

Über Doppelschalen bei *Melosira*.

Von

Noburô Kamiya (Gießen).

Mit 23 Abbildungen im Text.

Doppelschalen sind wie bei vielen anderen Diatomeengattungen auch bei *Melosira* schon wiederholt beobachtet worden. Der erste, dem wir Mitteilungen über Bildungen dieser Art verdanken, ist W. SMITH (1856), der sie für *M. Dickiei* (*Orthosira Dickieii*) beschrieben und abgebildet hat. Was die von ihm beobachteten Mißbildungen (Taf. 52, Fig. 335) auszeichnet, ist die rhythmische Ausbildung zahlreicher ineinandergeschalteter, knapp aufeinander liegender Membranen, die (vgl. SMITH, 1856, 60) ein „fusiformes“ Lumen umschließen. Später hat BEGER (1927) über dieselbe Kieselalge ähnliche Mitteilungen gebracht und für sie „eigentümlich gestaltete, zu drei bis sieben kappenförmig ineinandergeschobene Zellen“ beschrieben und diese mit den von SMITH abgebildeten verglichen. Später kommt KRASSKE nochmals auf dieselbe *Melosira* zurück; auch er findet innere Schalen, „die oft bis zu zehn wie ein Satz Hüte immer kleiner werdend ineinandergeschachtelt erscheinen“ (1929, 360). Einen anderen Typus von Doppelschalen, bei welchem unter einer Valva und in beträchtlichem Abstand von dieser eine oder zwei neue Valven gebildet werden, hat O. MÜLLER (1906, 73) für *M. italica* beschrieben.

Die Beobachtungen, über die ich im folgenden berichten will, beziehen sich auf einige *Melosira*-Arten, die ich an der Ostküste von Hiddensee im Sommer 1938 zu sammeln und zu untersuchen Gelegenheit hatte. Herr Prof. Dr. KÜSTER lenkte meine Aufmerksamkeit darauf, daß in dem Material des Boddenwassers neben vielen normalen Zellen und Zellenketten gar nicht selten abnorme auftraten und unter diesen in nicht geringer Zahl Doppelschalenbildungen,

die sich von denjenigen, welche SMITH, BEGER und KRASSKE beobachtet haben, grundsätzlich unterschieden, dem von O. MÜLLER beschriebenen Typus ähnlich waren und unter sich überraschende Verschiedenheiten aufwiesen.

Ich will im folgenden einige von diesen Mißformen beschreiben.

In erster Linie handelt es sich bei meinen Beobachtungen um *Melosira Borreri*, deren große derbwandige Zellen sich zum Studium des Doppelschalenphänomens besonders gut eignen; seltener kam mir dieses an Fäden der *M. Jürgensi* zu Gesicht.

Bei *Melosira* erscheinen Doppelmembranen an verschiedenen Stellen des Membranpanzers — entweder werden neue Valven gebildet oder überzählige Pleuren. Die überzähligen Membranen entstehen in Ein- oder Mehrzahl, ihre Form weicht von der normalen mehr oder weniger ab, ihre Struktur zeigt ungewöhnliche Eigenschaften; eigenartige Beziehungen der Doppelschalen zu Wachstum und Teilung der Zellen und zur Auxosporenbildung sind nicht zu übersehen.

Bevor ich zur Diskussion der hier angedeuteten Fragen übergehe, will ich zunächst meine Befunde schildern, indem ich ausgewählte Fälle abbilde und die Abbildungen erläutere. An die Besprechung der Doppelschalen möge sich die einiger anderer Anomalien schließen, von welchen manche in Beziehungen zu der Doppelschalenbildung stehen, wie später zu prüfen sein wird.

Meine Untersuchungen wurden in der Biologischen Forschungsanstalt auf Hiddensee, später im Botanischen Institut zu Gießen ausgeführt. In allen Fällen bediente ich mich des Materials, das im Hafen Kloster auf Hiddensee von Phragmiteshalmen gewonnen werden konnte (Boddenwasser). Sowohl in dem frisch geschöpften Material als auch in dem erst einige Tage oder Wochen später untersuchten fanden sich sehr zahlreiche Individuen mit Doppelschalen, besonders reichlich in denjenigen Kulturschalen, die ich offen im Laboratorium hatte stehen lassen, und deren Wasser daher eine erhebliche Konzentrationssteigerung erfahren hatte. Objekte, die ich einer Probe von normaler Salinität entnommen habe, bezeichne ich mit N, diejenigen, die in konzentrierteren Lösungen sich befunden haben, mit + N.

I. Valvale Doppelschalen.

Die häufigsten Doppelschalenbildungen sind diejenigen, bei welchen eine neue Valva unter der normalen entsteht; unter dem annähernd hemisphärischen Gewölbe der letzteren entsteht ein

flacheres; im allgemeinen sind zwischen ihm und dem normalen keine Plasmareste zu erkennen. Zu dieser Form der Doppelschalen gehören die von O. MÜLLER (1906) für *M. italica* abgebildeten.

Ich fand Zellen mit einer, zwei, ein Mal sogar mit fünf Membraneubildungen.

Zumeist ist die Anheftung und Erzeugung der neuen Valven derart, daß ihre Ränder auf derselben Höhe liegen wie die der normalen Valven.

Abb. 1 zeigt eine *Melosira*-Kette (N), in der zwei Zellen zur Bildung von Doppelschalen übergegangen sind. In einer von beiden ist unter der Hypotheka eine neue Membran entstanden, welche nur wenig niedriger ist als die normale Theka; in der anderen ist ebenfalls eine neue Membran entstanden und besonders flach ausgefallen, so daß ihre Höhe etwa nur ein Drittel der normalen in Anspruch nimmt.

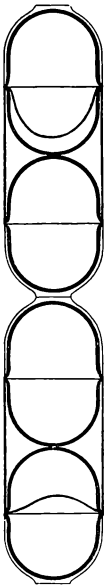


Abb. 1.

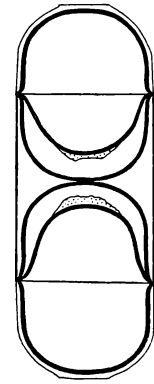


Abb. 2.

Abb. 2. Das dargestellte Zellenpaar (N) hat an den jüngeren Schalenhälften Doppelschalen entwickelt. Die äußere vom Plasma verlassene ist an beiden Zellen ungefähr ebenso dick wie die innere mit dem Protoplasma noch verbundene. Das Lichtbrechungsvermögen der inneren ist wohl etwas stärker als das der äußeren. Auf den inneren Schalen liegt beide Male ein schwaches Gallertpolster, das aber den verfügbaren Raum bei weitem nicht ausfüllt.

