

4. F. Brand: Über Membran, Scheidewände und Gelenke der Algengattung *Cladophora*.

Mit Tafel V.

Eingegangen am 2. September 1907.

In den sechs Jahren, welche seit Veröffentlichung meines Aufsatzes „Über einige Verhältnisse des Baues und Wachstums von *Cladophora*“¹⁾ verfloßen sind, habe ich diese Fragen nicht aus dem Auge verloren, sondern sie bei jeder günstigen Gelegenheit weiter verfolgt, und zwar in letzter Zeit mit besonderer Berücksichtigung der in der Überschrift bezeichneten Punkte.

Manchem Leser dürfte es auffallend erscheinen, dass über die Membran dieser schon so lange bekannten Gattung, deren Formen sich überdies nicht in allzu geringen Dimensionen bewegen, immer noch etwas zu sagen sei.

Deshalb möchte ich zunächst hervorheben, dass die Membranverhältnisse bei *Cladophora* komplizierter zu sein scheinen, als bei den meisten anderen Algen, und dass sich an der bekannten Veränderlichkeit dieser Pflanzen auch ihre Zellhäute in erheblichem Maasse beteiligen; dies nicht nur infolge der cyklischen Veränderungen, sondern auch nach accidentellen äusseren Einflüssen, welche schon an den Standorten eintreten können, in Zimmerkulturen sich aber immer bemerklich machen.

Daher ist die Membran von solchen Exemplaren, welche einige Zeit lang in beschränktem Raume kultiviert waren, niemals vollständig normal, sondern zeigt auch bei makroskopisch gesundem Aussehen der Pflanzen im Mikroskop immer zum mindesten kleinere Unregelmässigkeiten; so z. B. allgemeine oder partielle Verdickung, Störungen der Scheidewandbildung, sowie Veränderungen, welche durch pathologische Durchwachsungen oder das Absterben einzelner

1) Botan. Centralblatt, Beiheft. X, 1901, S. 481 u. f.

Thallusabschnitte mit darauffolgender Regeneration und dergleichen hervorgerufen werden können.

Durch das fortwährende Bedürfnis nach frischem Materiale, welches meist nur schwer, oft aber gar nicht zu befriedigen ist, wird aber das Studium der normalen Verhältnisse erheblich verzögert. Durch diese Schwierigkeit dürfen wir uns jedoch nicht verleiten lassen, auf das Verfahren älterer Autoren zurückzufallen, welche oft ganz verschiedene Zustände der Alge: frische und kultivierte, jugendliche und abgelebte, normale und pathologische, ohne Berücksichtigung dieser Verschiedenheit verglichen haben und dadurch nicht nur in systematischen, sondern auch in allgemeinen Fragen zu unrichtigen Anschauungen gekommen sind.

In Folgendem beabsichtige ich nicht eine erschöpfende Zusammenstellung, sondern nur eine Ergänzung dessen, was zur Zeit meiner letzten Arbeit über unser Thema bekannt war. Ich setze deshalb die Kenntnis der wichtigeren Literatur, auf welche in meinen früheren Arbeiten schon hingewiesen ist, in der Regel voraus, und werde nur insoweit auf sie zurückgreifen, als zum Verständnis des ganzen und zur Angliederung von Berichtigungen oder Zusätzen erforderlich ist.

Allgemeines über Struktur der Membran.

Nach übereinstimmender Angabe der Autoren ist die Membran erwachsener Zellen „lamellos“ oder „geschichtet“. Bezüglich der spezielleren Auffassung dieses Verhältnisses herrscht aber nicht die gleiche Übereinstimmung und vor STRASBURGER¹⁾ waren die genannten Begriffe nicht einmal bestimmt definiert.

Dieser Autor unterscheidet nun in aner kennenswerter Weise zwischen Lamellen und Schichten. Als „Lamellen“ bezeichnet er „soweit tunlich“: primäre Bildungen, wie sie unmittelbar aus dem Plasma hervorgehen, als „Schichten“ aber: gegeneinander besonders abgegrenzte Komplexe solcher einheitlichen Gebilde, und hält für alle Fälle daran fest, dass Lamelle ein der Schicht untergeordneter Begriff ist.

Da die Beschaffenheit einer primären Lamelle bis jetzt noch nicht mit genügender Sicherheit festgestellt ist, werden wir STRASBURGER's Definition in dem Sinne acceptieren, dass wir einen gewissen Komplex von solchen Membranblättern, welche in

1) STRASBURGER, Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena 1882, S. 6.

ihrem Verlaufe und in ihrem optischen Verhalten übereinstimmen, welche auch unter sich in festerem Zusammenhange stehen, als mit der Nachbarschaft und somit eine Art von selbständiger Gemeinschaft darstellen, als Schicht auffassen, alle in dieser Schicht erkennbaren Teilblätter aber als Lamellen bezeichnen, ohne damit behaupten zu wollen, dass sie sicher primärer Natur und absolut nicht weiter teilbar seien. Nebst dem werden wir auch jedes selbständige Membranblatt, an welchem sich keine Unterabteilung nachweisen lässt, als Lamelle auffassen.

Die unbestimmten Ausdrücke „Blätter“ oder „Lagen“, werden wir da gebrauchen, wo der Charakter gewisser Membranbestandteile nicht näher bestimmt werden soll oder kann.

An Keimpflanzen und jungen Spitzenzellen, welche als unfertige Gebilde anzusehen sind, ist noch keine Schichtung im Sinne STRASBURGER's vorhanden, da hier die künftigen zwei Membranschichten nur durch je ein Blatt repräsentiert sind, an welchem sich zunächst noch keine Lamellen erkennen lassen. Diese zwei Blätter bilden zusammen keine Schicht, da sie nach Beschaffenheit und Verlauf verschieden sind; sie müssen vielmehr als zwei selbständige Lamellen aufgefasst werden, und die Membran ist demnach in diesem Stadium zwar lamellos, aber noch nicht geschichtet. Die Schichtung tritt erst nach voller Entwicklung der Zelle auf, und KÜTZING's¹⁾ Angabe, dass die *Cladophora*-Membran „aetate majori lamellosa“ sei, trifft in unserem Sinne nur dann zu, wenn wir „lamellosa“ mit „geschichtet“ übersetzen.

Nebst dieser an allen ausgereiften *Cladophora*-Zellen vorhandenen Schichtung ist an gewissen Arten und zu gewissen Zeiten noch eine weitere Struktur zu bemerken, nämlich die Faserstruktur.

Über diese Struktur habe ich nach meiner ersten Mitteilung²⁾ noch weitere Untersuchungen vorgenommen und gebe deren Resultate hier in Form einiger Thesen.

1. Wenn die Schichtung der Membran vollständig entwickelt ist, dann differenzieren sich in den Lamellen (exklusive Decklamelle) gewisser Arten feinste Fasern (Fibrillen Ag.); nebst dem unter Umständen auch stärkere Fasern, welche aus Fibrillen zusammengesetzt scheinen. An jungen Zellen ist noch keine Faserung nachzuweisen, diese Struktur ist demnach eine sekundäre Erscheinung³⁾

1) KÜTZING, Spec. Alg., S. 387.

2) F. BRAND, Über die Faserstruktur der *Cladophora*-Membran (Ber. der D. Bot. Ges. 1906, S. 64 n. f.).

3) Auch bezüglich der in der Gallerte mancher Cyanophyceen vorkommenden

2. Wo die Fibrillen der Lamellen sich abwechselnd kreuzen, betrifft diese Erscheinung nicht nur „relativ innere“ Blätter (STRASBURGER), sondern auch die Aussenschicht, wie CORRENS richtig angegeben hat.
3. Bei gewissen Arten, wie *Cl. (Aegagr.) Montagnei* Kütz., *Cl. (Aegagr.) trichotoma* Kütz., *Cl. hospita* Mert. und *Cl. intertexta* Collins, treten gekreuzte Fibrillen relativ frühzeitig auf und sind leicht nachzuweisen.
4. Bei den hydrophilen Formen: *Cl. fracta* inkl. *crispata* und *Cl. glomerata* ist Streifung nur an den ältesten Zellen zu erkennen, und die Fibrillen sind schwer zu isolieren.
5. An solchen Membranen, deren Streifenkreuz schräg gestellt ist, umziehen die Fibrillen der Aussenschicht spiralförmig den ganzen Faden, jene der Innenschicht jede einzelne Zelle, und die Längsstreifen, welche den optischen Längsschnitt der Lamellen anzeigen, lösen sich unter starken Objektiven in zahllose Überschneidungspunkte der Fibrillenspiralen auf.¹⁾
6. Die engen und relativ kurzen Faserspiralen,²⁾ welche bisweilen im Gefüge der Membran erscheinen und auf den ersten Blick neben der Schichtung schwer verständlich sind, stellen Kunstprodukte dar. Sie treten nur an solchen Stellen auf, an welchen die Membran schon vor der Maceration leicht verletzt oder gedrückt worden war, oder an welchen ihr Gefüge von vornherein locker ist, wie an den Gelenklamellen.

Diese Spiralen haben demnach dieselbe Bedeutung, wie jene unregelmässige Kräuselung, welche durch starke Quetschung des macerierten Präparates entsteht (l. c. S. 68); sie beruhen ebenso wie letztere auf einem besonderen physikalischen Verhalten der mechanisch aus ihrem Verbande gelösten Fibrillen oder Fibrillenkomplexe und weisen ganz besonders auf die Selbständigkeit dieser Gebilde hin.

7. Die ersten Verfechter der Faserung — insbesondere MEYEN — hielten diese Struktur für primär. Diese irrige Annahme scheint in erster Linie den Widerspruch MOHL's und seiner Nachfolger gegen die Faserstruktur hervorgerufen zu haben.

Streifung konnte ich (Der Formenkreis von *Gloeocapsa alpina* in Bot. Centralbl. 1900, S. 20) für einige Fälle konstatieren, dass diese Erscheinung sekundärer Natur ist.

1) l. c. Taf. IV, Fig. 1 und 2. Die Vergrösserung dieser Figuren ist irtümlich nur nach Objektiv und Okular berechnet worden. In Wirklichkeit wurde sie aber durch den Zeichenapparat bis etwa 1000:1 gesteigert.

2) l. c. Fig. 1 in der Mitte und Fig. 2 links.

Decklamelle.

Nachdem ich diese äusserste Hülle der *Cladophora*-Zelle schon früher¹⁾ als eigenartiges Gebilde kurz beschrieben habe, bin ich nunmehr in der Lage, jene Angaben verbessern und erweitern zu können.

