

25. Otto Müller: Kammern und Poren in der Zellwand der Bacillariaceen. IV.¹⁾

Mit Tafel IX und drei Holzschnitten.

Eingegangen am 25. März 1901.

Zur Sichtbarmachung von Poren und Porenkanälen in Knochenschliffen wenden die Histologen eine Methode an, welche auch bei Bacillariaceen mit Erfolg benutzt werden kann. Zu diesem Zwecke wird ein Tropfen Balsam oder Styrax auf den Objectträger gebracht und erwärmt, bis das Lösungsmittel verdampft und der Tropfen nach dem Erkalten hart geworden ist. Die Bacillarien werden auf dem Deckglase getrocknet, letzteres auf den Balsam gebracht und gelinde erwärmt, bis das Deckglas eben festklebt, worauf für schnelle Abkühlung gesorgt wird. In vielen Porenkanälen, oft auch in Poren, verbleiben alsdann Luftbläschen, welche das Urtheil über die Natur der Bildungen erleichtern.

Zur Ermittlung des Membranbaues habe ich noch eine andere Methode angewendet. Es ist bekannt, dass heisse Lösungen von Natroncarbonat, mehr noch von Kalihydrat, die Zellwand der Bacillariaceen mehr oder weniger stark angreifen. Concentrirten Lösungen von kochendem Kalihydrat vermögen sogar stark verkieselte Membranen für die Dauer nicht zu widerstehen. Durch geeignete Behandlung mit diesen Lösungen vermag man daher eine Art Abbau der Membran zu erzielen, wodurch dieselbe von deckenden Theilen befreit wird und man einen besseren Einblick in die erhaltenen Theile gewinnt. Auch lässt ein solcher Abbau mitunter Schlüsse auf das Wachstum zu.

Beide Methoden habe ich bei den nachfolgenden Untersuchungen angewendet, soweit mir Material aus Aufsammlungen zur Verfügung stand und ich nicht allein auf käufliche Präparate angewiesen war.

Die Arbeiten G. KARSTENS²⁾ und F. SCHÜTT's³⁾ über das Wachstum der Kieselstäbchen von *Skeletonema costatum* veranlassten mich

1) Nr. I, siehe Ber. der Deutschen Bot. Gesellschaft 1898. Bd. XVI, S. 386 ff. — Nr. II, dieselben Berichte 1899. Bd. XVII, S. 423 ff. — Nr. III, dieselben Berichte 1900. Bd. XVIII, S. 480 ff.

2) G. KARSTEN, Formveränd. von *Skeletonema*. Wissensch. Meeresuntersuch., N. F., Bd. III und Bot. Ztg. 1899, S. 330 ff.

3) F. SCHÜTT, Centrif. und simultane Membranverdickungen. PRINGSHEIM's Jahrb., Bd. XXXV, S. 470 ff.

zu einer genaueren Untersuchung der ähnlichen Bildungen, die von den Schalenflächen der erheblich grösseren Zellen von *Stephanopyxis Palmeriana* ausgehen und deren Colonien zusammenhalten.

Stephanopyxis Palmeriana (Grev.) Grun.

Die Form lebt pelagisch in Hongkong und der Arafura-See; sie wurde 1865 von GREVILLE als *Creswellia Palmeriana* beschrieben und abgebildet¹⁾, 1884 von GRUNOW in die Gattung *Stephanopyxis* versetzt²⁾. Ich gehe hier nur auf den Bau der sog. „Stacheln“, durch welche die einzelnen Zellen mit einander verbunden werden, näher ein. weil dieser Bau offenbar nicht allein auf die Sicherung

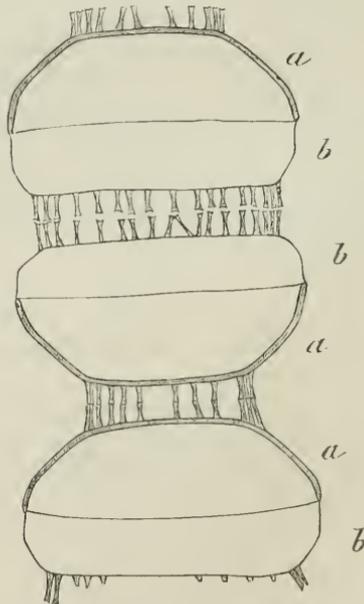


Fig. 1. *Stephanopyxis Palmeriana* (Grev.) Grun. Kette von drei Gliedern.
a) Auxosporenschalen (?), b) Schalen der zweiten Generation (?).

des mechanischen Zusammenhanges abzielt. Die nebenstehend abgebildete Kette (Vergr. 300) fand ich in einem Präparat von Hongkong. Ich würde die drei Einzelzellen für Auxosporen halten, wenn nicht zwischen der untersten und der mittleren die zugehörigen Hälften der Mutterzellen fehlten. Die halbkugelförmigen Schalen *a* (Auxosporenschalen?) besitzen eine stärkere Zellwand, als die flachen und niedrigeren Schalen *b* (Schalen der zweiten Generation?). Der

1) Transact. Microsc. Soc., Vol. XIII, S. 2, tab. I, Fig. 9.

2) A. GRUNOW, Diat. von Franz-Josephs-Land, S. 38. — Siehe auch SCHMIDT, Atlas, tab. 123, Fig. 1, tab. 130, Fig. 44.

Durchmesser des Stachelkranzes der Schalen *a* entspricht dem einer Mutterzelle, er ist erheblich kleiner, als derjenige der Zellen *b*. Die Areolirung der Schale wurde in der Zeichnung fortgelassen; sie ist auf den Schalen *a* grösser und kräftiger, als auf den zarten Schalen *b*.

Schon A. GRUNOW erkannte, dass die Stacheln der *Stephanopyxis*-Arten immer im Berührungspunkte von mehreren Maschen entspringen, deren Ränder meist Flügel an dieselben hinaufsenden¹⁾. — Bei Einstellung auf die Schalenoberfläche bemerkt man in der Nähe des Randes gewisse Gruppen von je drei oder vier Maschen, welche einen Stern von drei oder vier stärkeren Leisten einschliessen (Taf. IX, Fig. 1). Diese Leisten treffen nicht in einem Punkte zusammen, wie die anderen Leisten des Maschennetzes, sondern gehen von einem kleinen Kreise in ihrer Mitte aus, einem Porens nach der optischen Reaction. Geht man mit der Einstellungsebene höher, so erleiden die von dem Kreise ausstrahlenden Leisten eine leichte spiralförmige Drehung um eine verticale Axe und werden kürzer. Bei Einstellung auf den Scheitel der Stacheln erscheinen die ursprünglichen Leisten nur noch als ganz kurze Fortsätze, zwei von ihnen gewöhnlich in Hufeisenform zusammenhängend (Taf. IX, Fig. 2). — Die Gürtelbandansicht des Intercellularraumes mit den Stacheln bietet das Bild von Fig. 3.