In anderen Fällen liegen die beiden Valven sehr viel dichter nebeneinander; wenn in solchen Fällen auch der qualitative Unterschied zwischen den beiden Membranen in dem Sinne sich verstärkt, daß die äußere Lamelle das Licht sehr schwach, die innere erheblich stärker bricht, so werden die beiden Lamellen als Gesamtheit genommen den normalen Valven sehr ähnlich, die aus zwei deutlich unterscheidbaren Lamellen entsprechender Qualitäten sich zusammensetzen; man kann alsdann den Eindruck gewinnen, daß nicht eine über-

zählige Lamelle gebildet worden ist, sondern dieselbe Membranproduktion stattgefunden hat wie unter normalen Verhältnissen, daß aber die beiden Lamellen sich nicht mehr berühren, sondern voneinander abgerückt liegen. Zuweilen ist der Raum, der zwischen beiden Lamellen liegt, außerordentlich gering. Bei dem in Abb. 2 dargestellten Falle ist er ansehnlich groß und daher zugleich die Form der inneren und äußeren Lamelle wesentlich verschieden.

Hier wie in später folgenden Abbildungen sind die Gallertmassen oder gallertigen Anteile durch Punktierung kenntlich gemacht.

Abb. 3 zeigt zwei Schwesterzellen, a und b (N); die beiden Hypotheken sind abnorm. Bei a ist die neue Hypotheka außerordentlich dünn geblieben; über die Existenz einer Membran gab erst Schwefelsäurebehandlung zuverlässige Auskunft. Bei b ist es zur Doppelschalenbildung gekommen. Die äußere Membran ist zart, aber im Mittelfelde gallertig stark verdickt; die Masse gibt starke Rutheniumrotfärbung; der

Kieselsäuregehalt ist offenbar sehr gering und fehlt in dem mittleren bikonvexen Gallertpolster vielleicht ganz. Die innere Membran entspricht einem sehr flachen Gewölbe, läßt aber zwei Lamellen unterscheiden wie die normalen Valven.

Abb. 4 zeigt wiederum zwei Schwesterzellen, a und b (N). Die einander zugewandten Hypotheken sind abnorm. Bei a sieht man zwei ineinander geschachtelte gleich dicke und das Licht ungefähr gleich stark brechende Haute. Die altere besteht aus zwei Lamellen, von welchen die auere stoffarm und schwach lichtbrechend ist — ahnelich wie bei jeder normalen Valva; bei der inneren Lamelle ist eine schwach lichtbrechende auere Zone nur schlecht und stellenweise zu erkennen. Komplizierter liegen die Dinge bei Zelle b. Die dem Plasma aufliegende Membran ist stark lichtbrechend — nicht anders als die innersten Schichten normaler Valven. Uber dieser Membran sieht man eine schwacher lichtbrechende auere, die aber ihrerseits nicht weniger als drei Schichten erkennen last: in der Abbildung sind eine anscheinend gesprengte auere, eine nur stellenweise sichtbare innere und eine derbe mittlere angedeutet.

Abb. 5 (N) zeigt eine sehr ungewohnliche Form abnormer Valvenbildung. Unter einer der beiden Valven hat sich eine abnorme gebildet, die mit der normalen hinsichtlich ihrer Hohe ubereinstimmt,

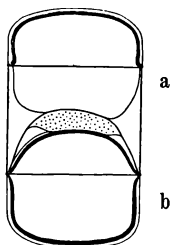


Abb. 3.

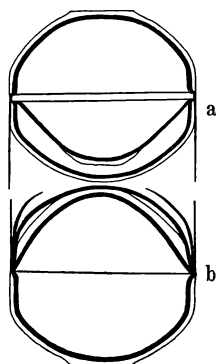


Abb. 4.

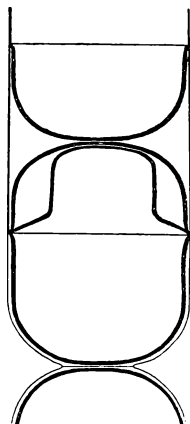


Abb. 5.

aber mit ihrer Hutchenform eigenartige selbstandige Umrisse bekommt: der Deckel des Hutes beruhrt die normale Valva, die „Krempe“ des Hutes liegt am Saum der Valva — wie es den typischen valvalen Doppelmembranen entspricht. In einem anderen Falle entstand ein ahnliches valvales Hutchen, das aber nicht mehr radiarsymmetrisch war, sondern an einer Flanke der Zelle uber den Saum seiner Valva hinausreichte ¹⁾.

II. Pleurale Doppelschalen.

Pleurale Doppelschalen liegen vor, wenn am Gurteilband eine neue Membran gebildet wird: Das Protoplasma zieht sich von dem normalen Gurteilband zuruck und bildet an der blogelegten Oberflache eine neue Membran, die entweder am ganzen Umfang der Zelle dem Protoplasma eine neue, sanduhrahnliche Form gibt oder nur an einer Flanke die normale Zellenform gleichsam eindellt.

¹⁾ Die hier beschriebenen Zellen verdanke ich einem Hiddenseepreparat des Herrn cand. rer. nat. PETELER.

Sanduhrzellen waren in meinem *Melosira*-Material nicht selten; ich fand sogar kurze Fäden, deren Zellen durchweg auf dem beschriebenen Wege Sanduhrform angenommen hatten; die Tailleinschnürung der Zellenform war bald flach und gering, bald sehr erheblich, so daß etwa ein Drittel des normalen Zellendurchmessers für die Deformation verloren ging. Sehr häufig ist der Fall, daß an derselben Zelle valvale und pleurale Doppelschalen nebeneinander erscheinen.

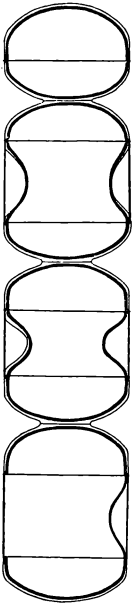


Abb. 6.

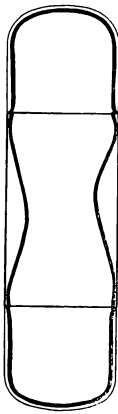


Abb. 7.

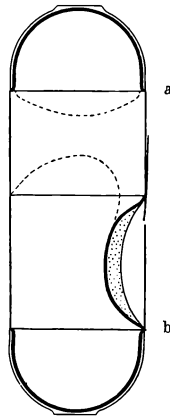


Abb. 8a.

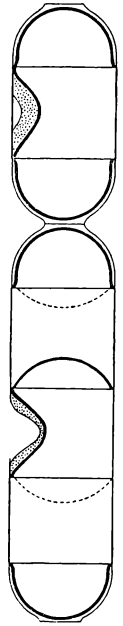


Abb. 8b.

Bei Abb. 6 sind mehrere Zellen dargestellt (N), deren Protoplasten sich in der Mitte eingeschnürt und in dieser Garnwickelform neu umhüllt haben. Die Breite des neuen Gürtelstückes ist derart, daß es von einem Valvenrand zum anderen reicht.

An der untersten Zelle (Abb. 6) ist eine eingedellte pleurale Membranbildung nur an einer Flanke der Zelle sichtbar.

Der Fall ist relativ selten, daß kurze Zellen wie diese pleurale Doppelschalen entwickeln; im dargestellten Fall ist das Verhältnis von Länge und Breite ungefähr wie 3:2. Viel häufiger ist der Fall, daß lange Zellen in der Mitte unter neuer Umhütung sich sanduhrförmig deformieren: die in Abb. 7 (N) dargestellte Zelle ist ungefähr viermal so lang wie breit; ihr Protoplast wird an den beiden terminalen Vierteln von je einer normalen Valva bekleidet, die beiden mittleren Viertel von der sanduhrähnlichen abnormen Pleura.