Es ist wohl nicht zu bestreiten, dass dieses Blatt einen Ersatz für jene Schleim- oder Gallerthüllen darstellt, welche viele andere Algen besitzen; dagegen möchte ich feststellen, dass es in seinen physikalischen und chemischen Eigenschaften mit keiner dieser Hüllen übereinstimmt und deshalb eine besondere Benennung²⁾ erheischte.

An jungen Spitzenzellen ist die Decklamelle durchsichtig und glatt. Früher oder später — je nach der Beschaffenheit des Wassers — trübt sie sich durch Einlagerungen und wird, während sie an Dicke zunimmt, später durch amorphe Auflagerungen rauh.

Meine frühere Angabe, dass sie durch Congorot tingierbar sei, muss ich einschränken. Es hat sich herausgestellt, dass sie sich in jungem und absolut reinem Zustande nicht färbt, sondern erst dann, wenn sie mit den eben erwähnten fremden Stoffen belastet ist. Deutliche Tinktion einer reinen Decklamelle ist mir überhaupt noch mit keinem Farbstoffe gelungen; auch durch Jodlösung wird sie nicht gelb gefärbt.

Dagegen hebt sich in schwacher Methylenblaulösung der Inhalt jener wasserhellen Blasen,³⁾ welche nach Zusatz von Essigsäure aufschliessen, durch deutliche Blaufärbung von der Umgebung ab. Rein wässriger Inhalt könnte nur den Farbenton der Immersionsflüssigkeit annehmen, würde sich also optisch nicht differenzieren. Es

1) F. BRAND, Über einige Verhältnisse des Baues und Wachstums von *Cladophora*. Botan. Centralbl., Beihefte X, 1901, S. 484 (4 des Sep.) u. f

2) Für die dünne äusserste Hülle verschiedener Algen ist die Bezeichnung „Cuticula“ im Gebrauch. Eine bestimmte Definition dieses Wortes in Anwendung auf die Algen existiert aber nicht und kann nicht wohl existieren, da die Membranen der verschiedenen Gattungen nicht übereinstimmend gebaut sind und ihre äusserste Lage deshalb nicht überall dieselbe Bedeutung hat. Deshalb habe ich auf diesen Namen verzichtet und führe nur als Beispiel an, dass jenem Blatte, welches STASBURGER bei *Spirogyra* als Cuticula bezeichnet, in morphologischem Sinne nicht die Decklamelle, sondern die Aussenschicht von *Cladophora* entsprechen würde.

3) Vgl. unsere Fig. 1. Hier möchte ich unter Hinweis auf die Eingangs erwähnte Empfindlichkeit unserer Pflanzen bemerken, dass an irgendwie geschädigtem und allgemein an kultiviertem Materiale die Ablösung der Decklamelle oft nicht so prompt zu erzielen ist.

müssen diese Blasen deshalb nebst dem Wasser noch einen weiteren Stoff enthalten.

Für letztere Annahme spricht auch der Umstand, dass reines Glycerin die Blasen nur langsam und nicht vollständig zum Verschwinden bringt. Auf neuen Zusatz von Wasser erheben sie sich wieder.

Aus diesen Vorgängen möchte ich schliessen, dass zwischen Decklamelle und Membran ein kolloidaler, stark quellbarer Stoff vorhanden ist. Wir wissen ja, dass solche Substanzen unter Umständen ganz ungemessene Mengen Wassers aufnehmen können.

An günstigem Materiale gelingt es in der Tat nicht selten, diese Zwischensubstanz durch starke Vergrößerung der lebenden Zelle zur Ansicht zu bringen, wie schon aus einer Figur von STRASBURGER¹⁾ hervorgeht.

Eine derartige Blasenbildung an der äussersten Zellhülle ist meines Wissens noch bei keiner anderen Grünalge beobachtet worden und auch aus dem Gebiete der Algen überhaupt ist mir nur ein einziger ähnlicher Fall zur Kenntnis gekommen. Auf der Blaualge *Microcoleus nigrescens* sah nämlich GOMONT²⁾ nach Einwirkung von JAVELLE'scher Lauge Blasenbildung entstehen.

Eine zweite Beobachtung, welche an unseren Fall erinnert, führt uns in das Reich der Phanerogamen. H. SCHENK³⁾ gibt an, dass an den Höckern vieler Pflanzenhaare zwischen Cuticula und Celluloseschichten eine in Wasser nicht, wohl aber in Salz- und Salpetersäure quellbare, wahrscheinlich harzartige Substanz aufträte, welche die Cuticula bei der Quellung abhebe.

In relativ seltenen Fällen hebt sich die Decklamelle hier und da auch spontan in Form von rundlichen Blasen ab, wie MÖBIUS⁴⁾ an einer interessanten Kulturform gefunden hat. An derselben Form bildete sie an einzelnen Stellen auch ringförmige Falten.

Bezüglich des Dickendurchmessers der Decklamelle habe ich nachzutragen, dass er durch die Bedingungen des Standortes beeinflusst zu werden scheint, sowie, dass er an jungen Spitzenzellen von *Cl. glomerata* oft nur $\frac{1}{4} \mu$ beträgt und erst nach der Einwirkung von Essigsäure gegen $\frac{1}{2} \mu$ erreicht. Es quillt also nicht nur die

1) STRASBURGER, Zellbildung und Zellteilung. Jena 1880. Taf. XIII, Fig. 21. Im Texte ist diese Lamelle aber nicht erwähnt

2) GOMONT, Recherches sur les enveloppes cellulaires des Nostocacees. Bull. Soc. Bot. de France 1888, t. 35, p. 219, pl. III, Fig. 14.

3) H. SCHENK, Unters. über die Bildung von centrif. Wandverdickungen an Pflanzenhaaren und Epidermis. Dissertation, Bonn 1884.

4) M. MÖBIUS, Algologische Beobachtungen usw. Elfte Mitteilung aus dem Bot. Garten in Frankfurt a. M. Hedwigia XLVI, S. 282, Fig. 2, II, und S. 283, Fig. 3, III.

Zwischensubstanz, sondern auch die Lamelle selbst, wenn auch in geringerem Grade.

Mit dem Alter der Zelle nimmt auch die Dicke der Decklamelle zu, doch ist im speziellen Falle schwer zu entscheiden, welcher Anteil an dieser Zunahme der Lamellensubstanz, und welcher den Ein- und Auflagerungen zukommt. Schliesslich können sogar Inkrustationen auftreten. Deutliche Schichtung oder sonstige Struktur konnte ich an der Lamelle selbst niemals nachweisen.

Schichten der Membran.

Auf Anlass jener Literaturangaben, welche der *Cladophora*-Membran eine unbestimmte Anzahl von Schichten zuschreiben, muss ich zunächst wiederholt feststellen, dass der eigentlichen Membran normaler Zellen auch dann, wenn sie durch das Alter erheblich verdickt ist und eine grosse Anzahl von Lamellen besitzt, niemals mehr als zwei Schichten im Sinne STRASBURGER's zukommen.

Wo dennoch eine grössere Anzahl von Schichten vorhanden ist, da liegen keine normalen Verhältnisse, sondern Durchwachsungen¹⁾ vor. Dieser Vorgang kommt nämlich bei *Cladophora* viel häufiger vor, als mir früher bekannt war, und alle Fälle von Plasmaeinschluss zwischen den Membranblättern, welche mir in den letzten Jahren vorgekommen sind, liessen sich bei genauer Untersuchung auf diesen Prozess zurückführen.

Allerdings ist das tatsächliche Verhältnis oft nur schwer zu erkennen, weil die Membranen solcher Zellen an und für sich wenig transparent und nebstdem meistens äusserlich verunreinigt sind; Reinigung durch Essigsäure greift aber ihr Gefüge leicht an und macht das Bild wiederum undeutlich.

Sodann können accidentelle Spalten, welche — insbesondere an senilen Zellen — bisweilen in kleinerer oder grösserer Aus-

1) Eine erschöpfende Besprechung dieses Prozesses würde hier zu weit führen. Ich beschränke mich deshalb auf den Hinweis, dass bisweilen ein und dieselbe Zelle wiederholt, oder sogar gleichzeitig mehrfach durchwachsen wird. In letzterem Falle verlaufen die Schläuche nebeneinander, wie aus der Figur der „intracuticulären Verstärkungsrhizinen“ ersichtlich ist, die WILLE (ENGLER, Pflanzenfamilien I, 2, Fig. 76, S. 115) im Querschnitte darstellt. In Fällen ersterer Art pflegen sie aber ineinander geschachtelt zu sein, wodurch dann die Zelle eine eminent dicke und eine Mehrzahl von Schichten enthaltende Membran erhalten kann. Schliesslich können Durchwachsungsschläuche auch zwischen Innen- und Aussenschicht der passiven Zelle vordringen, und das Schichtungsverhältnis wird dann besonders unklar.

dehnung zwischen den Schichtlamellen auftreten, für Anzeichen weiterer Schichtung gehalten werden.

Ob solche sekundäre Spaltungen durch die Naturkräfte oder durch künstliche Einwirkungen entstanden sind, lässt sich nicht immer entscheiden. Soviel habe ich sicher beobachtet, dass sie bisweilen durch den Druck des Deckglases und insbesondere durch Abbiegen der Fäden bei der Präparation entstehen, und zwar am häufigsten an aufgeweichten Exsikkaten, auf welche Säuren eingewirkt hatten.

Im übrigen wird von anderen Membranen angenommen, dass Flächenspaltung an den Längswänden spontan zustande kommen könne, und STRASBURGER¹⁾ führt z. B. die Membranspalten von *Caulerpa* auf nachträgliche Gewebespannungen zurück. Auf mehr oder weniger spontane Weise scheinen auch bei *Cladophora* jene Spaltungen zu entstehen, welche gelegentlich im oberen Bereiche alter Gelenke vorkommen (Fig. 5 und 6). Hiervon wird später die Rede sein, und es werden sich auch Tatsachen ergeben, aus welchen zu schliessen ist, dass die Gelenkbildung im Grunde auf jener lokal beschränkten, normal physiologischen Spaltung der Innenschicht basiert, welche bei Gelegenheit der Querwandbildung eintritt.

Untersuchen wir aber jüngere, normal vegetierende und noch nicht durch Auflagerungen oder Epiphyten verunreinigte Abschnitte von *Cl. glomerata* frisch vom Standorte weg in reinem Wasser, so finden wir die zwei Schichten der eigentlichen Membran deutlich unterschieden, indem die äussere über die Ränder der Scheidewände hinwegläuft und gleichmässig den ganzen Faden überzieht, wie die Scheide ein *Scytonema*, während die innere die einzelne Zelle vollständig umschliesst -- vorausgesetzt, dass kein unfertiges Septum vorhanden ist -- und gleichsam eine Spezialhülle der Zelle darstellt. Letztere Schicht erscheint glashell, während die Aussenschicht immer dunkler ist, und zwar an jungen Zellen von grauer, später von schwach gelblicher oder bräunlicher Farbe. Auch an Zellen, welche durch Insolation abgestorben und vollständig ausgebleicht sind, lässt sich die Schichtung und Lamellierung oft ohne weiteres sehr deutlich erkennen.