Aus der Combination dieser drei Bilder ergibt sich, dass die Stacheln Röhrrchen sind, denen in der Längsrichtung, etwas spiralförmig gewunden, drei bis vier sehr zarte Flügel anhaften und dieser Befund wird völlig gesichert durch den Nachweis von Luftblasen im Lumen der Röhrrchen (Taf. IX, Fig. 4).

Je zwei von benachbarten Zellen ausgehende geflügelte Röhrrchen treffen unmittelbar auf einander, Flügel auf Flügel, Porenkanal auf Porenkanal. Die Endkanten der Flügel aber sind nicht fest mit einander verwachsen, häufig trifft man an getrockneten Exemplaren Zellen, bei denen sie durch einen kleinen Zwischenraum glatt getrennt erscheinen. Im Leben werden sie vermuthlich durch eine nicht verkieselte Kittsubstanz verlöthet. Mitunter kommen aber auch zwei im spitzen Winkel gegen einander geneigte Stacheln vor, denen nur ein Stachel der anderen Zelle gegenübersteht. — GREVILLE fand nur zweizellige Colonien; ich habe auch fünfzellige beobachtet, und das Vorkommen solcher mit mehr als fünf Einzelindividuen ist nicht unwahrscheinlich. Beim Trocknen scheinen sie leicht zu zerfallen. —

Das Verhalten der sehr zarten Gürtelbänder ist verschieden; manchmal umschliessen sie noch den Intercellularraum mit den Flügelröhrrchen, in anderen Fällen ist derselbe frei. Vermuthlich

1) l. c. S. 34.

bleiben sie nur kürzere Zeit erhalten, da anders die zur Erreichung der Schwebefähigkeit vorzüglich geeigneten Flügel nicht zur Wirkung kommen würden. Durch den leicht spiraligen Verlauf der Flügel längs der Röhrenwandung wird die Schwebefähigkeit erhöht und das Schweben sowohl bei verticaler Richtung der Pervalvaraxe, als bei deren horizontaler Lage möglich.

Als Röhren, deren Kanäle auf einander treffen, haben dieselben aber jedenfalls noch eine besondere Aufgabe, die kaum eine andere sein kann, als die Sicherung des Zusammenhanges des Plasmas der Einzelzellen. Die Colonie würde damit die höhere Stufe einer innigeren Vereinigung, als die eines losen Verbandes mehrerer einzelliger Individuen erreichen, sie würde als ein mehrzelliger Organismus zu betrachten sein, bei welchem die Einheit der zusammen gescharten Zellenmassen in den Vordergrund tritt¹⁾.

Bei den Colonien der *Nitzschia paradoxa* ist ein ähnliches Verhalten nachweisbar, indem das aus der Rhaphe hervortretende Protoplasma den Zusammenhang der gesammten Plasmamasse der Colonie vermittelt²⁾. Dadurch werden Beziehungen der Zellen unter einander geschaffen, welche die Thätigkeit der Rhapheströme regeln. In diesem Falle handelt es sich, wie F. SCHÜTT bereits vermuthete³⁾, um eine Reizleitung durch die Plasmaverbindung. Welche Function den Plasmabrücken von *Stephanopyxis* zufällt, ob Reizleitung oder Stofftransport oder beides, ist zunächst nicht zu entscheiden.

F. SCHÜTT hält auch die von den Einzelzellen der Colonien von *Cyclotella socialis* Schütt ausstrahlenden Fadenbüschel für Plasmafäden, durch welche die Zellen der Colonie in Zusammenhang treten⁴⁾; doch wird dies von KARSTEN bezweifelt, der diese Büschel für Gallertfäden erklärt⁵⁾.

Mancherlei Erscheinungen weisen darauf hin, dass auch die Zellfäden und Ketten anderer Bacillariaceen nicht als ein einfaches Aggregat gleichwerthiger Einzel-Individuen betrachtet werden können, obgleich es bisher nicht gelungen ist, Plasmaverbindungen nachzuweisen. Ich folgerte dies bereits aus dem Zelltheilungsgesetz von *Melosira arenaria*. In den Fäden dieser *Melosira* ist sowohl der Bau gewisser Zellen, als auch deren Theilungsperiode von anderen Zellen desselben Fadens verschieden⁶⁾. Die Gesetzmässigkeit dieser

1) O. HERTWIG, Die Zelle und die Gewebe. Zweites Buch, S. 12.

2) O. MÜLLER, Kammern und Poren, II. Ber. der Deutschen Bot. Ges., Bd. XVII, S. 447.

3) F. SCHÜTT, Dickenwachsthum. PRINGSHEIM's Jahrbücher, Bd. XXXIII, S. 672.

4) l. c. S. 647.

5) Bot. Zeitung 1899, S. 332.

6) O. MÜLLER, Gesetz der Zelltheilungsfolge etc. PRINGSHEIM's Jahrbücher, Bd. XIV, S. 244.

Differenzirung kann nur durch das Zusammenwirken der Einzelindividuen erreicht werden, deren Ziel eine Verzögerung der Verkleinerung und eine Verringerung der Nothwendigkeit der Auxosporenbildung zu sein scheint. — Später beobachtete F. SCHÜTT an den Ketten von *Chaetoceros*, dass dieselben nach einer gewissen Anzahl von Zelltheilungen in der Mitte des Fadens Schalen anderer Art ausbilden, die den Zerfall in zwei Ketten bedingen, und zog daraus dieselben Schlüsse¹⁾.

Nenerdings habe ich an der im Süßwasser-Plankton so häufigen *Melosira granulata* ähnliche Erscheinungen beobachtet. Die freie Schale jeder der beiden Endzellen des Fadens bildet an der Umbiegungskante des Discus einen Krauz theils kürzerer, theils sehr langer, solider Dornen aus, welche die Schwebefähigkeit des Fadens unterstützen. Alle anderen Schalen des Fadens besitzen nur winzige Rand-



Fig. 2. *Melosira granulata* Ralfs.
Die noch zusammenhängenden Zellhälften der beiden Mittelzellen eines Fadens von 31 Einzelzellen mit grossen Dornen, kurz vor ihrer Trennung.
Vergr. 1300.