In der langen Zelle, die in Abb. 8a (N) dargestellt ist, ist an einer Flanke eine abnorme Gürtelbandmembranbildung vor sich gegangen. Der Protoplast hat sich

stark kontrahiert und in zwei Stücke zerlegt. Uns interessiert besonders die Struktur der Gürtelbänder. Bei der älteren Zellenhälfte *b* sah man auf der linken Flanke noch die Berührung mit dem Gürtelband der anderen Schalenhälfte; auf der anderen Flanke — d. h. derselben Seite, auf welcher die abnorme Membranbildung eingetreten ist, weist das Gürtelband eine Rißstelle auf. Die Klarheit, mit welcher an dem vorliegenden Exemplar die Gürtelbänder erkennbar sind, führt uns zu dem Schluß, daß die sanduhrartige Einschnürung des Protoplasten nicht etwa dadurch zustande kommt, daß das Gürtelband einer der beiden Theken anstatt in Zylinderform sich zu entwickeln, in Form einer Delle sich entwickelt hätte, einer plasmolytischen Eindellung des Protoplasten folgend; vielmehr wird uns an dem vorliegenden Exemplar klar, daß die Membran der Eindellung eine Neubildung ist, die zu den normal entwickelten Gürtelbändern hinzukommt. Soweit sich erkennen läßt, ist diese Neubildung mit beiden Gürtelbändern fest verbunden, so daß die beiden Theken hierdurch zu einem Kontinuum zu werden scheinen. Bei der Theka *b* reicht die Dellenmembran bis zum Rand der Valva, bei *a* bis an den Rand des Gürtelbandes.

In dem Exemplar von Abb. 8 *a* ist die abnorme Membran nicht nur dicker als die normalen Gürtelbänder, sondern auch erheblich stärker als viele andere überzählige Membranen ähnlicher Diatomeenzellen.

Auch in anderen Fällen fand ich die Dicke der abnormen Membran erheblich; man kann in ihr sehr oft zwei Schichten unterscheiden, wodurch die abnorme Membran strukturell den Valven ähnlich wird; die innere entspricht in Lichtbrechungsvermögen und Dicke ungefähr der inneren Valvenlamelle; die äußere Lamelle ist zwei- bis dreimal so dick wie die äußere Valvenlamelle; aus ihrem schwachen Lichtbrechungsvermögen darf auf besonderen Wasserreichtum geschlossen werden.

In Abb. 8 *b* (+ N) sind wiederum zwei Zellen dargestellt. Die eine zeigt wieder im Gürtelbandraum eine starke Eindellung und derbe Membranneubildung, die durch ihre Dicke und ihr schwaches Lichtbrechungsvermögen auffällt.

Schwer zu deuten ist das Verhalten der unteren Zelle, deren Inhalt sich in zwei Stücke zerlegt hat. Eine kleinere Portion des Protoplasten füllt ungefähr den Raum unter einer Valva; der gegenüberliegende Raum ist plasmaleer. An einer Flanke ist das Profil der Zelle fast bis zur Längsachse eingekerbt; an dieser Stelle liegt die zweite Plasmaportion, die auf der einen Seite umhütet, auf der anderen nackt ist. Die Membran an der Einkerbung besteht aus mehreren Schichten: einer äußeren, sehr wasserreichen Schicht, die (parallel zur Oberfläche) feine Lamellierung erkennen läßt.

Die Umrisse der kontrahierten Protoplasten sind durch Strichelung kenntlich gemacht.

Die in Abb. 9 (N) dargestellte Zelle unterscheidet sich von den bisher betrachteten dadurch, daß sich die pleurale Membranbildung ringsum über die eine der beiden normalen Pleuren spannt; links sieht man deutlich die Doppelschichtigkeit der neuen Membran; rechts scheint dieselbe Struktur vorzuliegen, obwohl die neue Membran unmittelbar an die normale sich anschließt.

Daß pleurale Doppelmembranen besonders dick werden, ist sehr oft zu konstatieren. Häufig sieht man die äußere Lamelle der neuen pleuralen Membranbildung nicht bloß durch ihre Dicke, sondern auch durch ihr schwaches Lichtbrechungsvermögen gekennzeichnet, durch das sie gallertähnlich erscheint.

Nach Zusatz von Süßwasser lösten sich die beiden Theken voneinander (vgl. BAUER, 1938).

Abb. 10 (N) zeigt mehrfache pleurale Membranbildungen, zugleich die normalen durch Verbiegung der Zelle voneinander abgespreizten Gürtelbänder. Alle neuen Membranen sind dicker und stärker lichtbrechend als die normalen Gürtelbänder. Hinsichtlich ihres Ansatzpunktes verhalten sich die neuen Membranen an verschiedenen Flanken der Zelle verschieden; bei a setzt die innere Membran am Valvenrand an, die äußere folgt eine kurze Strecke weit noch dem Gürtelbände. An der Flanke b sind beide abnormen Membranen an den Valvenrand angeschlossen.

Eine seltene Form pleuraler Doppelschalenbildung liegt dann vor, wenn an einer Zelle mehr als ein Sulcus an den Gürtelbändern sichtbar wird; dergleichen ist in Abb. 13c dargestellt.

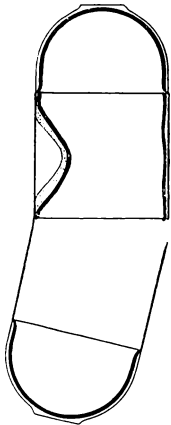


Abb. 9.



Abb. 10.

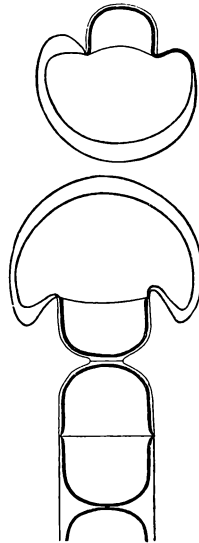


Abb. 11 a.

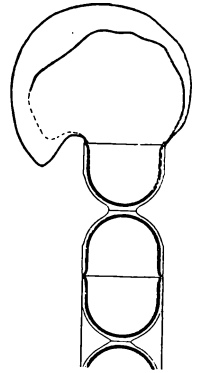


Abb. 11 b.

III. Auxosporen.

Das von mir untersuchte Material war reich an Auxosporen. Auch an diesen fanden sich zahlreiche Anomalien.

Die auffallendsten waren die pilzhutförmigen, die Abb. 11 wiedergibt.