Noch schärfer als in reinem Wasser unterscheiden sich die Schichten in verschiedenen Salzlösungen, während sie durch das starke Lichtbrechungsvermögen des Glycerins undeutlicher werden. Durch Schwefelsäure und bis zu einem gewissen Grade sogar durch Essigsäure wird die Membran leicht angegriffen und ihre Lagen er-

1) STRASBURGER, Bau und Wachstum der Zellhäute, S. 7 u. 8.

scheinen dann weniger scharf begrenzt, während sie ziemlich starker Chrom- und Salpetersäure längeren Widerstand leistet.

Durch künstliche Färbung mit den gebräuchlichsten Farbstoffen lässt sich kein stabiler Unterschied zwischen den zwei Schichten erzeugen, denn diese Stoffe wandern fast alle langsamer oder schneller von einer Lage zur anderen und schliesslich, nach dem Absterben der Zelle, ins Protoplasma. Dabei tritt dann — insbesondere durch Methylenblau — vorübergehend die Abgrenzung der Schichten zu Tage, indem sich zuerst die Aussenschicht, dann die Innenschicht färbt und zu einem gewissen Zeitpunkte ihre Kontaktflächen als dunkle Linien erscheinen.

Relativ am dauerhaftesten färben Safranin und Hämatoxylin, ganz besonders aber Rutheniumrot. Da letzterer Stoff bei längerer Einwirkung beide Schichten ziemlich gleichmässig färbt, so ist nach der zur Zeit geltenden Auffassungsweise anzunehmen, dass beide grossenteils aus Pektinstoffen bestehen. Mit dieser Annahme stimmen auch die weiteren Tatsachen überein, dass durch Congorot nur sehr schwache Färbung zu erzielen ist und dass, wie ich schon früher (l. e.) angegeben habe, die gewöhnlichen Cellulosereaktionen nicht prompt eintreten.

Zusammenhang der Membranbestandteile.

Die Frage nach der gegenseitigen Verbindung der Membranblätter ist deshalb von einiger Bedeutung, weil zur Erklärung der Gelenkbildung schon eine mechanische Flächenverschiebung der Schichten angenommen wurde, sodann auch aus dem Grunde, weil in der Literatur schon von spontaner Abblätterung einzelner Bestandteile die Rede war.

Bezüglich dieser Abblätterungen habe ich schon früher (l. e.) angegeben, dass sie nur die Decklamelle betreffen. Diese Lamelle haftet mit zunehmendem Alter zunächst immer fester und ihre Ablösung ist dann nur durch stärkste Säuren oder SCHULTZE'sche Maceration zu erzielen. Nur an solchen Zellen, welche bereits dem Verfall entgegengehen, löst sie sich bisweilen spontan, oder vielleicht unter dem Einflusse zufälliger mechanischer Einwirkungen stellenweise von der Zelle ab. Sie ist da immer mit Auflagerungen bedeckt, erscheint dadurch verdickt und kann wohl schon für eine Membranlage gehalten worden sein (vgl. z. B. unsere Fig. 5)

Die zwei Abbildungen von vermeintlicher Membranabblätterung, welche mir aus der Literatur bekannt sind, nämlich eine Figur von

PRINGSHEIM¹⁾ und eine solche von DE WILDEMAN²⁾ deute ich in diesem Sinne, da mir Ablösung von Bestandteilen der eigentlichen Membran bisher nur unter der Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure kurz vor vollständigem Zerfalle der Zelle vorgekommen ist.

Dass eine lokale Flächenspaltung auch zwischen den Lamellen der Membran vorkommen kann, ist schon im vorigen Abschnitte erwähnt. Zur vollständigen Ablösung ganzer Blätter kommt es aber dabei niemals, denn die *Cladophora*-Membran neigt nicht so zu diesem Vorgange, wie jene von *Trentepohlia*,³⁾ sondern verfällt eventuell schliesslich gleichmässiger Auflösung.

Wie schon aus unserer Begriffsbestimmung hervorgeht, sind die Schichten allerdings weniger fest unter sich verbunden, als ihre Lamellen.

Drückt man mittelst einer Nadel auf einen in lebhafter Vegetation unter dem Deckglase liegenden *Cladophora*-Faden, so platzen an der gedrückten Stelle nebst den Spitzenzellen auch manche interkalare Zellen, und zwar letztere meist an den Querwänden. Erfolgt dieser Durchbruch nicht zentral, sondern in der Peripherie des Septums, so sieht man oft, wie der Inhalt der einen Zelle die Innenschicht der Nachbarzelle von der Aussenschicht abhebt und zwischen beiden Schichten vordringt, während niemals ein Eindringen zwischen die einzelnen Lamellen der Schichten erfolgt. Derselbe Fall tritt auch nicht selten bei Durchwachsungen ein. Bei stärkerer Quetschung kann die Innenschicht auch auf grössere Strecken von der Aussenschicht abgelöst werden und sich dann der Länge nach in verschiedener Weise einfallen.

An aufgeweichten Exsikkaten aber, sowie auch an frischem Materiale, welches mit starker Salz-, Chrom- oder Salpetersäure behandelt war, gelingt es sogar bisweilen einzelne Zellen samt ihrer Innenschicht aus der durchschnittenen oder geborstenen Aussenschicht wie aus einer Scheide herauszupressen.

1) PRINGSHEIM, Unters. über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle. Berlin 1854. Taf. I, Fig. 12 Die Ablösung ist hier durch Essigsäure erzielt worden.

2) DE WILDEMAN, Notes sur quelques Algues. La Notarisia VI, 1891, Tab. 15, Fig. 2d. Aus der hier aufgetretenen Continuitätsstörung schliesst der Verf. auf intercalares Wachstum der Zelle.

3) Bei gewissen Arten von *Trentepohlia* zerspaltet sich die altersschwache Membran häufig in Schuppen, Blätter oder sogar in Längsfasern (*Trentepohlia aurea*). Letztere haben bei schwacher Vergrösserung bisweilen einige Ähnlichkeit mit Rhizoiden. Wirkliche Rhizoiden habe ich noch bei keiner *Trentepohlia*-Art entdecken können.

Trotzdem besteht kein Anlass zu der Annahme, dass an der lebenden Pflanze eine ähnliche mechanische Verschiebung zustande kommen könne. Das Experiment zeigt vielmehr, dass hier eine Veränderung der gegenseitigen Lage von Innen- und Aussenschicht nur durch Abschälung, und zwar nur an beschränkten Stellen bewirkt werden kann.

Unter der Einwirkung verschiedener Reagentien, bisweilen schon durch schwache Essigsäure, am sichersten aber durch eine Lösung von Pikrinsäure in Glycerin, kontrahieren sich die Protoplasten eines lebenden *Cladophora*-Fadens. Die Zellen verhalten sich dabei aber nicht nach dem Muster jener von *Scytonema*, welche sich unter ähnlichen Verhältnissen in die Scheide zurückziehen, sondern bleiben vollständig in ihrer Lage. Dagegen spalten sich manche Querwände. Die Querwand der Spezialhülle wird hiermit frei, und diese Hülle könnte sich samt dem Protoplasten kontrahieren, wenn sie seitlich nicht mit der Aussenschicht verbunden wäre. Zunächst folgt aber nur die Querwand dem Zuge des zurückweichenden Protoplasmas, so dass eine konkave Einsenkung des Zellendes resultiert.¹⁾ Wo dieser Zug einen höheren Grad erreicht, zieht er auch den anstossenden Teil der Längswände in Mitleidenschaft, indem er hier die Spezialhülle (i. e. Innenschicht) ein kleines Stück weit von der Aussenschicht abschält. Aus unserer Fig. 9 ist ersichtlich, dass es hierzu einer relativ erheblichen Spannung bedarf. Dieses Bild scheint mir schon für sich allein die Existenz einer mindestens klebrigen Verbindung zwischen Innen- und Aussenschicht zu beweisen und die Möglichkeit einer Gleitbewegung auszuschliessen. Im übrigen habe ich schon früher (l. e.) gezeigt, dass gar kein Bedürfnis nach Annahme einer solchen Bewegung vorliegt.

Wachstum der Membran.

In Folgendem soll nicht die ganze Frage des Membranwachstums aufgerollt, sondern es soll nur gezeigt werden, dass dieser Prozess bei unserer Gattung nicht nach einem einfachen Schema verläuft, sondern dass er vielmehr ziemlich komplizierter Natur zu sein scheint.

Bezüglich des Flächenwachstums der *Cladophora*-Membran ist zu entscheiden, ob es allseitig vonstatten geht, oder ob es auf den obersten Teil der Zelle beschränkt ist; ferner fragt es sich, ob hier-

1) Aus unbekanntem Gründen ist das nicht bei allen Zellen der Fall.

bei, sei es an der Spitze oder im Bereiche der Seitenwände, Sprengung der ältesten Membranlagen stattfindet.

Von diesen Fragen lässt sich nur die letzte durch direkte Beobachtung beantworten. Breiten wir einen Endast von gesund vegetierender *Cladophora* auf dem Objektträger aus, so zeigt sich unter genügender Vergrößerung, dass die Blätter der Zellhäute überall von gleicher Dicke sind und auch überall parallel verlaufen, so dass an jene trichterige Struktur der Spitzenkappe, welche z. B. von *Bornetia* angegeben wird, hier nicht gedacht werden kann.

An gewissen anderen Exemplaren von *Cladophora*, bei welchen unreines Aussehen und Verdickung der Membran sowie das Vorkommen von erkrankten oder abgestorbenen Zellen darauf hinweisen, dass sie schon einen längeren Kampf ums Dasein hinter sich haben, findet man dagegen bisweilen scheinbare Spitzenzellen, deren Struktur entfernt an jene von *Bornetia* erinnert. Der Querschnitt der Zelle, sowie die Dicke der Membran sind aber hier merklich grösser, als bei den eigentlichen primären Spitzenzellen, denn es handelt sich lediglich um regenerierte Stümpfe¹⁾ einer zerstörten Terminalverzweigung

Sprengung älterer Membranlagen,²⁾ wie solche von den Spitzen bei *Bornetia* und *Trentepohlia* sowie den Seitenwänden von *Callithamnion* usw. beschrieben sind, wird durch die normalen Wachstumsvorgänge bei *Cladophora* aber niemals erzeugt.