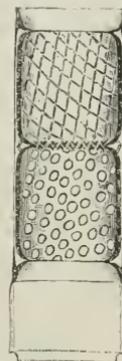


Fig. 3. *Melosira granulata* Ralfs.
Zwei Zellhälften vegetativer Zellen aus dem Fadenverbände, durch kleine Randzähne zusammengehalten; die untere Zellhälfte mit ihrer Gürtelbandhälfte. Die Linien in der oberen Hälfte bezeichnen die Richtung und Stellung der Granula. Vergr. 1300.

zähnen, die, ineinandergreifend, den Zusammenhang der Zellen sichern. Sobald aber der Faden eine gewisse Zellenzahl erreicht hat, gewöhnlich 26 bis 31, tritt eine Trennung des Fadens ein. Die Mittelzelle bildet die Schalen ihrer jungen Hälften mit den typischen Dornen der Endzellen aus, wonach die Trennung erfolgt und nunmehr 2 Fäden von je 13 bis 16 Zellen den Cyclus der vegetativen Vermehrung fortsetzen. Die Zelle Fig. 3 zeigt 2 gewöhnliche, durch kleine Randzähnen und mit den Schalenflächen zusammenhängende

1) F. SCHÜTT, Ueber die Gattung *Chaetoceros*. Bot. Zeitung 1888, Separat-Abdruck S. 5.

Zellhälften aus einer Colonie von *Melosira granulata* (Vergr. 1300), die untere mit ihrem Gürtelbande. Die Abbildung Fig. 2 stellt die beiden zusammenhängenden Zellhälften der Mittelzellen dar, nach Ausbildung der Dornen, kurz vor der Trennung des Fadens an dieser Stelle. Die Dornen verursachen entsprechend geformte Furchen in der Zellwand der benachbarten Zellhälften. Diese Dornen erzeugenden Zellhälften bilden ihre Granula stets in Reihen aus, welche der Pervalvaraxe annähernd parallel laufen, während bereits die zugehörigen anderen Hälften, sowie alle übrigen Zellen des Fadens die Reihen der Granula stets schief zur Pervalvaraxe stellen. — Auch in diesem Falle muss auf eine Einwirkung der Faden-Elemente geschlossen werden, welche die Mittelzelle zu einer Formveränderung bei der Theilung und zur Trennung veranlasst, um den Lebensbedingungen des Fadens zu genügen. Die bei *Melosira arenaria* und *Melosira granulata* auffallenden Formveränderungen einzelner Zellen weisen darauf hin, dass bei diesen Vorgängen Ernährungsverhältnisse eine wesentliche Rolle spielen.

Hinsichtlich der Entstehung und des Wachstums der Röhrechen verweise ich auf meine bezüglichen Ausführungen bei *Skeletonema*, S. 201; es ist nur noch hinzuzufügen, dass die Flügel der Röhrechen von *Stephanopyxis* vermutlich durch intercalares Wachstum nach dem Abscheiden der Röhrenwandung durch die Plasmafäden entstehen und dann als centrifugale Verdickungen der Röhrenmembran betrachtet werden müssten.

***Skeletonema costatum* (Grev.) Cl.**

Nach Feststellung der Durchbohrung der *Stephanopyxis*-Stacheln vermuthete ich das gleiche Verhalten der „Kieselstäbchen“ von *Skeletonema*. In der Bai von Yeddo leben grössere Formen von *Skeletonema costatum*, welche sich zur Untersuchung besser eignen als die kleinen der Kieler Bucht; immerhin ist aber auch die Grösse der ersteren im Vergleich zu den Zellen von *Stephanopyxis Palmeriana* eine sehr geringe. Das optische Bild lässt aber bei starker Vergrösserung schon mit genügender Sicherheit den Canal innerhalb der Stäbchen erkennen, Taf. IX, Fig. 7. Dieser nimmt seinen Ursprung unterhalb der Umbiegungskante des Discus, in der Mantelfläche der Schale, von welcher Stelle aus sich die Stäbchen, oder besser die Röhrechen, mit kurzer Biegung parallel der Pervalvaraxe erheben¹⁾. Die Röhrenwandung ist nicht geflügelt, wie bei *Stephanopyxis*, sondern glatt. Die Basis der Röhrechen ist breit, nach der Spitze zu werden sie merklich schmaler. Die Mündung des Porencanals umgiebt ein im stumpfen

1) F. SCHÜTT, Centrifug. und simult. Membranverdickung. PRINGSHEIM's Jahrb. Bd. XXXV, Taf. XII, Fig. 1—5.

Winkel abstehender, verdickter und stark lichtbrechender Rand, Taf. IX, Fig. 5—7. Die Ränder je zwei gegenüberstehender Röhren treffen unmittelbar auf einander, wodurch die Berührungsstelle den Eindruck knotiger Verdickungen vortäuscht, Fig. 5. Eine Verwachsung der Ränder findet statt, doch ist dieselbe keine sehr innige, da die Röhren auf dem Deckglase getrockneter Zellen oft eine deutliche Trennungslinie aufweisen und, wie SCHÜTT zeigte, an dieser Stelle sich auch glatt trennen lassen. — Wenngleich das unmittelbare Aufeinandertreffen der Ränder und der Canäle sehr häufig ist, so findet doch nicht minder oft eine seitliche Verschiebung statt, welche leicht das Bild einer Gabelung der Röhren hervorruft, Taf. IX, Fig. 6 u. 7. Eine wirkliche Gabelung oberhalb bzw. unterhalb der Ränder, wie F. SCHÜTT in Fig. 8 u. 9 seiner Tafel sie darstellt, habe ich nicht beobachtet. Dagegen ist die Gabelung eines Porencanals innerhalb der „Knötchen“, also ein Communicationsweg zwischen den Rändern von je drei Röhren, wohl möglich. Bei der geringen Grösse und der starken Lichtbrechung der dicken Ränder sind die inneren Grenzlinien derselben nicht deutlich erkennbar; doch ist es sehr wahrscheinlich, dass bei der seitlichen Verschiebung die Porencanäle von mindestens je zwei entgegengesetzten Röhren mit einander communiciren.

Es lag mir daran, diese Strukturverhältnisse an den kleinen *Skeletonema*-Formen der Kieler Bucht nachzuprüfen; Herr Dr. W. BENECKE hatte die Güte, mir Material von dort zu senden, wofür ich ihm meinen besten Dank ausspreche. Ich wendete die oben besprochene Methode an, um die Injection der Röhren mit Luft zu bewirken; diese gelang leicht und liefert somit den positiven Beweis der Durchbohrung. Zwei Internodien mit injicirten Röhren, wie sie sich nach Anwendung dieser Methode vielfach vorfinden, bildete ich Tafel IX, Fig. 8 ab.