Die in Abb. 11 a (N) dargestellte Bildung ist wohl folgendermaßen zu erklären: Eine *Melosira*-Zelle hat sich geteilt; die Protoplastenhälften sind aus den einander zugewandten Theken durch ein Wachstum hinausgetreten, das dem von der Auxosporenbildung her bekannten entspricht. Dieses Wachstum hat indessen nicht zur Bildung kugelähnlicher Körper geführt, sondern es sind pilzhutähnliche Körper entstanden, die ihre Konkavität der Theke zuwenden, deren Protoplast den Pilzhut geliefert hat. Die Wachstumsprodukte

der beiden Zellenhälften verhalten sich ganz symmetrisch, so daß die Vermutung sich aufdrängt, daß die dichte Lagerung der heranwachsenden Protoplasten und der Raummangel ihnen die abnorme Form aufgenötigt haben.

Als Doppelschalenbildung besonderer Art wird der hier abgebildete Fall (Abb. 11b) dadurch interessant, daß eine neue Schale sich bildet, ohne daß man von Erstlingszellen sprechen könnte.

Im Hiddenseematerial fanden sich die beschriebenen Bildungen zu wiederholten Malen.

Die pilzhutförmigen Auxosporen sind fast stets annähernd radiärsymmetrisch. Abweichungen von der Regel und unregelmäßig gestaltete Auxosporen (vgl. Abb. 11b N) sind selten. —

Mit abnorm gestalteten und unvollkommen gebliebenen Auxosporen möchte ich vermutungsweise die knieförmig gebogenen *Melosira*-Zellen gleichstellen, die in meinem Material auffallend häufig waren (Abb. 12).

Besonderes Interesse verdient an dem in Abb. 12 dargestellten Faden die knieartig gebogene Zelle c. Das Gürtelband einer Theke ist abgespreizt; unter ihm wird die konvexe Flanke der Zelle sichtbar. Ich möchte annehmen, daß in solchen Fällen und auch bei noch stärker gekrümmten ein Wachstum des Inhalts und eine Umhütung im Spiele sind, die mit den entsprechenden Teilvorgängen der Auxosporenbildung verglichen werden dürfen, von diesen aber sich durch die ungleichmäßige Verteilung und Beschränkung der Wachstumstätigkeit unterscheiden.

Bei Zelle b erscheinen die beiden Theken gegeneinander verschoben; die zwischen ihnen liegenden Membranen weisen stellenweise unregelmäßige Membranverdickungen auf. Zelle a ist nahezu normal, Zelle d abnorm durch die beuligen Formen einer Theke. — Die Zellen stammen aus einem Kulturmedium erhöhter Salzkonzentration.

Abb. 13 stellt einen aus dem Wasser des natürlichen Standorts entnommenen Faden dar: Zelle a zeigt knieförmige Deformation, Zelle c abnorme Biegung der Zelle und zugleich ungewöhnliche pleurale Doppelschalen (s. oben S. 330); Zelle b ist normal.

IV. Abnorme Teilungen.

Die an *Melosira* auftretenden Teilungen können in verschiedenem Sinne abnorm werden.

1. Die Teilungen spielen sich an abnorm gestalteten Zellen ab.
2. Die Teilungen bleiben unvollkommen.

3. Die Teilungen führen zu abnorm gestalteten Hypotheken. —

1. Daß sich Teilungen an abnorm gestalteten Zellen abspielen können, habe ich für die oben beschriebenen Sanduhrzellen feststellen können. Auch Zellen, welche durch pleurale Doppelschalenbildung Sanduhrformen bekommen haben, sind teilungsfähig.

Abb. 14 stellt eine Zelle dar, an deren Gürtelband — anscheinend ringsherum — eine neue Lamelle entstanden ist und die hiernach

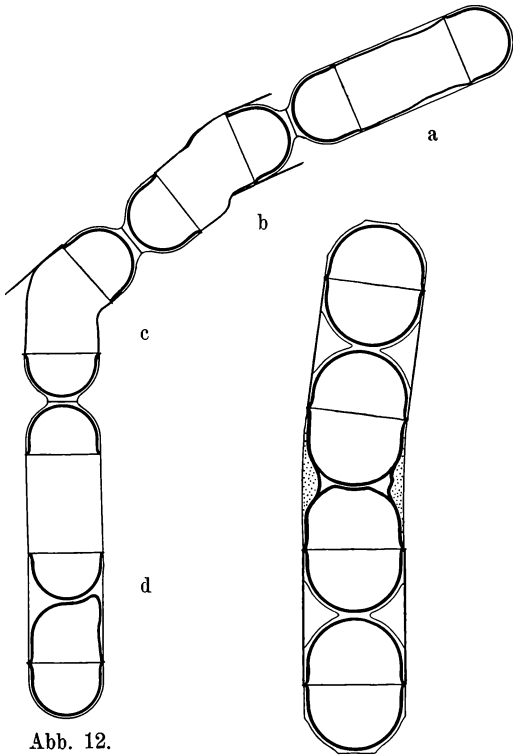


Abb. 12.

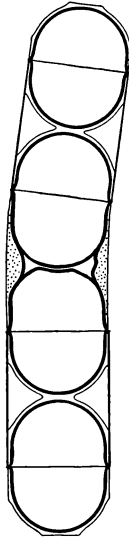


Abb. 14.

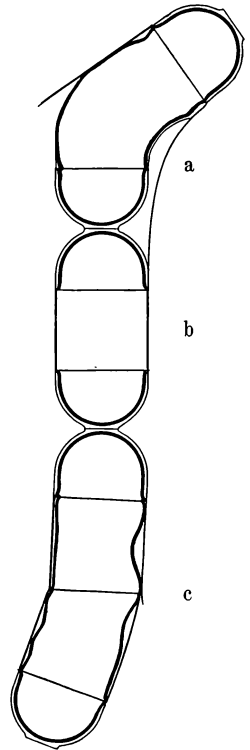


Abb. 13.

zur Teilung gekommen ist; die neuen Valven sind nahezu normal gestaltet und zeigen nur an der Kontaktfläche geringe Deformationen.

Wie sich solche von pleuralen Doppelschalen umkapselten Zellenorgane beim weiteren Wachstum verhalten, habe ich nicht beobachten können; ich erschließe aus Zellformen, wie der in Abb. 15 dargestellten, daß beim weiteren Wachstum die Doppelschalen zerreißen oder sich absprengen lassen, so daß auf einer der beiden Zellen ein zylinder- oder kegelmantelähnlicher Kragen stehen bleibt.

Bei der in Abb. 16 dargestellten Zelle liegt über der pleuralen Wand eine gallertige Schicht.

Die in Abb. 14 und 15 dargestellten Objekte stammen aus einem +N-Medium.

2. Unvollkommene Teilungen sind an *Melosira Borreri* wie an *Melosira Jürgensi* von mir wiederholt beobachtet worden: der Protoplast zerlegt sich nur unvollkommen in zwei Stücke, diese bleiben irgendwie miteinander in Verbindung (Abb. 16, 17, 18; +N u. N).¹⁾

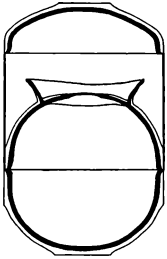


Abb. 15.

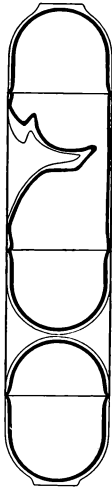


Abb. 16.