Es findet sich auch die Angabe, dass die Diatomeen-Bedeckung, welche an dicken *Cladophora*-Zellen oft vorhanden sei, in der Mitte der Zellen häufig aussetze und daraus wird gefolgert, dass die mittleren Teile jüngeren Datums seien. Hiergegen ist jedoch zu bemerken, dass das erwähnte Verhältnis durchaus nicht so regelmässig gefunden wird, um daraus Schlüsse auf den Wachstumsmodus ziehen zu können. Im übrigen waren in den von mir beobachteten derartigen Fällen immer Äste vorhanden. Die Zweigwinkel bieten aber den Epiphyten günstigere Ansatzpunkte, als die anderen Teile der Zelloberfläche und die Diatomeen breiten deshalb ihre Bestände von da her auf die Umgebung aus.

1) Solche Stümpfe hat schon ROSENVINGE (*Om nogle Vaestforhold etc. Botanisk Tidsskrift* 1893, p. 48, F. 15) beobachtet und nachgewiesen, dass an ihnen jene Abzweigungsformen entstehen können, welche früher für echte Dichotomien gehalten worden sind (l. c. Fig. 14).

2) Bei *Vaucheria* hat REINHARDT (*Plasmolytische Studien in Bot. Unters. SCHWENDENER dargeb.* 1899, S. 438 und 439) bei gleichmässig schnellem Wachstum keine Spur von Spitzensprengung entdecken können, und glaubt, dass auch bei anderen Siphoneen die Sprengung nur ein Ausnahmefall ist. In bezug auf *Trentepohlia Jolithus* vermisste ich bei CORRENS (*Zur Kenntnis der inneren Struktur usw., in ZIMMERMANN'S Beiträgen* I, 1893, S. 297) die bestimmte Angabe, dass Membransprengung auch an jungen Zellen vorkomme.

Dagegen kommen im Verlaufe alter *Cladophora*-Fäden einzelne Stellen vor, an welchen eine Art von kurzem Membrantrichter und bisweilen auch eine Kontinuitätsstörung der Aussenschicht vorhanden sind. Wie wir später sehen werden, liegen hier obsolete Gelenke vor.

Einer direkten Entscheidung der anderen Frage: ob das Flächenwachstum auf den obersten Teil der Zelle beschränkt sei, stehen das langsame Wachstum und die grosse Kulturempfindlichkeit unserer Gattung im Wege, da unter diesen Verhältnissen Markierung einzelner Stellen mit nachfolgenden Messungen nicht zum Ziele führen konnte. Wir müssen deshalb dem Probleme auf Umwegen beizukommen suchen.

Üben wir mit der Nadel einen mässigen Druck auf das vorbezeichnete Präparat aus, so platzen die Zellen entweder an den Spitzen oder an den Querwänden und nur bei stärkerem Drucke auch an der Seite. Ausschliesslich an Spitzen oder Querwänden platzen sie aber nach Zusatz von 5—10 pCt. Essigsäure.

Plasmolysieren wir eine Spitzenzelle, so löst sich das Plasma von der Seitenwand glatt ab, während es an der Spitzenkappe fester haftet, und sich bei der Retraktion des Protoplasten von hier aus oft in lange Fäden auszieht, wie NAEGELI¹⁾ schon abgebildet hat. Den Angaben dieses Autors habe ich nur beizufügen, dass dieselbe Erscheinung bisweilen auch von den Querwänden ausgeht.

Durch Schnellfärbung²⁾ mit 0,005prozentiger Lösung von Mythylenblau endlich, färbt sich die Spitzenkappe sofort intensiv, während die Seitenwände den Farbstoff erst später und in schwächerem Grade annehmen (vgl. unsere Fig. 1). Die Färbung ist in der Mitte am dunkelsten und nimmt nach der Peripherie zu allmählich ab. Gleichzeitig mit der Spitzenkappe färben sich auch die jungen Scheidewände, welche noch im Wachsen begriffen sind, ebenso schnell und intensiv.

Nachdem wir nun gesehen haben, dass die Spitze der Zellhaut in Bezug auf geringere Widerstandsfähigkeit gegen mechanische und chemische Einflüsse sowie auf festeren Zusammenhang mit dem Protoplasma und grössere Empfänglichkeit für gewisse Farbstoffe in gleicher Weise von dem übrigen Teile der Membran abweicht, wie die lebhaft wachsenden jungen Septa, so dürften wir wohl berechtigt

1) NAEGELI und CRAMER, Pflanzenphysiol. Unters. Zürich 1855. 1. Heft, Taf. IV, Fig. 2.

2) Über diese Methode vgl. BRAND, Über die sogen. Gasvakuolen usw. Hedwigia 1905, S. 15. Für Grünalgen empfehlen sich im allgemeinen schwächere Lösungen, als für Cyanophyceen: im übrigen besteht kein Unterschied und es ist insbesondere auch hier fortgesetzte Beobachtung und rechtzeitige Unterbrechung der Tinktion erforderlich.

sein, auch der Spitzenkappe eine intensivere Wachstumstätigkeit zuzuschreiben.¹⁾

Es wachsen aber nicht nur die Spitzenzellen, sondern auch die interkalaren Glieder, und ich konnte schon früher²⁾ konstatieren, dass nicht nur die Bildung der Zoosporenöffnungen und der Abzweigungen auf einen lebhafteren Stoffumsatz im obersten Ende der Zelle hindeuten, sondern dass der Evekationsvorgang³⁾ die Annahme eines beschleunigten lokalen Membranzuwachses in dieser Gegend geradezu erfordert.

Wenn es gestattet ist, auch Analogien zur Unterstützung unserer Annahme beizuziehen, so möchte ich daran erinnern, dass schon für viele andere monosiphone Pflanzengebilde eigentliches Spitzenwachstum festgestellt ist. NAEGELI⁴⁾ gibt ein solches Wachstum für *Canlerpa* und *Bryopsis*, für Pilze, Haare, Pollenschläuche usw. an, STRASBURGER⁵⁾ fand, dass *Spirogyra* u. a. auch reines Spitzenwachstum besitzen kann, HABERLANDT⁶⁾ hat nachgewiesen, dass die Rhizoide von *Marchantia* und *Lunularia* Spitzenwachstum im eigentlichen Sinne besitzen, nachdem er dasselbe schon früher für die Wurzelhaare von Phanerogamen konstatiert hatte. ZACHARIAS⁷⁾ hält dieses Wachstum bei den *Chara*-Rhizoiden für wahrscheinlich und REINHARDT⁸⁾ konstatiert es für Pilzhyphen und bestätigt es später für *Vaucheria*.

Nebst dem eigentlichen Spitzenwachstum müssen wir der *Cladophora*-Membran zugleich ein allseitiges Flächenwachstum zugestehen, da auch ältere Zellen nicht nur in der Länge, sondern — und zwar zu Zeiten vorwiegend — im Umfange zunehmen. Es ist also das Spitzenwachstum nicht der einzige, sondern, wie NAEGELI schon für andere Pflanzen angegeben hat, auch bei *Cladophora*, nur der überwiegende Wachstumsmodus der Membran.

Schwerer ist die Frage zu entscheiden, ob das Flächenwachstum durch Intussusception oder Apposition zustande kommt. Die Mehr-

1) In dieser Weise erklärt sich vielleicht auch die Beobachtung von CORRENS (l. c. S. 282, Anm.), dass bei gewissen *Cladophora*-Arten eine nächst der Spitze gelegene Zone unter gekreuzten Nikols umgekehrt reagiert, als sonst.

2) BRAND, Über einige Verhältnisse des Baues und Wachstums, S. 490 (S. 10 Sep.).

3) l. c. S. 491 (11 d. Sep.) und 499 u. f. (19 u. f. d. Sep.).

4) Vgl. REINHARDT, l. c.

5) STRASBURGER, l. c. S. 188.

6) HABERLANDT, Über das Längenwachstum etc. der Rhizoiden von *Marchantia* etc. Österr. Botan. Zeitschrift, 39, 1889.

7) E. ZACHARIAS, Bildung und Wachstum der Zellohaut bei *Chara foetida*. Ber. der deutschen bot. Ges. 1890.

8) M. O. REINHARDT, Das Wachstum der Pilzhyphen. Jahrb. für wiss. Botanik, 23, 1893.

zahl der Autoren scheint sich der Hypothese von SCHMITZ zuzuneigen und anzunehmen, dass vom Plasma fortgesetzt neue Lamellen gebildet, dass diese allmählich nach aussen gedrängt und in der Flächenrichtung ausgedehnt werden. Die Tatsache, dass später innerhalb der Schichten so zahlreiche Lamellen erscheinen können, würde sich allerdings dadurch sehr einfach erklären lassen.

Von keiner Seite ist aber bisher noch der Umstand berücksichtigt worden, dass die Aussenschicht der Membran frei über die Scheidewandansätze hinwegläuft. An diesen Stellen können also unter gewöhnlichen Verhältnissen keine Lamellen von innenher angepresst werden, und dennoch ist diese Schicht hier nicht dünner, sondern ebenso dick, wie im übrigen Verlaufe. Es muss also die Aussenschicht ihr eigenes Wachstum haben. An dieser Tatsache ändert auch der Umstand nichts, dass, wie wir später sehen werden, zu einem bestimmten Zeitpunkte, nämlich während der Scheidewandbildung die Möglichkeit besteht, dass je eine Membranlage von der Innenschicht an die Aussenschicht übergehen kann, weil letztere auch ausserhalb dieser Zeiten an Dicke zunimmt. Das ergibt sich aus folgender Zusammenstellung der mittleren Schichtstärken, welche an jüngeren Zellen derselben Pflanze¹⁾ von *Cladophora glomerata* vor Eintritt der sekundären Teilungen gemessen wurden.

	Aussenschicht	Innenschicht
Spitzenzelle	0,50 μ	1,00 μ
Zelle vorletzter O.	0,75 „	1,50 „
Zelle drittletzter O.	1,00 „	1,75 „
Zelle viertletzter O.	1,50 „	2,00 „

Wir sehen, die Aussenschicht der ältesten Zelle ist dreimal so stark, als jene der Spitzenzelle. Da aber seit Abgliederung der Spitzenzelle keine weitere Zellteilung stattgefunden hat, kann sie sich nicht durch Anlagerung, sondern nur durch Intussusception verdickt haben. Deshalb fragt es sich auch, ob die zahlreichen Lamellen, welche sich bisweilen in der Aussenschicht alter Zellen finden, sämtlich aus der Innenschicht (infolge sekundärer Zellteilungen) herübergewandert sind, oder ob nicht vielleicht nachträgliche Flächenspaltungen im Spiele waren. Diese Frage harret zur Zeit noch der Beantwortung.