Hiernach kann über die Natur der Stäbchen von *Skeletonema* kein Zweifel bestehen und wohl kaum minder darüber, dass in ihnen Plasmafäden verlaufen, welche ebenso wie bei *Stephanopyxis* den Zusammenhang der gesammten Plasmamasse der Colonie vermitteln und diese zu einem mehrzelligen Organismus erheben. Wenn aber dieser Zusammenhang für das Leben der Colonie erfordert wird, so müssen bei der Theilung die freien Plasmaoberflächen nothwendig durch feine Plasmafäden in Verbindung bleiben, da sonst der Zusammenhang des Plasmas bei jeder sich theilenden Zelle unterbrochen würde. Sind somit die freien Plasmaoberflächen sich theilender Zellen durch Plasmafäden verbunden, dann bedarf es zur Bildung der Röhren keines Aussenplasmas; dieselben werden, wie bei *Stephanopyxis*, von den Plasmabrücken ausgeschieden, und die Grundmembran von den Plasmaoberflächen. — Die Möglich-

keit des Vorhandenseins von Plasmafäden bei der Theilung zieht auch SCHÜTT in Betracht; doch nimmt er die Umwandlung der Fäden in solide Stäbchen an, die dann gleichzeitig mit der Grundmembran entstehen würden¹⁾. Die Ausscheidung der Röhrenwandung durch die Plasmafäden und rings um diese herum macht auch mir die simultane Anlage von Röhrechen und Grundmembran wahrscheinlich.

Wenngleich die Plasmafäden, als intercelluläre Verbindungen, je zwei Nachbarzellen gleichmässig angehören, so werden doch die Einzelzellen der Colonie durch die Ausbildung der Röhrenränder dentlich von einander abgegrenzt, und die Entstehung der Ränder in der Mitte der Fäden, genau an der richtigen Stelle, beweist, dass auch dem Plasmafaden ein gewisses Maass von Individualität verblieben ist. Unter Umständen aber tritt diese Individualität nicht hervor; ich habe an einem *Skeletonema*-Faden aus der Yeddo-Bai einen Intercellularraum beobachtet, in dem die Röhrechen ungetrennt und ohne Ränder auszubilden von einer Zelle zur anderen verliefen, also eine völlig continuirliche Verbindung der beiden Zellen herstellten.

Da die Röhrenwandung überall mit lebendem Plasma in Berührung steht, so kann ein Längenwachsthum der Röhrechen, welches G. KARSTEN nachwies und SCHÜTT bestreitet, durchaus nicht ausgeschlossen werden. Darauf weisen auch die erheblichen Unterschiede der Röhrenlängen in derselben Colonie hin, welche F. SCHÜTT auf individuelle Schwankungen zurückführt, die aber wahrscheinlicher verschiedenen Entwicklungszuständen entsprechen.

Das Verhalten der Gürtelbänder, welches SCHÜTT in Fig. 5 seiner Taf. XII darstellt, deutet das Vorkommen von Drillingszellen an, wie ich sie bei *Terpsinoë musica* Ehr.²⁾, bei *Melosira arenaria* Moore, *Melosira nummuloides* Ag. und *Melosira Borrerii* Grev. nachgewiesen habe³⁾. Die Zelle *c w* gehört einer Drillingsgruppe an und ist die Zelle, deren Theilung eine Theilungsperiode übersprungen hat und nun selber im Begriff steht, sich zu theilen. Die ruhende Zelle *p q* ist bereits ausgeschoben und wird zur Drillingszelle, sobald die Zelle *n o* die begonnene Theilung vollendet hat. Ob aber das Gesetz der Zelltheilungsfolge von *Melosira arenaria* für *Skeletonema* Geltung hat, lässt sich erst nach der Untersuchung längerer Fäden ermitteln. Das von F. SCHÜTT in seiner Fig. 4 gezeichnete Fadenstück scheint in einfacher Zweitheilung begriffen.

1) SCHÜTT, l. c. S. 499 u. 501.

2) O. MÜLLER, Bau von *Terpsinoë*. Sitzungsber. der Gesellsch. naturf. Freunde, 1881, Jan.

3) O. MÜLLER, Gesetz der Zelltheilungsfolge von *Melosira arenaria*. PRINGSHEIM's Jahrb. Bd. XIV, S. 232, Taf. XV, Fig. 3—9.

Lauderia annulata Cleve.

A. GRUNOW¹⁾ hält die Identität von *Creswellia cylindracea* Grev.²⁾ und *Creswellia annulata* Grev.³⁾ mit CLEVE's *Lauderia annulata*⁴⁾ für wahrscheinlich. Wie die vorher behandelten Formen, lebt *Lauderia annulata* pelagisch, wie es scheint in kurzen Ketten⁵⁾, vorzugsweise in den Meeren von Java, China, Japan, Bengalen und der Arafura-See. Ohne auf den anderweitigen Bau der Zellen näher einzugehen, kommt es an dieser Stelle darauf an, festzustellen, ob die von einer Zelle ausgehenden Stacheln ebenfalls Röhren sind, die mit entgegenstehenden der Nachbarzelle zusammentreffen, oder in einen Porus der Nachbarzelle münden, oder ob sie, wie es den Anschein hat, frei im Intercellularraume enden. GREVILLE's Abbildung von *Creswellia cylindracea* zeigt eine continuirliche Verbindung der Einzelzellen durch kleine Stäbchen, welche eine Trennungslinie in der Mitte nicht erkennen lassen. Die Abbildung von *Creswellia annulata* Grev. konnte ich leider nicht einsehen. CLEVE's Zeichnung weist ebenfalls einen continuirlichen Zusammenhang der Schalen durch Stäbchen nach; andere dagegen enden frei im Intercellularraume. Nach CASTRACANE enden sämmtliche Stacheln frei; bei dessen *Lauderia elongata*⁶⁾ werden die Nachbarsehalen continuirlich verbunden. Die Zeichnungen sprechen daher theils für, theils gegen eine innigere Verbindung im Sinne der vorbesprochenen Formen.