Abb. 17.

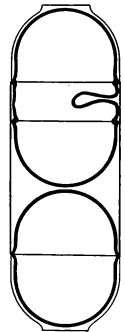


Abb. 18.

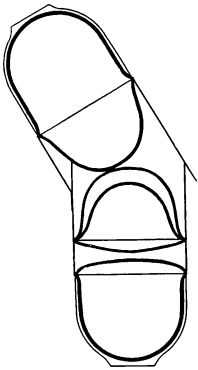


Abb. 19.

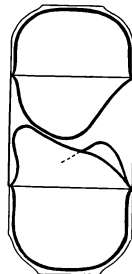


Abb. 20.

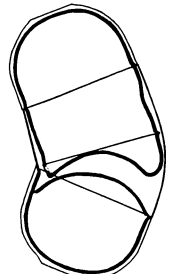


Abb. 21.

3. Am häufigsten ist der Fall, daß die bei der Teilung entstehenden Valven abnorme Form haben. Besonders oft sind mir abnorm flache Valven begegnet.

In diesen und ähnlichen Fällen sieht man stets die beiden einander zugewandten Hypotheken von zwei Schwesterzellen dieselbe Anomalie aufweisen.

Die in Abb. 19 (+N) dargestellten Zellen zeigen sehr flache Hypotheken; eine der Epitheken ist doppelt entwickelt; die benach-

¹⁾ Frau Dr. KÜSTER-WINKELMANN danke ich bestens für die Überlassung eines dieser Präparate.

bart liegende dritte Zelle ist tot, ihre Gürtelbänder haben sich abgespreizt.

Hier sind auch diejenigen Fälle zur Sprache zu bringen, in welchen die einander zugewandten Valven eines Schwesterzellenpaares nicht mehr normal gewölbt, sondern unregelmäßig gebuckelt oder zerknittert oder eingedellt erscheinen (Abb. 20 N, Abb. 21 + N).

V. Plasmakugeln.

Schließlich möchte ich hier noch einer Reihe weiterer anomaler Erscheinungen gedenken, die zwar mit Membranbildung nichts zu tun haben, andererseits aber so wie einige der oben beschriebenen

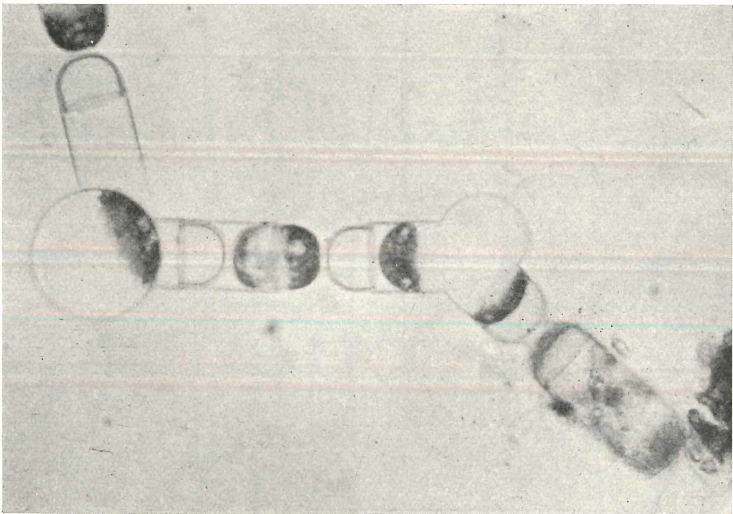


Abb. 22.

Mißformen mit den Vorgängen der Auxosporenbildung vielleicht in irgendwelchem Zusammenhang stehen. Ich meine diejenigen Fälle, in welchen *Melosira*-Frusteln spontan aufklappen und ihren lebendigen Inhalt entlassen. Dieser liegt als Kugel vor dem erbrochenen Gehäuse, die Theken des letzteren sind völlig plasmafrei. Ich habe in Hiddensee diese Bildungen wiederholt beobachtet (Abb. 22 N). Es ist aus den Untersuchungen früherer Autoren bekannt (KARSTEN, 1899; BROCKMANN, 1908; BAUER, 1938), daß Übertragung in hypotonische Medien lebende Diatomeenzellen zum Aufklappen der Schalen und zur eruptiven Abgabe kleiner Plasmaanteile bringt; in unserem Falle trat die Eröffnung der Zellen nach achttägigem Aufenthalt

der Objekte in der feuchten Kammer ein; der Austritt des Protoplasmas war stets vollkommen.

Ich habe vergeblich nach Zellen gesucht, deren entblößter ausgetretener Inhalt noch weitere Entwicklungsphasen erlebt; weder Behütung, noch Wachstum habe ich nachweisen können. Andererseits ist mir aufgefallen, daß die Plastiden sich einseitig zu einer sichelähnlichen Gruppe häufen, so daß die ihr gegenüberliegende Seite der Kugel völlig plastidenfrei wird (vgl. KÜSTER-WINKELMANN, 1938, Fig. 18); solche Gruppierungen des Zelleninhalts sind von Beobachtungen an intakten *Melosira*-Zellen her als Anzeichen bevorstehenden Absterbens bekannt.

Daß die Plasmakugeln leben, ist leicht nachzuweisen — in hypertonen Medien verkleinern sie ihr Volumen (vgl. SCHREIBER, 1931, 336).

Von den Teilvorgängen der Auxosporenbildung unterscheiden sich auch cytomorphologisch die von uns beobachteten pathologischen dadurch, daß kein Anheften des Zellinhalts an der Membran, kein „Steckenbleiben“ in den Theken erkennbar ist.

Auch an dem in Gießen beobachteten *Melosira*-Material beobachtete ich zuweilen spontane Öffnung der Zellen: das Protoplasma und die Plastiden blieben tot und gequollen im Lumen liegen, der „Tonoplast“ lag als glasklare Kugel vor der aufgeklappten Zelle. Tonoplasten werden auch in intakten lebenden *Melosira*-Zellen zuweilen sehr deutlich.

In denselben Kreis von Erscheinungen rechne ich eine weitere nur einmal beobachtete Mißbildung. Eine Zelle von *Melosira* hat sich aufgeklappt; an einer Flanke bleiben die Theken noch miteinander in Berührung; die Gürtelbänder sind zum Teil abgespreizt und abgesprengt. An der geöffneten Flanke ist der Inhalt hervorgetreten, doch bleiben die Lumina der Theken noch mit Protoplasma gefüllt. Die hervorgetretene Plasmamasse hat sich umhütet. So ist ein allseits umhülltes, sonderbar dreizählig geformtes Gebilde zustande gekommen, dessen drei Stücke ungefähr mit 120° divergieren. Der Protoplast dieses Gebildes wird in der Hauptsache von zwei (normalen) Valven und einem (abnormen) dritten Schalenstück umhüllt, das mit einem Hut verglichen werden darf: der Kopfteil des Hutes ist ungefähr hemisphärisch geformt; der gegen jenen nahezu rechtwinklig abgesetzte Teil bedeckt die zwischen den beiden voneinander abgespreizten Theken liegende Lücke. Diese beiden hier unterschiedenen Teile der abnormen Membran haben gleiche Dicke und gleiches Lichtbrechungsvermögen; ich wage nicht zu entscheiden, ob sie zusammen ein Membranstück darstellen oder zwei irgendwie miteinander verfalzten Platten entsprechen.