Dagegen steht ausser Zweifel, dass sich der Innenschicht der Membran — jedenfalls unter gewissen Umständen und zu gewissen Zeiten — neue Lamellen vom Plasma aus anlagern können. Über

1) Die allgemeine Membranstärke ist bei verschiedenen Pflanzen und insbesondere bei solchen von verschiedenen Standorten oft merklich verschieden, auch wenn sie derselben Varietät angehören und sich in gleichem Status befinden.

das weitere Verhalten dieser Lamellen, insbesondere über den grösseren oder geringeren Anteil, welchen sie an der Dickenzunahme der Zellhaut haben, sind wir noch ganz im Unklaren. Jedenfalls scheint aber SCHMITZ dem Turgordruck eine allzu grosse Rolle zugeteilt zu haben; die Zelle könnte nämlich in Rücksicht auf die oben nachgewiesene ungleichmässige Konsistenz ihrer verschiedenen Membranabschnitte bei überwiegend passiver Ausdehnung nicht wohl ihre frühere Form bewahren. Dagegen kann die in der Tat zu beobachtende nachträgliche Verdünnung der adventiven Lamellen ja auch durch aktive Veränderung ihrer Struktur und chemischen Konstitution zustande kommen.

Einen sicheren Beweis dafür, dass Intussusception auch beim Flächenwachstum der Innenschicht nicht ausgeschlossen ist, scheinen mir übrigens die bisweilen im Bereiche dieser Schicht zu beobachtenden lokalen Faltenbildungen zu liefern. Hierüber wolle der nächste Abschnitt verglichen werden.

Falten der Membran und ihrer Blätter.

Die Membran solcher Zellen, welche durch Erkrankung oder Tod ihres Turgors beraubt sind, kann sich im ganzen nach verschiedenen Richtungen falten; hauptsächlich geschieht das aber nach der Längsrichtung.

An turgescenten Zellen aber ist eigentliche Faltung der ganzen Zellhaut ausgeschlossen und es kommen nur mehr oder weniger flache Einsenkungen vor, und zwar ausschliesslich in der Querrichtung. Diese interessieren uns hier nicht, sondern nur jene stärkeren Einschnürungen, welche bisweilen in der Kultur auftreten und gleichfalls nur transversal verlaufen. MÖBIUS¹⁾ macht mit Recht darauf aufmerksam, dass es sich in vielen Fällen eigentlich um abnorme Auftreibung der Nachbarschaft handelt und die Einschnürung deshalb nur eine scheinbare ist. Dagegen zeigt dieser Autor (l. c. S 285, Fig. 6 II), dass auch wirkliche Einschnürungen vorkommen. In diesen Fällen wurde der Vorgang durch eine faltenartige Einsenkung der Innenschicht eingeleitet, welcher die Aussenschicht dann nachfolgte.

Diese Mitteilung führt uns zu jenen häufigeren Beobachtungen, welche die Faltung einzelner Membranlagen betreffen und sich alle an der lebenden Zelle abspielen. Von diesen müssen wir vorerst jene feinsten „Wellungen“ der Lamellen ausschliessen, von

1) MÖBIUS, l. c. S. 287.

welchen ich in dem zitierten Aufsätze über Faserstruktur annahm, dass sie sich auf die oben erwähnten Fibrillen beziehen. Sodann sind die von MÖBIUS (l. c. S. 283, Fig 3 III) beachteten Querfalten der Decklamelle zu erwähnen.

Was dann übrig bleibt, betrifft lediglich Faltungen der Innenschicht oder eines Teiles ihrer Lamellen. Die hierher gehörigen Fälle verhalten sich ebenfalls in verschiedener Weise, je nachdem die Falten zwischen Innen- und Aussenschicht liegen, oder in das Zellumen hineinragen. Ersterer Fall kommt nur an den Gelenken vor, und wird im betreffenden Abschnitte zur Sprache kommen.

Die anderen Befunde, bei welchen die Falten centripetal in die Zelle vorspringen, sind nun ihrerseits wiederum nicht gleichartig.

SCHWANN war bekanntlich der Meinung, dass die normale Scheidewandbildung auf Faltung beruhe. Das hat sich nicht bestätigt; dagegen können durch Unterbrechung dieses Prozesses faltenähnliche Gebilde entstehen, und STRASBURGER¹⁾ fasst die von PRINGSHEIM²⁾ abgebildeten „Seitenwandfalten der jüngsten Zellwandschichten“ zum Teil als Verdickungsschichten auf, welche über unfertig gebliebene Seitenwände hinwegliefen. Das mag sich auf die Figuren 20 und 21 beziehen, denn in den Figuren 19 und 22 sind, wie ich trotz der relativ schwachen Vergrößerung zu erkennen glaube, durchwachsene Gelenkreste (vgl. unten) abgebildet. Mögen wir nun das eine oder das andere annehmen, so liegen in PRINGSHEIM's Fällen der Entstehungsweise nach nicht eigentliche Falten vor.

Dagegen scheinen die von RICHTER³⁾ in einer Kultur erhaltenen „leistenartigen Vorsprünge“ in der einen Zelle auf wirklicher Faltung jüngerer Lamellen zu beruhen. Es ist das zwar nicht mit voller Sicherheit aus den ungenügend vergrößerten Figuren zu entnehmen, aber analoge Fälle aus meiner eigenen Erfahrung sprechen dafür.

Schon vor Jahren habe ich⁴⁾ in einer Hauskultur von *Rhizoclonium hieroglyphicum*, dessen Membranbau ja mit jenem von *Cladophora* sehr nahe übereinstimmt, einzelne Glieder gefunden, welche noch deutlicher als wie die schon früher von GAY⁵⁾ abgebildeten ähnlichen Formen den Eindruck machten, als sei die Spezialmembran (i. e. Innenschicht) im Längswachstum der

1) STRASBURGER, l. c. S. 198.

2) PRINGSHEIM, l. c. S. 59 - 60 und Fig. 18—21.

3) A. RICHTER, Über die Anpassung der Süßwasseralgen an Kochsalzlösungen. Flora 1892, S. 50 und Fig. 15, Taf. II.

4) F. BRAND, Kulturversuche mit zwei *Rhizoclonium*-Arten. Botan. Centralbl. 1898, S. 5 des Sep. und Taf. I A.

5) GAY, Recherches sur le développement etc. des quelques Algues vertes. Paris 1894, Tab. IV, Fig. 26—27.

primären Wand (recte: Aussenschicht der Membran) vorausgeeilt und habe sich infolgedessen wurmförmig gekrümmt.

Noch zweifelloser trat wahre Faltenbildung an einzelnen Zellen eines Produktes längerer Hauskultur von *Cladophora glomerata* zu Tage. In diesem Falle war keine Luft durch das Wasser geleitet worden, wie in der erwähnten Kultur von RICHTER, sondern die Alge stand einfach in einem kleinen Glase mit seltenem Wasserwechsel und zeitweise der vollen Sonne ausgesetzt, am Fenster meines Arbeitszimmers. Wo Falten überhaupt vorhanden waren, fanden sie sich nicht im ganzen Umfange der Zelle, sondern waren auf grössere oder kleinere Abschnitte beschränkt, und zwar meistens nur einseitig. Wie aus unserer Fig. 13 ersichtlich ist, lässt sich diese Erscheinung nur durch ein stellenweise excedierendes Flächenwachstum junger Lamellen der Innenschicht erklären.

Scheidewandbildung.

Über den Vorgang der Zellteilung haben schon zahlreiche Autoren berichtet. Bezüglich des Anteiles, welchen die Zellhaut daran nimmt, stimmen die Angaben der meisten Forscher wohl in der Hauptsache, aber nicht in allen Einzelheiten überein. Die Differenzen mögen teilweise von der in unserer Einleitung erwähnten Empfindlichkeit und Veränderlichkeit der Scheidewandanlage herühren. Diese verändert sich nämlich oft schon während einer nicht allzulangen Beobachtung und nimmt z. B. leicht ein unregelmässiges, knolliges Aussehen an.

KLEBS¹⁾ hat die höchst interessante Entdeckung gemacht, dass sich *Cladophora* in Zuckerlösungen lebhafter teilt. Ich kann hinzufügen, dass bei meinen Kontrollversuchen dieser Effekt schon in viel schwächeren Lösungen als KLEBS verwendet hat, zu Tage getreten ist. Die in solcher Weise geförderten Teilungen verliefen aber in den ersten Stadien fast niemals ganz normal, sondern zeigten meist gewisse Differenzen von den am Standorte gebildeten gleichen Entwicklungsstufen, so dass künstlich hervorgerufene Zellteilungen von *Cladophora* zum Studium der feineren Vorgänge nicht geeignet erscheinen.

Num möchte ich auf einige Punkte eingehen bezüglich deren ich mit den zur Zeit herrschenden Anschauungen nicht ganz einverstanden sein kann. Zur Klärung dieser Fragen habe ich mich

1) KLEBS, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. bot. Inst. Tübingen 2, S. 564.

einerseits an ganz frischem, vor allen Schädigungen sorgsam bewahrten Materiale informiert, andererseits habe ich das von früheren Beobachtern noch nicht angewendete Verfahren der Schnellfärbung beigezogen.

Die erste Frage betrifft das bekannte Zurücktreten des grünen Zellinhaltes im ersten Teilungsstadium. STRASBURGER¹⁾ nimmt an, dass hierbei an einer Ringzone zwischen Hautschicht des Plasmas und dem Protoplasten eine Ansammlung von Zellsaft stattfindet. Diese Annahme ist meines Wissens noch nicht in Zweifel gezogen worden. Es scheint mir aber dennoch schwer verständlich, wie eine Flüssigkeit dem lockeren Gefüge des seines Hautplasmas beraubten Protoplasten gegenüber sich an einer bestimmten Stelle und in einer bestimmten Form ansammeln könne.

Ebenso unwahrscheinlich erscheint die weitere geläufige Annahme, ein soeben aus den in einer Flüssigkeit suspendierten Mikrosomen sich aufbauendes Organ, wie die werdende Scheidewand könne für sich allein den Protoplasten mechanisch einschnüren.