Mir stehen nur einige Trocken-Präparate von Bengalen und eins in Styrax zur Verfügung, an denen ich wenigstens das Folgende feststellen konnte. Der mittlere Theil der Schalenflächen wölbt sich vor und ist wellig verbogen; bei gegenüberliegenden Schalenflächen im entgegengesetzten Sinne, wodurch eine Art Verzahnung der Mitteltheile bewirkt wird. Von einer breiten Randzone der gegenüberliegenden Schalenoberflächen gehen, regelmässig abwechselnd, längere, an der Basis breitere, an der Spitze engere Röhren aus, welche den Intercellularraum durchqueren und dicht vor der entgegenstehenden Schalenfläche enden, Tafel IX, Fig. 9. Das Aufeinander-treffen zweier Röhren ist daher wegen ihrer Stellung und wegen ihrer Länge völlig ausgeschlossen. Ausser mit diesen Röhren ist die Schalenfläche mit zahlreichen kurzen Fortsätzen besetzt, welche auch noch die Umbiegungskante bedecken. In dem Styraxpräparat fand

1) GRUNOW, Franz-Jos.-Land, S. 39.

2) Micr. Journ. Vol. XIII, S. 12, Taf. I, Fig. 10.

3) Ann. Nat. Hist. 1865, S. 4, Taf. V, Fig. 8.

4) CLEVE, Java, S. 8, Taf. I, Fig. 7. — CASTRACANE, Challenger, S. 89, Taf. 8, Fig. 7.

5) Ich beobachtete Ketten bis 6 Individuen.

6) l. c. Taf IX, Fig. 4.

ich in einigen dieser Fortsätze Luftbläschen, ebenso in einem der Röhren, wodurch die ersteren als kurze, die letzteren als längere Porenanäle erwiesen werden. — Wiederholt sah ich die Spitzen der langen Röhren bis zur Berührung der gegenüberliegenden Schalenfläche dringen und in diese übergehen, als hätte die Spitze auf einen der kurzen Porenanäle getroffen und sich mit demselben verbunden. Ich glaube, dass dies im Leben regelmässig der Fall ist und nur die Eintrocknung die Mehrzahl der Verbindungen gelöst hat. Die Länge der Röhren entspricht der Breite des Intercellularraumes, und es ist kaum anzunehmen, dass die Röhren unmittelbar vor der gegenüberliegenden Wandfläche frei enden und damit eine andere Bestimmung haben sollten, als diejenigen von *Stephanopyxis* und *Skeletonema*. Die Structur wäre demnach derjenigen von *Skeletonema* ähnlich mit dem Unterschiede, dass bei *Lauderia* stets ein langes Röhren auf einen kurzen gegenüberliegenden Porencanal stösst, während bei *Skeletonema* zwei gleich lange Röhren in der Mitte des Intercellularraumes mit verdickten Rändern auf einander treffen. Die kurzen Porencanäle, welche nicht mit Röhren verbunden sind, insbesondere diejenigen auf der Umbiegungskante der Schale, müssen eine andere Function haben, als die Röhren, in denen sehr wahrscheinlich Plasmafäden verlaufen. — Eine weitere Eigenthümlichkeit der Structur besteht darin, dass bei *Lauderia* je ein Hörnchen in den Intercellularraum hineinragt, welches etwas unterhalb der Umbiegungskante entspringt und auf entgegengesetzten Seiten der Nachbarzellen steht. Taf. IX, Figur 9.

Von der Entstehung und dem Wachstum der Röhren, sowie von der Auffassung der *Lauderia*-Colonien als mehrzellige Organismen gilt dasselbe, was bei *Stephanopyxis* und besonders bei *Skeletonema* näher ausgeführt wurde. Bei allen diesen Formen ist die Bildung der Röhren durch centrifugale Verdickung von der Grundmembran aus sehr unwahrscheinlich, vielmehr die directe Abscheidung von den Plasmafäden viel näher liegend. Dabei ist sowohl ein Längenwachsthum möglich, als die Bildung von Flügeln, welche letzteren dann als centrifugale Verdickungen der Röhren aufgefasst werden müssten.

Die theilweise Auflösung der Zellwände nach der zweiten Methode hat zunächst bei *Eupodiscus* und *Triceratium* zu einigen Ergebnissen geführt, welche ich hier kurz mittheile:

Eupodiscus Argus Ehr.

Ueber den eigenthümlichen Bau der Membran habe ich 1899 berichtet¹⁾ und den auf Tafel XXVI, Fig. 12 dargestellten idealen

¹⁾ O. MÜLLER, Kammern und Poren II. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XVI, S. 396, Taf. XXVI, Fig. 2—4 und 12.

Schnitt durch die tassenförmigen Kammern, construiert. Ich bin jetzt in der Lage, den optischen Querschnitt der Bruchkante einer sogenannten hellen Form, d. h. einer solchen ohne den äusseren Körnchenbelag, wiederzugeben (Tafel IX, Figur 10), der meine damalige Construction vollkommen bestätigt. Je 5—6 Porenkanäle durchsetzen die Grundmembran und münden im Boden jeder Kammer. In meiner Construction werden von diesen nur je 2 oder 3, in derselben Ebene liegende, geschnitten; in dem optischen Schnitt sind alle in den verschiedenen Ebenen verlaufenden Porencanäle sichtbar. Da es sich um eine helle Form handelt, so fehlt der Körnchenbelag, welcher bei den typischen Formen die Zellhaut undurchsichtig macht.

Bei der Behandlung mit kochender Aetzkalklösung wird dieser Körnchenbelag mehr oder weniger stark angegriffen; aus undurchsichtigen Individuen entstehen hellere, sogar völlig durchsichtige. In der erwähnten Arbeit wies ich darauf hin, dass auch in der Natur alle Uebergänge von undurchsichtigen zu hellen Formen vorkommen und bildete Taf. XXVI, Fig. 4 ein halbhelles, Fig. 2 ein völlig durchsichtiges Membranstück ab. — Bei länger fortgesetzter Behandlung wird nicht nur der Belag, sondern es werden auch die sehr starken, durchsichtigen Kammerwandungen theilweise oder auch ganz aufgelöst, so, dass nur noch die Grundmembran mit den Porencanälen übrig bleibt. Schliesslich wird auch die Grundmembran dünner und die in *Styrax* so stark brechenden Porencanäle werden immer unkenntlicher. Nach Auflösung der Kammerwände tritt die radiale Anordnung der Porencanäle recht deutlich hervor, Taf. IX, Fig. 13.

