**, 61.
- BENECKE, W. (1900): Über farblose Diatomeen der Kieler Förhrde. Jb. Bot. **35**, 535.
- BÜNNING, E. (1935): Zellphysiologische Studien an Meeresalgen. Protoplasma (Berl.) **22**, 444.
- CHATTAWAY, M. (1929): Protoplasmic retractions in *Bryopsis plumosa*. New Phytologist **18**, 359.
- CHOLNOKY, B. v. (1927): Zur Zytologie und Systematik der *Navicula pannonica* GRUN. Österr. bot. Z. **76**, 316.
- (1928): Über die Wirkung von hyper- und hypotonischen Lösungen auf einige Diatomeen. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. **19**, 452.
- (1929): Über mehrfache Schalenbildungen von *Anomoeoneis sculpta*. Hedwigia **68**, 297.
- (1935 a): Farbstoffaufnahme und Farbstoffspeicherung lebender Zellen pennater Diatomeen. Österr. bot. Z. **84**, 91.
- (1935 b): Plasmolyse und Lebendfärbung bei *Melosira*. Protoplasma (Berl.) **22**, 161.
- DOFLEIN-REICHENOW (1929): Lehrbuch der Protozoenkunde. 6. Aufl. Jena.
- ELO, J. E. (1937): Vergleichende Permeabilitätsstudien an niederen Pflanzen. Ann. Soc. bot. Zool.-botan. Fenn. Vanamo **8**, Nr. 6.
- ENTZ, G. (1925): Über Cysten und Encystierung der Süßwasser-Cerati. Arch. Protistenkunde **51**, 131.
- GEITLER, L. (1927): Häutung einer pennaten Diatomee. Österr. bot. Z. **76**, 98. Berichtigung dazu ebenda 242.
- (1932): Der Formwechsel der pennaten Diatomeen (Kieselalgen). Arch. Protistenkunde **78**, 1.
- GROHROCK, E. (1935): Über die Umhütung isolierter Protoplasmastücke. Untersuchungen an *Saprolegnia*. Planta (Berl.) **23**, 313.
- HUSTEDT, FR. (1927): Die Kieselalgen. Rabenhorsts Kryptogamen-Flora, Lief. 1. Leipzig.
- (1933): Die Kieselalgen. Ibid. 2. Teil, Lief. 3. Leipzig.
- KARSTEN, G. (1899): Die Diatomeen der Kieler Bucht. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, Abt. Kiel, N.F. **4**, 179.
- KLEBS, G. (1888): Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. botan. Institut Tübingen **2**, 489.
- KRASSKE, G. (1927): Diatomeen deutscher Solquellen und Gradierwerke, I. Internat. Rev. f. ges. Hydrobiol. **18**, 270.
- (1929): Beiträge zur Kenntnis der Diatomeenflora Sachsens. Bot. Archiv **27**, H. 3/4, 351.

- KÜSTER, E. (1910): Über Inhaltsverlagerungen in plasmolysierten Zellen. *Flora* **100**, 267.
- (1929): Pathologie der Pflanzenzelle, I. *Protoplasma-Monogr.* **3**. Berlin.
- (1935): Die Pflanzenzelle. Jena.
- LIEBISCH, W. (1929): Experimentelle und kritische Untersuchungen über die Pektinmembran der Diatomeen unter besonderer Berücksichtigung der Auxosporenbildung und der Kratikularzustände. *Z. Bot.* **22**, 1.
- LOCKWOOD, M. S. (1893—1896): Formes anormales chez les diatomées cultivées artificiellement. *Le Diatomiste* **2**, 9.
- LÜDERS, JOH. E. (1862): Beobachtungen über die Organisation, Teilung und Kopulation der Diatomeen. *Bot. Ztg.* **20**, 41.
- MARKLUND, G. (1936): Vergleichende Permeabilitätsstudien an pflanzlichen Protoplasten. *Acta bot. fenn.* **18**, 1—110.
- MCLEAN, R. C. (1926): Cellular regeneration in *Rhizosolenia setigera* Bright-Well. *Ann. of Bot.* **40**, 506.
- MÜLLER, O. (1899): Bacillariaceen aus den Natrontälern von El Kab. *Hedwigia* (Dresden) **38**, 274.
- OSTERHOUT, W. J. V. (1913): Protoplasmic contractions resembling plasmolysis which are caused by pure distilled water. *Bot. Gaz.* **55**, 446.
- PAYNE, F. W. (1922): *Liostephania* and its allies. London.
- PETERSEN, J. B. (1928): The aerial algae of Iceland. *Botany of Iceland* **2** (zitiert nach LIEBISCH).
- PFITZER, E. (1871): Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen (Diatomaceen). *Hanstein's Bot. Abhandl.* Heft 2.
- RACIBORSKI, M. (1907): Über Schrittwachstum der Zelle. *Bull. Acad. Sc. Cracovie, Cl. sc. math. et natur.*, 898.
- SENN, G. (1908): Die Gestalts- und Lageveränderungen der Pflanzen-Chromatophoren. Leipzig.
- SMITH, W. (1856): *A Synopsis of the British Diatomaceae* **2**. London.
- WEBER, F.: (1929): Plasmolyse-Zeit-Methode. *Protoplasma* (Berl.) **5**, 622.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1938

Band/Volume: [91 1938](#)

Autor(en)/Author(s): Küster-Winkelmann G.

Artikel/Article: [Über die Doppelschalen der Diatomeen. 237-266](#)