Die Beobachtung der allerjüngsten Stadien der Scheidewandbildung hat nun gezeigt, dass das Protoplasma schon zu einer Zeit zurückzutreten beginnt, zu welcher von dem künftigen Septum noch keine Spur zu sehen ist. Auch in den nächstfolgenden Stadien ist die Anlage der Scheidewand so zart, dass sie auf die allerschwächsten mechanischen oder chemischen Einwirkungen hin sofort zerfließt, so dass man wenigstens im Beginne des Prozesses die Einschnürung des Protoplasten auf Rechnung jenes Stoffes setzen muss, welchen STRASBURGER für Zellsaft hält. Wenn eine flüssige oder halbflüssige Substanz aber in der Zelle eine lokal beschränkte mechanische Wirkung ausüben soll, so muss sie ähnlich wie die Vakuolen, allseitig durch eine einigermaßen resistente Lage begrenzt sein, was nach der zitierten Annahme hier nicht der Fall wäre.

Bei oft wiederholter Untersuchung dieser Frage ist es mir aber nicht gelungen, mich von der Richtigkeit der erwähnten Annahme zu überzeugen, denn ich konnte niemals, weder an frischem noch an gefärbtem oder mit Chemikalien behandeltem Materiale, an der Aussenseite des protoplasmareinen Raumes eine Plasmahaut nachweisen. Dagegen habe ich wiederholt an seiner Innenseite eine zarte helle Begrenzung des zurückgedrängten Protoplastenabschnittes wahrgenommen und bin so zu der Überzeugung gekommen, dass sich zur Bildung des farblosen Raumes der ganze Protoplast samt seiner äussersten Lage an der betreffenden Stelle von der Membran ablöst.

Die in diesem Raume enthaltene flüssige oder halbflüssige

1) STRASBURGER, Zellbildung und Zellteilung. S. 208.

Substanz grenzt demnach nach aussen direkt an die Innenschicht der Zellhaut, und nach innen an die Hautschicht des Plasmas. Letztere haftet oberhalb und unterhalb der Ringzone relativ fest an der Membran, und so ist der zu einer mechanischen Wirksamkeit erforderliche Abschluss der angesammelten Flüssigkeit gegeben.

Mit der Erkenntnis, dass der farblose Raum ausserhalb des „Primordialschlauches“ liegt, fällt die Annahme, dass er Zellsaft enthielte und es wird uns der ganze Vorgang näher gerückt, weil er nunmehr nach Analogie einer lokalen Plasmolyse, sowie jener Ausscheidungen von Membranbaustoff verläuft, welche bekanntlich nach accidentellen Ablösungen des Protoplasten zwischen ihm und der Zellhaut eintreten. Während in Fällen letzterer Art die Ausscheidungen aus dem Plasma nur zur Bedeckung der blossgelegten Seitenwandstelle bestimmt sind, und sich deshalb in engen Schranken halten, ist zur Neubildung einer Querwand natürlich eine viel grössere Quantität von Baustoff erforderlich.

Auch die direkte Beobachtung spricht nicht für Zellsaft. Nach Massgabe seines Verhaltens bei Quetschung und Plasmolyse möchte ich den Inhalt des farblosen Raumes mit PRINGSHEIM (l. c.) für schleimartig halten. Ohne Reagentien erscheint er ursprünglich ziemlich homogen, bald aber treten kleine Körner auf. Setzt man etwas wässrige Jod-Jodkali-Lösung zu, so wird die Masse jederzeit derbkörnig und färbt sich zugleich kräftig gelb. Diese Färbung hält auch der Auswaschung mit Wasser eine Zeit lang stand. Methylenblau nimmt die farblose Substanz zunächst nicht an.

Auf die nächsten Punkte, welche zu erörtern sind, wird uns die weitere Beobachtung des Teilungsvorganges hinleiten. Bald, nachdem die Ringspalte entstanden ist, tritt — bei genauer Einstellung auf die mittlere Ebene — ungefähr in der Mitte ihrer Höhe ein grösserer rundlich-ovärer Körper zu Tage. Es ist das der optische Durchschnitt jener Ringleiste, aus welcher sich später das Septum herausbildet. Diese Leiste liegt der Innenseite der Zellhaut zuerst nur lose an (Fig. 2); sobald sie aber centripetal auszuwachsen beginnt, verschmilzt sie nach aussen mit der Innenschicht der Membran und senkt sich zugleich mehr oder weniger tief in diese Schicht ein (Fig. 3).¹⁾

Im weiteren Verlaufe spaltet sich dann die Innenschicht vom tiefsten Punkte dieser Einseinkung an eine kurze Strecke weit in zwei Blätter, von welchen das äussere möglicherweise späterhin

1) Das erinnert an das Verhalten von *Ulothrix*, bei welcher man nach STRASBURGER (Bau und Wachstum der Zellhäute, S. 182) „die Knöpfe (i. e. Randverdickungen des Septums) je nach dem Alter der Querwand weniger tief oder tiefer in die Seitenwand hineinragen“ sieht.

ausserhalb des Gelenkes an die Aussenschicht übergeht, während nur der im Bereiche des Gelenkraumes (vgl. später) liegende Abschnitt, eine gewisse Selbständigkeit bewahrt (Fig. 4 und 10—12). Das innere, von der Scheidewandanlage durchbrochene Blatt dagegen, wächst beiderseits dieser Anlage und in Verbindung mit ihr centripetal aus und gestaltet sich in seiner Gesamtheit schliesslich zur Spezialhülle, das ist Innenschicht der beiden Tochterzellen. Meine frühere Annahme, dass die ganze Innenschicht der Mutterzelle von der Anlage der Scheidewand durchschnitten werde, ist also samt den Figuren 1—5 (l. c. S. 493) in diesem Sinne zu berichtigen.

Bezüglich der erwähnten Einsenkung habe ich zu bemerken, dass es bisweilen den Anschein hat, als ob zugleich beiderseits der Scheidewandanlage eine Auflagerung neuer Membransubstanz auf der Innenfläche der Zellhaut stattfände. Ich musste mir deshalb die Frage vorlegen, ob nicht die Einsenkung vielleicht nur eine scheinbare und dagegen die Annahme von DIPPEL, SCHMITZ, GOBI¹⁾ u. a. doch begründet sei, dass bei jeder Zellteilung die Tochterzellen sich mit einer neuen Membran umgäben. Durch Vergleichung einer grösseren Anzahl von Fällen habe ich mich ebensowenig von der Richtigkeit dieser Annahme überzeugen können, wie früher STRASBURGER und REINHARDT.²⁾ Ich glaube vielmehr, dass die Spezialmembranen der Tochterzellen zunächst immer in der angedeuteten Weise aus der Innenschicht der Mutterzelle hervorgehen, dass aber Appositionsverdickung dieser Schicht zu allen Zeiten — sei es kontinuierlich oder gelegentlich — stattfinden kann und deshalb auch während der Zellteilung nicht ausgeschlossen ist.

STRASBURGER³⁾ gibt an, dass die werdende Querwand von *Cladophora* einfach sei. Bei Untersuchung in Wasser und auch mit Hilfe der von den Autoren bisher angewendeten Reagentien lassen sich allerdings keine Blätter an ihr unterscheiden; noch weniger lassen sich solche abspalten, da das junge Gebilde, wie oben bemerkt, schon durch ganz schwache chemische Einflüsse zerstört wird. Unterziehen wir aber derartige Objekte der Schnellfärbung mit einer schwachen ($\frac{1}{15000}$) Lösung von Rutheniumrot, so erscheint im Querschnitte der Ringleiste eine tinktionelle Differenzierung.⁴⁾

1) GOBI, Vorlesungen über niedere Sporenpflanzen. St. Petersburg 1883 (russisch).

2) M. O. REINHARDT, Plasmolyt. Studien in Botan. Unters. SCHWENDENER dargeb. 1899, S. 459.

3) STRASBURGER, Zellbildung und Zellteilung, S. 210.

4) Auch der Ring, welcher die Zellteilung von *Oedogonium* einleitet, ist nach HIRN (Monographie usw. der Oedogoniaceen, 1900, S. 6—7) nicht durchaus homogen. Jedoch haben die Lagen hier schon deshalb eine andere Bedeutung, wie in unserem Falle, weil sie bekanntlich an der Scheidewandbildung nicht direkt beteiligt sind.

indem sich zuerst ein etwas seitlich vom Zentrum gelegener Punkt intensiv färbt (Fig. 2). Dieser Punkt nimmt dann die Form eines kürzen, unten und oben zugespitzten Längsstriches und weiterhin, wenn die Ringleiste nach innen auszuwachsen beginnt, die eines kleinen Dreiecks an, dessen centripetale Ecke sich allmählich in eine strichförmige Spitze auszieht (Fig. 3). Beiderseits dieser Spitze liegt je eine aus dem farblosen Teile der Ringleiste ausgewachsene, zunächst ungefärbte Membranlage. Diese drei Lagen wachsen dann gleichmässig miteinander der Zellmitte zu, indem sich, wie schon STRASBURGER¹⁾ geschildert hat, an ihrem inneren Ende fortgesetzt neue Stofftheilchen aus jenem Baustoffe anlagern, welcher das Protoplasma zurückgedrängt hat (Fig. 4).

Es bildet somit die tingierte Partie der Ringleiste gleichsam das Modell, welches die Form der werdenden Scheidewand bestimmt, und dieses Modell scheint wegen seiner grossen Empfänglichkeit für Rutheniumrot nach der zur Zeit üblichen Terminologie ganz oder fast ganz aus Pektinsubstanz zu bestehen. Diese Substanz ist es auch, welche der Bildung des Gelenkraumes und der späteren natürlichen Spaltung des Septums zugrunde liegt. Während das Septum sich nach innen zu allmählich schliesst, vergrössert sich nämlich die dreieckige Randverdickung seiner gefärbten Mittellamelle und wird schliesslich bei mittlerer Einstellung auch ohne Tinktion als ein homogenes Dreieck sichtbar. Je nach kleinen Differenzen der Einstellung erscheint sie bald heller, bald dunkler, als die benachbarten Membranpartien, und macht dann nicht mehr den Eindruck eines verdickten Randes der Querwand, sondern erweckt eher die Vorstellung von einer nahezu leeren oder doch weniger dichten Stelle (Fig. 10).