Die durchsichtigen, homogen erscheinenden Kammerwände werden von der Aetzkalklösung in eigenthümlicher Weise angegriffen. Ich habe ein mit heisser Aetzkalklösung behandeltes Membranstück bei zwei verschiedenen Einstellungen gezeichnet; Taf. IX, Fig. 11 zeigt die Einstellung auf die Grundmembran mit den Porencanälen, Fig. 12 den darüber liegenden Membrantheil bei höherer Einstellung. Die Kammerwände sind grösstentheils aufgelöst, nur einige Reste blieben auf der Grundmembran stehen, und diese erscheinen nicht mehr homogen, sondern haben ein körniges Aussehen, Fig. 11. Auch die Grundmembran selbst scheint aus Körnchen von verschiedenem Brechungsvermögen zusammengesetzt und hat ein maschiges Gefüge. Gestützt auf diese, meist isolirt stehenden Reste spannt sich das noch vielfach zusammenhängende Netz der äussersten Kanten der Kammerwände, deren ursprünglich beträchtliche Breite zu schmalen, aus kleinen Körnchen bestehenden Streifen abgeschmolzen ist, Fig. 12. Ich habe mehrfach solche zusammenhängenden Netze aus schmalen körnigen Leisten ohne jeden Zusammenhang mit der Grundmembran aufgefunden. In Fig. 14 bildete ich ein Membran-

stück ab. auf dessen Grundmembran nur noch wenige, völlig isolirte Punkte und einige leistenförmige Streifen von den Kammerwänden übrig geblieben sind. Das grosse, noch von einer starken Körnerschicht umgebene Loch führt in den Hohlraum eines der Hörner.

Ersichtlich ist die Grundmembran der widerstandsfähigste Theil der Membran, auf dem sich die minder resistenten Kammerwände aufbauen. Aus der Aufeinanderfolge der Auflösung darf wohl geschlossen werden, dass die widerstandsfähigeren Membrantheile stärker verkieselt sind. Nach Abscheidung der Grundmembran mit den Porencanälen scheinen dann einzelne isolirte Körnchen abgelagert zu werden, an welche sich andere reihen, die endlich zu breiteren Leisten und Wänden aus homogener Substanz verschmelzen. Zuletzt würde die Auflagerung der äusseren Körnerschicht erfolgen, diese aber unterbleibt häufig theilweise oder gänzlich, wie das natürliche Vorkommen von halbhellen und völlig durchsichtigen Individuen beweist.

Dieses Verhalten der Membran gegen Aetzkalklösung spricht daher nicht für simultane Ausscheidung, sondern für einen succedaneaen Aufbau, für echte centrifugale Verdickung. Das Vorhandensein der zahlreichen Poren in der Grundmembran lässt den Aufbau der centrifugalen Verdickungen durch Aussenplasma im Sinne der früheren Auffassung F. SCHÜTT's zu; auch die Abscheidung der Körnerschicht in einem späteren Entwicklungsstadium kann so gedeutet werden. Indessen ist auch die Möglichkeit intercalaren Wachsthumms nicht ausgeschlossen; die Zusammensetzung der Grundmembran aus Körnchen von verschiedener Brechbarkeit, die nach der Kalibehandlung hervortritt, ist in dieser Hinsicht bemerkenswerth.

Triceratium Favus Ehr.

Den Bau der interessanten Membran dieser Form habe ich in früheren Arbeiten eingehend beschrieben, zuletzt (1899¹). Inzwischen beobachtete ich die Einwirkung heisser Aetzkalklösung, welche zu den folgenden Ergebnissen führte.

Die Membran wird durch die Lösung sehr stark angegriffen. Zuerst werden die zarteren Theile mehr oder weniger vollständig gelöst, die poroide Grundmembran und der ihr parallele, auf den freien Kanten der Kammerwände liegende und die grossen Oeffnungen umschliessende Membrantheil. Der Zusammenhang der Membranfläche mit dem umgebogenen und gekammerten Rande²) wird dadurch gelockert oder auch ganz aufgehoben. Gleichzeitig erfolgt ein Abbau des den

1) O. MÜLLER, Kammern und Poren. II. Ber. der Deutschen Bot. Gesellsch. Bd. XVII, S. 435; Taf. XXIX, Fig. 1—5.

2) l. c. Taf. XXIX, Fig. 1. 2.

Rand umgebenden Grates; die Basis der Porencanäle, welche letzteren durchsetzen, wird freigelegt, und man erblickt die sonst schwer sichtbaren Austrittsstellen als grössere Randporen¹⁾. Von der Membranfläche verbleibt dann wenig mehr, als das Skelett der Kammerwände und die dickere, widerstandsfähigere Membran der Hörner. Auch die Kammerwände sind mehr oder weniger arrodirt, von körnigem Aussehen, widerstehen aber der Aetzkalklösung lange, ebenso der kleine Dorn, der an den Berührungspunkten von je drei Kammern nach aussen hervorragt. — Unter Umständen erfolgt aber auch eine theilweise Auflösung dieser Wände; alsdann bleiben entweder die äusseren Theile, oder ihre Basis nebst wenigen Fetzen der Grundmembran.

In letzterem Falle habe ich an besonders gelungenen Präparaten eine sehr bemerkenswerthe Erscheinung beobachtet. An den Stellen, an denen je drei Leisten zusammentreffen, wird ein kleiner, scharf begrenzter Kreis sichtbar, nach seiner optischen Reaction ein Porus, Taf. IX, Fig. 15. Dieser Porus durchbricht also die Grundmembran genau unterhalb der Stelle, an der nach aussen ein Dorn hervortritt. Die Berührungskanten der Kammerwände, sowie die Dornen, werden daher vermuthlich von Leistenporencanälen durchsetzt. An der unverletzten Membran sind hiervon, wie ich hervorhebe, kaum Spuren sichtbar. Nur mit homogenen Systemen, bei stärkster Vergrösserung und bei hoher Einstellung gelingt es, in der Mitte des dann dunkeln Bildes der Dornen einen kleinen Lichtpunkt zu erkennen, der nach dieser Reaction der Mündung des Canals entsprechen würde, Einbettung in *Styrax* vorausgesetzt. Jedenfalls sind diese Leistenporencanäle sehr viel enger und schwieriger zu finden, als die Canäle des Grates, und ich vermute, dass sie nur während des Wachstums der Membran eine Rolle spielen, nach Beendigung desselben aber obliteriren, worauf ich später zurückkommen werde.

Die Leistenporencanäle neben den schon früher beschriebenen Porencanälen des umgebenden Grates²⁾ lassen die Möglichkeit des Aufbaues durch Aussenplasma zu. Mag man aber zur Erklärung des verwickelten Baues die Thätigkeit von Aussenplasma oder intercalares Wachsthum heranziehen, immer wird man auf Schwierigkeiten stossen, welche sich nicht einfach lösen lassen.

Meiner Ansicht nach sind aber die Vorbedingungen einer anderen Möglichkeit des Membranwachstums gegeben, wenn während des Wachstums die vorerwähnten Leistenporencanäle wirklich vorhanden sind. Bleiben bei der Theilung die Plasmaoberflächen durch

1) l. c. S. 435, 436.