VI. Allgemeine Betrachtungen.

Meine Beobachtungen beziehen sich ausschließlich auf das am natürlichen Standort gesammelte oder im Laboratorium längere oder kürzere Zeit aufbewahrte Material, dessen Reichtum an Doppelschalen und anderen anomalen Bildungen unerschöpflich war. Künstliche Kulturen wurden nicht zu Hilfe gezogen.

Die Deutlichkeit, mit der bei *Melosira Borreri* die derben Membranen zu beobachten sind, und die Einfachheit der Zellenformen machen das Material zum Studium der Doppelschalen sehr geeignet.

Eingehende morphologische Mitteilungen liegen bisher nur für die *Achnanthes*-Arten vor, über deren Doppelschalen wir durch KÜSTER-WINKELMANN (1938) unterrichtet worden sind. Mit den an *Achnanthes* auftretenden Anomalien werde ich im folgenden die an *Melosira* beobachteten zu vergleichen haben. —

Die Form der Doppelschalen wird zunächst dadurch bestimmt, ob mit ihnen eine Valva oder eine Pleura ersetzt wird. Valvule Neubildungen gleichen sphärischen Kalotten — die pleuralen haben die Grundform eines Zylinders.

In der großen Mehrzahl der Fälle sind die valvalen Neubildungen radiärsymmetrisch; so abwechslungsreich abnorm gestaltete, aber irgendwie noch den Symmetriegesetzen der Spezies gehorchende Formen wie KÜSTER-WINKELMANN bei *Achnanthes* (1938, Abb. 5d u. 10) habe ich bei *Melosira* nicht gefunden. Doppelvalven andererseits, die alle Symmetrieverhältnisse, die die normalen kennzeichnen, aufgeben, sind bei *Melosira* nicht selten (Abb. 20, 21). Ob die nackte Protoplastenoberfläche vor der Umhütung so wunderliche Formen annehmen kann, wie sie später die Valven zeigen, oder ob die junge Membran in späteren Stadien ihrer Entwicklung sich deformieren läßt — CHOLNOKY (1935) hat auf die Deformierbarkeit jugendlicher Diatomeenmembranen hingewiesen — muß unentschieden bleiben. Zellenpaare wie die oben mit Abb. 20 dargestellten habe ich wiederholt in meinem *Melosira*-Material gefunden (vgl. auch Abb. 21); die annähernd sphärische Fläche, in der eine konvex und eine konkav gewölbte Schwesterzelle nebeneinander liegen, erinnern an die Bilder, die beim Kontakt einer lebenden turgeszenten und einer absterbenden turgorlosen Zelle zustande kommen. Von einer Erklärung des Phänomens muß ich Abstand nehmen.

Ähnliche Wandformen und konkave Disken hat O. MÜLLER in Zusammenhang mit der Dauersporenbildung für *Melosira italica* beobachtet und abgebildet (1906, Tab. II, Abb. 3); doch scheint es,

daß an meinen Objekten die Valven eine erheblich stärkere Einfeldung erfahren als an den von MÜLLER beschriebenen, und daß auch morphologisch und cytogenetisch wesentliche Unterschiede zwischen diesen und jenen bestehen.

Unvollständige abnorme Membranen, die mit ihren Rändern keinen Anschluß an die normalen finden oder wenigstens nicht überall einen solchen erkennen lassen, sind bei *Melosira* selten, (vgl. Abb. 4), bei *Achnanthes* häufig (vgl. KÜSTER-WINKELMANN, 1938, Abb. 8).

Die Zahl der Doppelmembranen bleibt an den *Melosira*-Zellen meines Materials stets gering. Mehr als sechs Membranen habe ich niemals übereinander wahrgenommen; für *Achnanthes* gibt KÜSTER-WINKELMANN (1938) sieben Membranen an; von den seit SMITH (1856) bekannten gehäuften *Melosira*-Membranbildungen ist bekannt, daß sie aus zehn Lagen bestehen können (s. oben).

Die Ansatzstellen der überzähligen Membranen sind bei *Melosira* zumeist leicht festzustellen. Bevorzugter Anheftungsort für valvale Neubildungen ist der Rand der normalen Valven; Ansatzstelle der pleuralen Neubildungen ist zumeist der Rand des normalen Gürtelbandes oder eines Zwischenbandes. Wenn man die pleuralen Neubildungen nur im mittleren Teil des normalen Gürtelbandes von diesem sich abheben sieht, so kann man sich in vielen Fällen leicht davon überzeugen, daß die Neubildung mit ihren Rändern flach den normalen Membranstücken anliegt und erst in einigem Abstand von dem Rande des letzteren sich von ihm abhebt (z. B. Abb. 7); in anderen Fällen läßt sich freilich eine solche Feststellung nicht mit Sicherheit durchführen.

Plasmatische Einschlüsse — farblose und plastidenhaltige — habe ich bei *Melosira* über vielen Membraneubildungen gefunden, niemals zwischen den pleuralen Membranen. Die Menge des eingeschlossenen Plasmarestes wechselt — man findet alle Übergänge zwischen abnorm beschalteten Zellen, welche zwischen den Doppelschalen sehr geringe Plasmamengen bergen — und solchen Gebilden, bei welchen zwischen den beiden Valven ein Raum von normaler Zellengröße mit reichlichen Plasmaresten liegt, so daß der Eindruck entsteht, daß zwei Tochterzellen entstanden sind, von welchen die eine vor der Behütung gestorben, die andere sich normal umhütet hat.

SCHMITZ, dessen Beobachtungen an *Melosira* PFITZER (1871, 135) mitteilt, hat nicht nur valvale Doppelschalen beobachtet, sondern auch den plasmatischen Resten, welche zwischen den beiden Schalen

liegen bleiben können und frühe absterben, an den Erstlingszellen seine Aufmerksamkeit geschenkt; das Vorhandensein der Reste führt SCHMITZ dazu, eine mißglückte Teilung der doppelbeschalteten Zellen anzunehmen. Daß in der Tat durch besonders reichliche tote Einschlüsse diese Annahme nahegelegt wird, deutete ich bereits an; leider vermochte ich an meinem Material nicht zu prüfen, ob die sterbenden und abgestorbenen Protoplastenstücke einen Kern enthalten.

Die bei *Melosira* beobachteten Plasmareste geringen Umfanges entsprechen den für *Achnanthes* beschriebenen (KÜSTER-WINKELMANN, 1938).