In der Tat müssen während der Vergrösserung dieses dreikantigen Randes der Mittellamelle auch chemische Veränderungen in ihm stattgefunden haben, denn er färbt sich durch Rutheniumrot oder Methylenblau jetzt nicht mehr schneller und tiefer als die Umgebung, sondern vielmehr merklich schwächer, und wir haben nunmehr jenes Gebilde vor uns, welches MOHL, PRINGSHEIM u. a. als „Intercellulargang“ bezeichnet haben. Mit dem Intercellulargange der höheren Pflanzen besteht aber keine plausible Analogie, denn es handelt sich hier nicht um einen mit Luft oder Sekreten gefüllten Hohlraum, sondern nur um gewisse Differenzen der Struktur und der chemischen Konstitution, welche, wenn überhaupt nach einer Analogie bei den höheren Pflanzen gesucht werden soll, eher an die in den Ecken der Collenchymzellen vorkommenden Verdickungen erinnern. Deshalb glaubte ich auf jene alte Bezeichnung,

1) STRASBURGER, l. c. S. 349–350 und Taf. 13, Fig. 20–21.

welche unzutreffende Vorstellungen erwecken könnte, verzichten zu sollen und habe (l. c.) den fraglichen Raum wegen der weiteren Ausgestaltung, welche er in gewissen Fällen annimmt, als „Gelenkraum“ oder auch als „Gelenkanlage“ bezeichnet.

Das vollständig geschlossene Septum bleibt noch längere Zeit hindurch in der Mitte wesentlich dünner und schwächer als in der Peripherie, so daß natürliche wie künstlich erzeugte Durchbrüche des Zellinhaltes im allgemeinen diese Stelle bevorzugen.

In der Regel teilt die Querwand von *Cladophora* zwei ziemlich gleich grosse Hälften der Zelle ab,¹⁾ und es sind bisher nur vereinzelte Ausnahmen²⁾ verzeichnet. Deshalb möchte ich noch berichten, dass mir kürzlich ein etwas insoliertes Exemplar von *Cladophora glomerata* im Freien vorgekommen ist, bei welchem unsymmetrische Teilung der Spitzenzellen geradezu die Regel war, und zwar in so ausgesprochener Weise, dass vielfach die obere Tochterzelle nur halb so lang war, wie die untere. Anzeigen von Sporenbildung waren nicht vorhanden; immerhin kann es sich um eine Einleitung zu diesem Prozesse gehandelt haben.

Gelenkbildung.

Der Begriff „Gelenk“ ist in Anwendung auf die Algen noch nicht bestimmt definiert. Das lateinische Wort *articulus*, welches der deutschen Bezeichnung entspricht, ist bekanntlich doppelsinnig und wurde im klassischen Altertume auch zur Bezeichnung der Glieder benutzt. KÜTZING u. a. nennen deshalb die einzelnen Zellen monosiphoner Algen *articuli*; HARVEY bezeichnet sie als *articulations*.

Im ursprünglichen, engeren Sinne bedeutet *articulus* aber

1) Die basalen Scheidewände der Äste entstehen sehr häufig nicht genau an der Abzweigungsstelle. Auf dieses Verhältnis haben schon frühere Autoren aufmerksam gemacht, aber STOCKMAYER (Über die Algengattung *Rhizoclonium*. Verh. d. Zool. Bot. Ges., Wien 1890, S. 573) führte als erster eine kurze und treffende Bezeichnung (*septum provectum* und *revectum*) ein. Später hat Verfasser dieses (*Cladophora*-Studien. Botan. Centralbl. 1899, S. 186 und Taf. III, Fig. 21 und 25) die Scheidewandstellungen bei *Cladophora* näher untersucht und sich an STOCKMAYER'S Terminologie angeschlossen.

2) TEODORESCO (Matériaux pour la flore algologique de la Roumanie. Beih. d. Bot. Centralbl. XXI, Abt. II. S. 154–155 und Fig. 36–44) teilt neuerdings merkwürdige Fälle von excessiver Regellosigkeit der Scheidewandbildung mit. Mangels einer gegenteiligen Angabe nehme ich an, dass diese Abnormitäten in der Kultur entstanden sind, da sie zum Teile an eines der von RICHTER (l. c.) erzeugten Kulturprodukte erinnern.

die Verbindung zweier Glieder, also dasselbe, was ROTH nach Analogie mit den Halmknoten *geniculum* nennt.

Die Vorstellung einer passiven Beweglichkeit ist mit dem Gelenkbegriffe nicht unbedingt verbunden, denn die animalische Anatomie kennt auch ein unbewegliches Gelenk: die Synarthrosis. Neuerdings ist aber in bezug auf die Gelenke der Algen der Gedanke an eine grössere passive Beweglichkeit der betreffenden Stelle mehr in den Vordergrund getreten, denn es werden nicht nur die zwischen je zwei Zellen bei den Gattungen *Corrallina* und *Galaxaura* zustande kommenden flexiblen Verbindungen als Gelenke bezeichnet, sondern auch jene Stellen, an welchen im Verlaufe des ungegliederten Thallus von *Halimeda* und *Cymatopolia* durch sekundäre Veränderungen ein ähnlicher Effekt erzielt wird.

Jene Gebilde nun, welche ich als Gelenke von *Cladophora* bezeichnet habe, entsprechen sowohl der ältesten, als der neuesten Auffassung, indem es sich bei ihnen um eine besondere Ausbildung gewisser Zellverbindungen handelt, durch welche ein gewisses, wenn auch beschränktes Mass von passiver Beweglichkeit erzielt werden kann. Sie stellen im übrigen ganz eigenartige Organe dar, für welche im ganzen Algenreiche keine Analogie vorhanden zu sein scheint und sind nicht nur von den Gelenken der vorerwähnten Algen grundverschieden, sondern trotz einiger oberflächlicher Ähnlichkeit, auch von jenen in der Kontinuität der Zellwände auftretenden Verdickungen, welche BERTHOLD an *Codium* und WORONIN¹⁾ an *Espera* (*Penicillus*) beschrieben haben.

An der Mehrzahl aller Querwände von *Cladophora* finden wir lediglich die im vorigen Abschnitte beschriebenen Gelenkräume, denn eigentliche Gelenke bilden sich durchaus nicht an jeder Zellverbindung, sondern stellen, im ganzen genommen, einen Ausnahmefall dar. Ihr Vorkommen, sowie Zeitpunkt und Häufigkeit ihres Auftretens werden zunächst vom Arthcharakter bestimmt und, wie es scheint, auch durch Aussenverhältnisse beeinflusst. Die Entwicklungsstufe dagegen hängt hauptsächlich vom Alter der betreffenden Querwand ab, indem diese sekundären Gebilde niemals an ganz jungen Scheidewänden gut entwickelt sind, sondern immer nur an älteren oder den ältesten.²⁾ Bei sämtlichen hydrophilen Angehörigen

1) WORONIN, Recherches sur les algues *Acetabularia* et *Espera*. An. sc. nat. Bot. 4, Sér. 16, Fig. 5, Taf. X.

2) Hier ist daran zu erinnern, dass die Situation eines Septums nicht immer über sein Alter Aufschluss gibt. Bei den meisten *Cladophora*-Arten kommen sekundäre Zellteilungen vor, so dass sich an ganz alten Fäden junge Septa finden können, während andererseits alte Basalwände schon an Spitzenzellen gefunden werden, wenn diese ihre vegetative Tätigkeit eingestellt haben. Entscheidend ist immer nur die Entwicklungsstufe der Querwand.

der Subsektion *Euaegagropila* scheint es bei dem Gelenkraume überhaupt sein Bewenden zu haben, denn ich konnte bei diesen noch niemals ein ausgebildetes Gelenk nachweisen. Innerhalb der Sektion *Eucladophora* aber, und zwar insbesondere bei *Cladophora glomerata*, *Cladophora fracta* inkl. *crispata*, bei *Cladophora fracta marina* Hauck, *Cladophora gracilis*, *prolifera* und *rupestris*, sowie auch bei *Cladophora Nordstedtii* Hauck und der marinen *Aegagropila Echinus* finden wir mit einer gewissen Regelmässigkeit solche Organe.

Diese verhältnismässige Seltenheit des Vorkommens trug ohne Zweifel Schuld daran, dass die Gelenke von *Cladophora* vor KOLDERUP ROSENINGE¹⁾ ganz unbekannt waren. Dieser Autor bringt unter einer Reihe von richtigen²⁾ und wertvollen Angaben über die Cladophoraceen-Membran auch die erste Abbildung von Gelenken, welche als „Falten“ beschrieben werden, und ist der Ansicht, dass diese Lamellenfalten durch das Wachstum oberer Abschnitte der Membran in die Höhe gezogen würden.

Nach der Meinung eines folgenden Autors³⁾ sollen dagegen die Falten durch „basipetales Wachstum“ der oberen Zelle in die untere eingestülpt werden, während Verfasser dieses⁴⁾ angenommen hat, dass sie durch Sekretions- und Quellvorgänge aktiv emporsteigen. Diese Meinungsverschiedenheiten hat meine zitierte Arbeit schon kurz besprochen, aber nur notdürftig illustriert.⁵⁾ Deshalb soll meine Annahme eines „Emporquellens“ der Lamellenfalten diesmal durch eine ausführlichere, auf den vorhergehenden allgemeinen Erörterungen basierende Darstellung und durch weitere Figuren gestützt werden. Zuvor muss ich jedoch noch bemerken, dass sich diese Auffassung mittlerweile dahin geklärt hat, dass zum Aufsteigen der Lamellenbögen nebst den erwähnten Vorgängen auch eigentliches Flächenwachstum dieser Blätter erforderlich scheint.

1) ROSENINGE, l. c. S. 60 u. f.

2) Nur der in Fig. 10, S. 39, dargestellte Verlauf der schraffierten Schicht lässt sich mit den von mir gefundenen Verhältnissen nicht in Übereinstimmung bringen.

3) NORDHAUSEN, Über basale Zweigverwachsungen u. s. f. (Jahrb. für wiss. Bot., 1900, S. 370 u. f. und Taf. IX).

4) BRAND, Über einige Verhältnisse des Baues usw., S. 492 (12 des Separat.) und folgende.

5) Auch eine nachträgliche Berührung des Gegenstandes (BRAND, Über die Faserstruktur der *Cladophora*-Membran. Ber. der Deutsch. Bot. Ges., XXIV, 1906, S. 64 u. f. mit Taf IV) hat diesen Mangel nicht ausgeglichen. Die Fig. 3 sollte nämlich nur die verschiedene Bedeutung der „Streifen“ versinnlichen und ist deshalb grösstenteils in Flächenansicht dargestellt. Zur Ergänzung der diesmaligen Abbildungen wird sie jedoch nicht ganz nutzlos sein und ich bemerke deshalb nachträglich, dass sie nach einem kurz mit SCHULTZE'scher Maceration behandelten Präparate gezeichnet ist.