2) O. MÜLLER, Kammern u. Poren II. Ber. der Deutschen Bot. Ges., Bd. XVII, S. 435, Taf. XXIX, Fig. 1, 2.

ebensoviele Plasmafäden verbunden als Porencanäle gebildet werden, so ist eine grosse Zahl von Baucentren vorhanden, von denen aus der Membranbau in derselben Weise erfolgen kann, wie dies mit grosser Wahrscheinlichkeit bei *Stephanopyris*, *Sceletone* und *Lauderia* geschieht. Der Aufbau der Kammern sowohl, wie des die Zelle umgebenden Grates, wird alsdann leichter erklärlich, als mit Hülfe der anderen Wachstumstheorien. — Die Leistenporencanäle, sowie die Canäle des Grates würden von den Plasmafäden zunächst als Röhrechen ausgeschieden, von deren Wandungen flügelartige Fortsätze ausgehen, wie im Falle von *Stephanopyris*. Je zwei derselben aber treffen bei *Triceratium* auf einander und bilden die Wandungen der Kammern und des Grates.

Dass wenigstens das Wachstum des Grates in dieser Weise erfolgt, dafür liegen ganz bestimmte Anhaltspunkte vor. Meine oben citirte Abbildung, Taf. XXIX, Fig. 2, zeigt, dass der Bau des Grates, soweit er die Kammern an Höhe überragt, ein anderer ist, als der des unteren Theiles. In letzterem ist eine vollkommene Verwachsung der beiden auf einander treffenden Flügel erfolgt, in dem oberen Theile dagegen ist dies nicht der Fall. Zwischen je zwei Porencanälen befindet sich ein relativ grosses, eiförmiges Lock; oberhalb desselben sind die flügelartigen Fortsätze zwar wiederum verwachsen, aber die sich kreuzenden Linien am äussersten Rande meiner Abbildung beweisen sicher, dass hier zwei Flügel aufeinandertreffen sind und sogar theilweise übereinandergeschoben wurden. Man findet auch häufig Individuen, bei denen die Verwachsung oberhalb der Löcher gänzlich fehlt, die Röhrechen in ihrem oberen Theile mithin isolirt stehen und nur mit zwei schmälere Flügel versehen sind¹⁾. Betrachtet man in solchen Fällen den Apex eines Röhrechens von oben, so erhält man ein Bild, ähnlich Taf. IX, Fig. 2, doch gehen von dem kleinen Kreise in der Mitte nur zwei seitliche Fortsätze aus. Sind dagegen die Flügel der benachbarten Röhrechen mit einander verwachsen, so erscheinen die Flügel, von oben gesehen, als eine schmale Linie, die von kleinen Kreisen, den Querschnitten der Porencanäle, unterbrochen wird. Bei der Behandlung mit Kalihydrat beginnt die Auflösung des Grates auch stets an diesen dünnsten Stellen, d. h. die oberen Theile werden zuerst gelöst.

Der Grat wird vermuthlich bis zur Höhe der Kammern mit den Kammerwänden gleichzeitig von den Plasmafäden ausgeschieden, setzt dann aber sein Längenwachstum fort und bewirkt dadurch zugleich die Trennung der jungen Zellwände. — Das Wachstum der Kammerwände müsste in der Weise erfolgen, dass von der Röhrenwandung in der Richtung auf die drei zunächstliegenden

1) A. SCHMIDT, Atlas der Diatomaceenkunde. Taf. 82, Fig. 6; Taf. 85, Fig. 7.

Röhrchen je ein Flügel ausgeht, welche Flügel dann paarweise zu einer Kammerwand verwachsen, wie es in dem oberen Theile des Grates thatsächlich geschieht. Die Krepfen auf den äusseren Kanten der Kammerwände würden als den Rändern der *Skeletonema*-Röhrchen analoge Bildungen aufzufassen sein. — Die Kammern des umgebogenen Randes dürften dieser Wachsthumserklärung keine besonderen Schwierigkeiten bereiten, da ja auch die *Skeletonema*-Röhrchen unterhalb der Umbiegungskante der Schale entspringen. — Die Hörner entstehen aller Wahrscheinlichkeit nach als Ausstülpungen der Grundmembran.

Nach Ausbildung der Kammern und Krepfen scheinen die Leistenporencanäle ihre Function einzustellen und ihr Lumen bis zum Verschwinden zu verengen. Die langen Canäle des Grates aber bleiben während des Lebens erhalten; sie sind stets leicht erkennbar, wenn man einmal ihre Lage und Natur festgestellt hat.

Nach den vorstehenden Ausführungen werden auch die geflügelten Stacheln bei *Triceratium Robertsonianum* Greville¹⁾ und Verwandten, die sich nach Art der *Stephanopyxis*-Stacheln aus der Schalenfläche erheben, verständlich. Diese sind nichts anderes, als einzelne der von den Leistenporencanälen durchbrochenen Dornen, deren Längenwachsthum fort dauerte, wie dasjenige der Röhrchen des Grates.

Bei dieser Gelegenheit erwähne ich, dass bei einigen Arten von *Triceratium*, *Tr. polygonum* Grun., *Tr. Schmidtii* Jan. var. *pustulata* A. Sch.²⁾, *Tr. grande* Brightw. var. *septangulata* Kitton³⁾, *Tr. Favus* var. *maxima* Grun.⁴⁾, innerhalb der Kammern je 3—6 kleine Stacheln direct aus der Grundmembran sich erheben und etwa die Höhe der Kammerwände erreichen. Diese Stacheln entspringen von einem Porus der Grundmembran und erweisen sich als kleine Röhrchen, deren Entstehung ebenfalls durch Plasmafäden erklärt werden kann. Das Vorkommen derselben verleiht meiner Auffassung, dass die auf der Grundmembran sichtbaren zahlreichen *kleinen Kreise Poroiden sind, eine erhöhte Wahrscheinlichkeit⁵⁾.

Nach dieser Wachsthumserklärung, die ich zunächst lediglich als Hypothese aufstelle, können die Röhrchen und die Grundmembran als simultane Bildungen gelten; die flügelartigen Fortsätze der Röhrchen aber müssen als centrifugale Verdickungen aufgefasst werden, die durch intercalares Wachsthum entstehen.

1) SCHMIDT, Atlas. Taf. 82, Fig. 14, 15; Taf. 83, Fig. 2, 3, 5.

2) SCHMIDT, Atlas. Taf. 85, Fig. 3.