Die Struktur der überzähligen Membranen läßt bei *Melosira* offenbar größere Mannigfaltigkeit erkennen als z. B. bei *Achnanthes*. Wie bei dieser sind auch bei *Melosira* die inneren Schalen bald sehr zart, bald sehr derb. Bei *Melosira* kommt hinzu, daß oft die Membranen mehrere Schichten erkennen lassen — bei valvalen wie bei pleuralen Neubildungen. Wo zwei Schichten erkennbar sind, ist die äußere schwach, die innere stark lichtbrechend; zuweilen liegen diese beiden Schichten einander sehr nahe, indem nur stellenweise ein schmaler Spalt sie trennt; beide zusammen gleichen dann der normalen Valvenmembran; in anderen Fällen besteht zwischen beiden Schichten ein starker Abstand, so daß man annehmen muß, daß zwischen der Entstehung der beiden Membranen eine Kontraktion des Protoplasmas vor sich gegangen ist.

Die normalen Gürtelbänder von *Melosira* sind bekanntlich sehr zart, die pleuralen Neubildungen meist ansehnlich derb, und oftmals sind an ihnen zwei Schichten zu erkennen, deren Qualitäten den der normalen und der überzähligen Valven entsprechen; die besonders starke anscheinend gallertige Ausbildung der äußeren Schicht fällt nicht selten auf (Abb. 8, 9). Besonders dicke Doppelschalen scheint PFITZER (1871, Taf. III, Abb. 9) an *Navicula cuspidata* beobachtet zu haben. Derselbe Forscher spricht einmal von den Diatomeen als Zellenarten, welchen im Gegensatz zu den Konjugaten die Fähigkeit, dicke Membranen zu bilden, abgehe und durch Doppelbildungen diesen Mangel ersetzen (1871, 104); bei *Melosira* bleiben, wie wir sehen, dicke Schalenbildungen nicht immer aus. Es wäre daran zu erinnern, daß Restitutionsmembranen plasmolysierter Zellen bei manchen grünen Algen ebenfalls durch ihren hohen Wassergehalt auffallen (KLEBS, 1888).

Wenn wir von pleuralen Membranbildungen sprechen, so bleibt dabei für uns die Lage derselben in der Zelle maßgebend; hin-

sichtlich der Struktur gleichen oder ähneln diese Neubildungen oftmals den Valven mehr als den Gürtelbändern.

Bei valvalen Doppelschalen ist dicke gallertige Ausbildung selten. Abb. 3 stellt den Fall dar, daß die Scheitelkalotte der überzähligen Valva zu einer dicken gallertigen Linse geworden ist — ich habe solche Ausbildungsweise nur einmal gefunden. Häufiger ist die Produktion von Gallert am Scheitel einer normal ausgebildeten neuen Valva, auf der man jene ein flaches Polster bilden sieht (Abb. 2).

Die pleuralen Membranneubildungen, welche den Protoplasten in Sanduhrformen bringen, sind offenbar den von KÜSTER-WINKELMANN für *Achnanthes* beschriebenen Sanduhrmembranen gleichzustellen (1938, Abb. 7 u. 8); die Genannte bringt die Entstehung dieser Membranen mit den Zellteilungen in Beziehung. Solche bestehen bei *Melosira* in der Tat, und es scheint, daß sie bei *Melosira* leichter zu beurteilen sind als bei *Achnanthes*.

Beziehung der pleuralen Doppelmembranen zum Zellteilungsakt sehe ich zunächst darin, daß dorthin, wo die Einschnürung erfolgt ist, bei der nächsten Teilung die Teilungsebene zu liegen kommt, und daß fast ausschließlich diejenigen Zellen zu Sanduhrbildungen kommen, die durch ihre Länge verraten, daß sie vor einer neuen Teilung stehen. Andererseits ist der Übergang zwischen pleuraler Sanduhrformgebung und unvollkommener Teilung fließend; ich verweise auf Abb. 16, mit der wir eine besondere Form pleuraler Wandbildung bereits zu unseren Beispielen für unvollkommene Zellteilung gestellt haben.

Wie sich die pleurale innere Membran nach vollzogener Teilung verhalten kann, sollen Abb. 14 u. 15 zeigen; wir nehmen an, daß die auf einer der beiden Tochterzellen sichtbaren Membranreste von einer pleuralen Doppelschalenbildung stammen. Frau Dr. KÜSTER-WINKELMANN hat 1937 ähnliche Anomalien in großer Zahl an *Melosira Borreri* in Hiddensee beobachtet (mündliche Mitteilung).

Daß an meinem Material auch unabhängig von Doppelschalenbildung Anomalien der Teilung auftreten können, lehren diejenigen zahlreichen Fälle, in welchen die einander zugewandten Hypotheken vieler Schwesterzellen durch abnorme Form, abnormes Profil und allzugerings Höhe von den normalen sich unterscheiden (O. MÜLLERS „Pleomorphismus“, 1906). —

Versuche an *Melosira*-Zellen, in künstlicher Kultur und durch planmäßig veränderte Lebensbedingungen Doppelschalenbildung hervorzurufen, wurden nicht angestellt. Zur Kenntnis der Ursachen der Doppelschalenbildung kann ich daher nicht viel beitragen. Nur auf die kausalen Beziehungen, welche zwischen Doppelschalenbildung

und Plasmolyse bestehen, darf ich mit einigen Worten eingehen. Für solche Beziehungen spricht nicht nur die große Häufigkeit, mit der die Doppelschalen in Medien abnorm hoher Konzentration erscheinen, sondern auch ein Vergleich der Doppelschalenformen mit den an derselben Spezies erzielbaren Plasmolyseformen.

Bei Behandlung der *Melosira*-Zellen mit hypertonischen Mitteln sieht man zwei verschiedene Plasmolyseformen vorherrschen: entweder tritt valvale oder pleurale Plasmolyse ein; bei der valvalen werden die Valven — vollkommen oder unvollkommen — vom Protoplasma entblößt; bei der pleuralen löst sich das Protoplasma vom Gürtelband ab. Nach CHOLNOKY (1928, 1929) löst sich das Protoplasma vieler Diatomeen leichter an der pleuralen als an der valvalen von der Wand ab. Bei *Melosira*, über deren Plasmolyseformen sich CHOLNOKY (1935) eingehend geäußert hat (*M. arenaria*), bestehen nach meinen Erfahrungen deutliche Beziehungen zwischen Zellenform und Entwicklungszustand der Zellen einerseits, der Plasmolyseform andererseits: bei kurzen Zellen herrscht valvale, bei langen Zellen pleurale Plasmolyse vor. Bei den

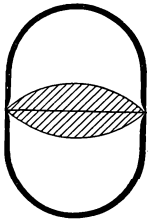


Abb. 23.

ersten wechseln die Plasmolysebilder insofern stark, als nicht immer vollständige Ablösung des Protoplasmas von der Valva eintritt, sondern es an dem Zenithpunkt

der Schale haften bleibt, indem ferner der positive Plasmolyseort sich nicht symmetrisch am ganzen Umfang der Zelle bemerkbar macht, sondern nur an einer Flanke oder an mehreren voneinander getrennten Stellen; bei starker Kontraktion (Abb. 23) nimmt der Protoplast die Form einer bikonvexen Linse an, deren Ränder mit der Gürtelbandmembran verbunden bleiben (vgl. CHOLNOKY, 1935; KÜSTER-WINKELMANN 1938, Abb. 13).