3) l. c. Taf. 86, Fig. 11.

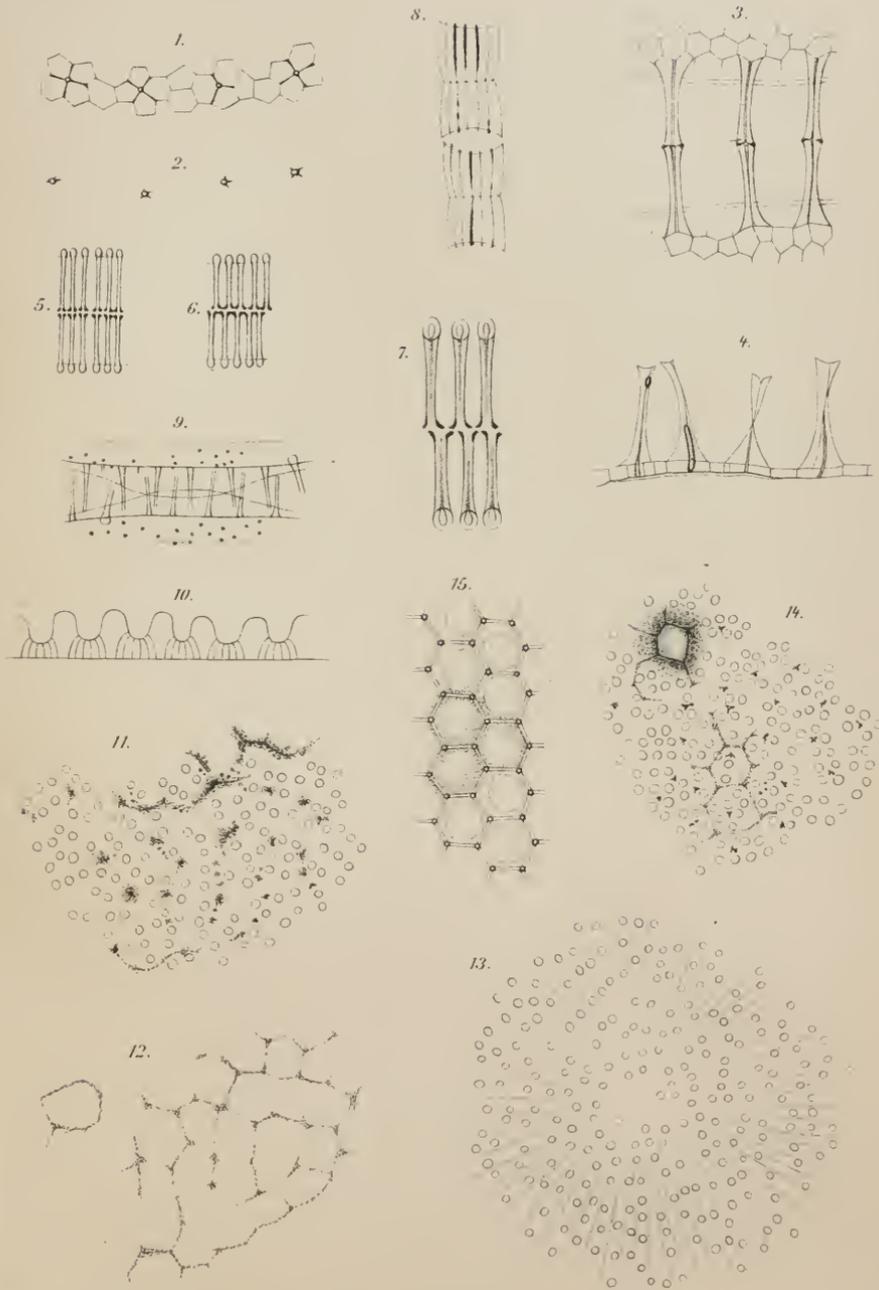
4) VAN HEURCK, Synopsis. Taf. 107, Fig. 5.

5) Kammern u. Poren III, S. 487.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind unter Benutzung des ZEISS'schen 2 mm-Apochromaten mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat hergestellt.

- Fig. 1. *Stephanopyxis Palmeriana*. Schalenrand, Einstellung auf die Schalenfläche. Hongkong. Vergr. 1000.
- „ 2. Derselbe Schalenrand, Einstellung auf den Apex der geflügelten Röhren.
- „ 3. *Stephanopyxis Palmeriana*. Stück eines Intercellularraumes mit aufeinander-treffenden Röhren. Hongkong. Vergr. 1000.
- „ 4. *Stephanopyxis Palmeriana*. Röhren mit Luftblasen im Lumen. Styra. Hongkong. Vergr. 1000.
- „ 5. *Sceletonema costatum*. Stück eines Intercellularraumes mit aufeinander-treffenden Röhren. Yeddo-Bai. Vergr. 1000.
- „ 6. *Sceletonema costatum*. Stück eines Intercellularraumes mit seitlich ver-schobenen Röhren. Yeddo-Bai. Vergr. 1000.
- „ 7. *Sceletonema costatum*. Seitlich verschobene Röhren. Yeddo-Bai. Vergr. 2200.
- „ 8. *Sceletonema costatum*. Zwei Internodien mit injicirten Röhren. Styra. Kiel. Vergr. 1000.
- „ 9. *Lauderia annulata*. Stück eines Intercellularraumes mit langen Röhren und kurzen Porencanälen. Bengalen. Vergr. 1000.
- „ 10. *Eupodiscus Argus*. Optischer Transversalschnitt durch eine Bruchkante. Helles Individuum. Husum. Vergr. 1000.
- „ 11. *Eupodiscus Argus*. Membranstück nach Behandlung mit Kalihydrat. Ein-stellung auf die Grundmembran mit Resten der Kammerwände. Cuxhaven. Vergr. 1000.
- „ 12. Dasselbe Membranstück. Hohe Einstellung.
- „ 13. *Eupodiscus Argus*. Stück der Grundmembran nach Behandlung mit Kali-hydrat. Cuxhaven. Vergr. 1000.
- „ 14. *Eupodiscus Argus*. Membranstück mit punktförmigen Resten nach Be-handlung mit Kalihydrat. Cuxhaven. Vergr. 1000.
- „ 15. *Triceratium Favus*. Membranstück nach Behandlung mit Kalihydrat. Leistenporencanäle sichtbar. Cuxhaven. Vergr. 1000.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: [19](#)

Autor(en)/Author(s): Müller Otto Georg Ferdinand

Artikel/Article: [Kammern und Poren in der Zellwand der Bacillariaceen. 195-210](#)