Bei langen Zellen, d. h. solchen, die unmittelbar vor einer neuen Teilung stehen, löst sich das Protoplasma vorzugsweise in der Mitte der pleuralen Flanken ab, so daß es sich zu Sanduhrformen zusammenzieht. Über ähnliche Plasmolyse-sanduhrformen hat z. B. KÜSTER-WINKELMANN (1938, Abb. 14) berichtet.

Es ist nun von Bedeutung, daß dieselben Formen, die wir nach Plasmolyse den Protoplasten annehmen sehen, auch bei der Doppelschalenbildung ihre Rolle spielen. Noch deutlicher als bei *Achnanthes* (KÜSTER-WINKELMANN, 1938) läßt sich diese Übereinstimmung bei *Melosira* feststellen; die ursächlichen Beziehungen der Plasmolyseform und Doppelschalenbildung lassen sich bei *Melosira* deswegen überzeugender dartun, als es anscheinend für andere Diatomeengattungen möglich ist, weil bei dieser Gattung — wenigstens bei

dem von mir untersuchten Hiddenseematerial von *Melosira Borreri* — die Mannigfaltigkeit und „Willkür“ der Plasmolyseformen nicht so groß ist wie bei anderen Diatomeenformen.

Ob die Plasmolyse, die der von mir beobachteten Doppelschalenbildung vorausgeht, immer eine osmotisch bedingte ist oder unter Umständen auch eine anders geartete sein kann, will ich nicht zu entscheiden versuchen; daß sich auch an frischem, dem natürlichen Standort entnommenen Material so viele Doppelschalen finden, spricht vielleicht für die Beteiligung von Reizplasmolysen irgendwelcher Art. KÜSTER-WINKELMANN (1938, 261) hat auf die Schwierigkeiten hingewiesen, die sich aus unserer allzu geringen Einsicht in die Physiologie der Reizplasmolysen und überhaupt in das osmotische Verhalten der Diatomeen für die kausale Erklärung der Doppelschalenbildungen ergeben.

Auch in der normalen Cytogenese der *Melosira* spielen spontane Plasmolysen eine große Rolle — bei Entstehung der Dauersporen und bei Entwicklung der Auxosporen; einen Vergleich der für einige *Melosira*-Arten beschriebenen Dauersporen (vgl. O. MÜLLER, 1906) mit den Doppelschalenbildungen mag eine von BETHGE gegebene Figur (1925, Taf. II, Abb. 18 a) erleichtern. Die im Perizonium zustande kommenden Erstlingsmembranen liegen keineswegs immer der Perizoniumhaut überall an, sondern lassen nach Kontraktion des Protoplasten einen ansehnlich weiten Raum zwischen sich und der Auxosporenmembran klaffen (vgl. z. B. PFITZER, 1871; HUSTEDT, 1923). Die Membranbildungen, die der Dauersporenbildung vorausgehen, entsprechen im wesentlichen den an unserem Material besonders häufigen valvalen Doppelmembranen.

Auch die in Abb. 5 dargestellte ungewöhnliche Doppelschalenform entspricht einer häufig beobachteten Plasmolyseform; wir schließen aus den hütchenförmigen Doppelschalen, daß der Protoplast nicht nur dort, wo er sich von seiner Membran abgelöst hat, sondern auch da, wo er ihr noch anliegt, zur Bildung einer neuen Membran schreiten kann; zu derselben Folgerung führt uns die Beobachtung derjenigen pleuralen Neubildungen, welche streckenweise dem normalen Gürtelband folgen, stellenweise sich von ihm abheben (s. oben Abb. 7).

* * *

Frl. Dr. L. SCHORR (Gießen) hat mich bei der Herstellung und der Korrektur des vorliegenden Textes mit unermüdlicher Anteilnahme unterstützt; für ihre Bemühungen spreche ich ihr meinen besten Dank aus.

Literaturverzeichnis.

- BAUER, L. (1938): Über das Verhalten der Diatomeen in hyper- und hypotonischen Medien. Arch. Protistenkunde **91**, 267.
- BEGER, H. (1927): Beiträge zur Ökologie und Soziologie der luftlebigen (atmosphärischen) Kieselalgen. Ber. dtsh. bot. Ges. **45**, 385.
- BETHGE, N. (1925): *Melosira* und ihre Planktonbegleiter. Pflanzenforschung **3**. Jena.
- BROCKMANN, CH. (1908): Über das Verhalten der Planktondiatomeen bei Herabsetzung der Konzentration des Meerwassers und über das Vorkommen von Nordseediatoomeen im Brackwasser der Wesermündung. Wissensch. Meeresunters. Abt. Helgoland, N. F. **8**, 17.
- CHOLNOKY, B. v. (1928): Über die Wirkung von hyper- und hypotonischen Lösungen auf einige Diatomeen. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **19**, 452.
- (1929): Über mehrfache Schalenbildung von *Anomoeoneis sculpta*. Hedwigia (Dresden) **68**, 297.
- (1935): Plasmolyse und Lebendfärbung bei *Melosira*. Protoplasma (Berl.) **22**, 161.
- HUSTEDT, F. (1923): Zur Morphologie und Auxosporenbildung von *Melosira Jürgensi* AG. und *Melosira arenaria* MOORE. Arch. f. Hydrobiol. **14**, 720.
- KARSTEN, G. (1899): Die Diatomeen der Kieler Bucht. Wissenschaftl. Meeresuntersuch. Abt. Kiel, N. F. **4**, 179.
- KLEBS, G. (1888): Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. Botan. Inst. Tübingen **2**, 489.
- KRASSKE, G. (1929): Beiträge zur Kenntnis der Diatomeenflora Sachsens. Bot. Arch. **27**, 348.
- KÜSTER-WINKELMANN, G. (1938): Über die Doppelschalen der Diatomeen. Arch. Protistenkunde **91**, 237.
- MÜLLER, O. (1906): Pleomorphismus, Auxosporen und Dauersporen bei *Melosira*-Arten. Jb. Bot. **43**, 49.
- PFITZER, E. (1871): Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen (Diatomaceen). Hansteins Botan. Abhandlung **2**.
- SCHREIBER, E. (1931): Über Reinkulturversuche und experimentelle Auxosporenbildung bei *Melosira nummuloides*. Arch. Protistenkunde **73**, 331.
- SMITH, W. (1856): A synopsis of the British Diatomaceae; with remarks on their structure, functions and distribution; and instructions for collecting and preserving specimens **2**. London.

Im Namen der Gießener Autoren, deren Veröffentlichungen auf den vorhergehenden Blättern vereinigt sind, sprechen wir dem Leiter des Botanischen Instituts zu Gießen, Herrn Prof. Dr. ERNST KÜSTER, für die von ihm gegebenen Anregungen und die von ihm gewährte Förderung der Arbeiten unseren ergebensten Dank aus.

Gießen, Oktober 1938.

Dr. L. SCHORR. Dr. N. KAMIYA.

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): Kamiya N.

Artikel/Article: [Über Doppelschalen bei Melosira. 324-342](#)