Zu dem angedeuteten Zwecke müssen wir nun an den „Gelenkraum“ anknüpfen, welchen wir im vorigen Kapitel entstehen sahen. Wir haben dort erfahren, dass dieser Raum nach aussen von einem Teilblatte der Innenschicht abgeschlossen wird (Fig. 10). Dieses Blatt ist von vornherein nicht in allen Fällen von gleicher Dicke und wechselt fernerhin erheblich in seiner Erscheinung. Zuerst ist seine Abstammung deutlich zu erkennen; am deutlichsten in einem gewissen Stadium der Methylenblau-Schnellfärbung, in welchem es sich samt der Innenschicht färbt, wenn auch meist in etwas hellerem Tone. Später nimmt es die Farbe weniger an und verhält sich allmählich nahezu wie eine Gelenklamelle der dritten Serie, während es in seinem weiteren Verlaufe ausserhalb des Gelenkbereiches mit der Aussenschicht der Zelle zu verschmelzen scheint (Fig. 12).

Es ist das der Punkt, welchen ich schon beim Appositionswachstum kurz berührt habe, welchen ich aber auch hier nicht mit aller Sicherheit entscheiden kann. Gerade die Seitenwände alter Gelenke sind jene Stellen, welche nebst den Durchwachsungen die Klagen der Autoren über unklaren Verlauf der Schichten veranlassen zu haben scheinen, da an ihnen die Membranen meist überhaupt ziemlich opak oder auch durch Auflagerung von kohlensaurem Kalk und Sinkstoffen verunreinigt sind, und nebstdem, wie oben erwähnt, durch accidentelle Flächenspaltungen das Bild verwirrt werden kann. Die SCHULTZE'sche Maceration lässt aber nur die einzelnen Lamellen deutlich hervortreten ohne über ihre Schichtverbindung sicheren Aufschluss zu geben.

Die Bildung des eigentlichen Gelenkes beginnt erst mit dem Auftreten von Lamellen in dem fortwährend an Grösse zunehmenden Gelenkraume. Die optischen Längsschnitte dieser Lamellen steigen alle strahlenförmig divergierend vom unteren Winkel des Gelenkraumes auf, biegen sich dann nach innen und verhalten sich von da ab verschieden. Jene, welche ich zur ersten Serie gerechnet habe, bilden flache Bögen und laufen zwischen die Blätter der Querwand aus (Fig. 11): jene der zweiten Serie legen die absteigenden Schenkel ihrer steileren und schliesslich fast spitzen Bögen an die Basis der oberen Zelle an (Fig. 12). Bezüglich der Lamellen dritter Serie habe ich (l. c.) angegeben, dass sie sich im oberen Winkel des Gelenkraumes verlieren. Das trifft aber nur bezüglich des oben erwähnten, von der Innenschicht abgespaltenen Blattes zu, welches nicht zu den eigentlichen Gelenklamellen gehört, und ich bin mittlerweile zu der Überzeugung gekommen, dass auch die scheinbar frei werdenden Lamellen der dritten Serie sich oben umschlagen. Die Spitzbogen der zweiten Serie gestalten sich eben bei ihrem Vordringen in den oberen engen Winkel des Gelenkraumes durch die Raumbeschränkung zu scharfen

Spitzen, deren absteigender Schenkel bald mit der oberen Zelle verwächst und dann nicht mehr als solcher kenntlich ist; es besteht somit zwischen den Lamellen der zweiten und dritten Serie kein wesentlicher Unterschied.

Die Charaktere der verschiedenen Serien ändern sich nicht plötzlich, sondern gehen allmählich ineinander über, indem die aufeinander folgenden Lamellenbogen immer steiler und spitzer werden und sich mit ihren inneren Enden successive an höhere Stellen der oberen Zellbasis ansetzen, während von unten her immer neue Lamellen niederer Serie nachdringen.

Der Vollständigkeit wegen habe ich nachzutragen, dass öfters auch an der Basis der oberen Zelle eine oder einige Lamellen auftreten, welche mutatis mutandis den Lamellen der ersten Serie entsprechen (Fig. 11) Ich möchte diese als accessorisch bezeichnen und bemerke, dass sie den Charakter des Gelenkes nicht merklich beeinflussen.

An der frischen Pflanze sieht man in der Regel nur eine gewisse Anzahl von Gelenklamellen, welche durch eine Zwischensubstanz getrennt zu sein scheinen. Unter günstigen Verhältnissen sowie besonders nach SCHULTZE'scher Maceration tritt aber eine weit grössere Anzahl feinsten Lamellen hervor.

Die Gelenke zeigen nebst der von ihrem jeweiligen Alter abhängigen Verschiedenheit noch mancherlei andere Differenzen, welche entweder individueller Natur sind, oder auf allgemeinen Eigentümlichkeiten der Spezies beruhen. So besitzen z. B. solche Formen, denen beschleunigte Evekation eigentümlich ist, durchschnittlich längere und schmalere Gelenke als andere Formen, deren Äste den seitlichen Ursprung länger beibehalten. Die Darstellung der früheren Autoren scheint nur auf alte Gelenke einiger Formen der ersteren Art begründet zu sein; immerhin sind ROSENINGE's Figuren sehr lehrreich.

Ganz aussergewöhnliche Verhältnisse zeigt unsere Fig. 7 an einem Astwinkel von *Cladophora Echinus*. Die bei *r* sichtbare Ruptur der Aussenschicht muss intra vitam entstanden sein, weil sie eine Reaktion im Gefolge hatte, welche nicht durch die Präparation entstanden sein kann, sondern unbedingt Vegetationstätigkeit voraussetzt. Die unter dieser Verletzung liegende rechte Seite des Stammgelenkes hat sich nämlich nach oben wie ein Bruchsack vorgedrängt, und in dieser Ausbauchung haben sich entsprechende Lamellen gebildet. Dieser pathologische Fall scheint mir deutlicher als Worte zu beweisen, dass die Gelenklamellen befähigt sind, aktiv von unten nach oben vorzudringen. Dass ein lokal gesteigertes Flächenwachstum einzelner Lagen der Innenschicht überhaupt stattfinden

kann, haben wir ja schon im Abschnitte über Faltenbildung an Fig. 13 gesehen.

Häufiger kommt eine andere Abnormität vor, welche darin besteht, dass sekundäre Flächenspaltungen im oberen Bereiche der Gelenke entstehen. In diesem Sinne deute ich wenigstens die in den Fig. 5 und 6 mit *sp* bezeichneten Stellen. In beiden Fällen handelt es sich um ältere Gelenke, welche erheblich verdickte Decklamellen besitzen, deren eine (*r* in Fig. 5) eine Ruptur an sich trägt. In diesem Falle kann die Verletzung möglicherweise durch die Präparation entstanden sein; es entstehen aber ähnliche Rupturen, welche selbst die Aussenschicht durchsetzen können, an alten Gelenken zweifellos häufig auch unter natürlichen Verhältnissen und zwar höchst wahrscheinlich durch die Bewegung des Wassers.

Derartige Beobachtungen legen die Vermutung nahe, dass die Gelenklamellen auch zur Verstärkung der Zellverbindung dienen könnten. NORDHAUSEN (l. c. S. 382—383) hat diesen Gedanken zuerst ausgesprochen, ist aber wieder in Zweifel gekommen, weil bei Zerreißungsversuchen die Gelenke von der oberen Zelle losgerissen sind. Einen ähnlichen Erfolg habe ich durch Quetschung eines Gelenkes erzielt, indem sich hierbei die eine Seite des Gelenkes samt Mittellamelle der Querwand von der oberen Zelle ablöste (Fig. 8). Diese Tatsachen zeigen einerseits, dass das Wachstum der Gelenklamellen von der unteren Zelle ausgeht, ja dass ihre wesentlichen Bestandteile ganz dieser Zelle angehören und sich nur an die obere Zelle anheften. Da aber andererseits die Zellen von Gelenken, deren äussere Bedeckung zerstört ist, dennoch wenigstens eine Zeit lang in Zusammenhang bleiben, so können die Gelenklamellen wohl auch als ein — wenn auch nicht vollwertiger — Ersatz für die abgenützten äusseren Lagen der betreffenden Zellverbindung angesehen werden.

Sehr eigentümliche Erscheinungen entstehen durch die nicht selten vorkommenden Durchwachsungen der Gelenke. Sind solche Produkte neueren Datums, so entstehen ähnliche Bilder wie jenes, welches ROSENVINGE (l. c. S. 54, Fig. 21) von *Chaetomorpha aerea* dargestellt hat, und ihre Bedeutung ist dann nicht zweifelhaft. Haben aber nach der Durchwachsung die äusseren Blätter der passiven Zelle noch weiter an Dicke zugenommen, oder hat sich gar der Prozess wiederholt, so werden die Gelenkreste komprimiert, wohl auch teilweise resorbiert, und sind dann oft schwer als solche zu erkennen.

Bezüglich der Untersuchungsmethode habe ich nachzutragen, dass zur Aufhellung alter, opaker und selbst inkrustierter Membranen eine flüchtige SCHULTZE'sche Maceration noch bessere Dienste

leistet als Salpetersäure allein. Durch diese Behandlung wird zwar die Abgrenzung der Schichten undeutlich, die einzelnen Lamellen und eventuell deren Streifung treten aber deutlich hervor. Wir überzeugen uns hierbei, dass die Gelenklamellen eine zum mindesten ebenso grosse chemische Resistenzfähigkeit besitzen, wie die übrigen Lamellen, und dass sie dabei auch ihre gegenseitige Lage nicht merklich verändern.

An diese Beobachtung knüpft sich die Frage, ob die Gelenkbildung auf einer — durch Sekretion seitens der unteren Zelle veranlasste — Quellung, weitere Spaltung und bogigen Vorwölbung der schon vorhandenen unteren Innenschichtlamellen beruhe, welche den durch Spaltung der Innenschicht entstandenen Gelenkraum ausfüllt und allmählich erweitert, oder ob zu diesem Zwecke eine Neubildung lebhaft wachsender Lamellen stattfindet. Der äussere Ansehen spricht mehr für erstere Annahme; Berücksichtigung der grossen Anzahl, in welcher die Lamellen allmählich zu Tage treten, ihrer Resistenzfähigkeit und der erheblichen Zunahme ihres Flächeninhaltes legen aber letztere Vermutung näher, so dass wohl ein kombinierter Prozess vorliegen dürfte.

Zum Schlusse bedauere ich, dass es mir auch diesmal nicht möglich war, von allen Verhältnissen, welche sich auf die *Cladophora*-Membran beziehen, eine vollständige und bequem lesbare Darstellung zu bieten. Die Durchwachsung konnte ich nur streifen, in bezug auf Evekation und basale Zweigverwachsung aber muss ich mich mit einem Hinweisse auf frühere (l. c.) Mitteilungen begnügen; auch bezüglich der in vorstehendem besprochenen Gegenstände wird der Leser sich öfters zu einem Rückblicke auf die ältere Literatur veranlasst sehen.

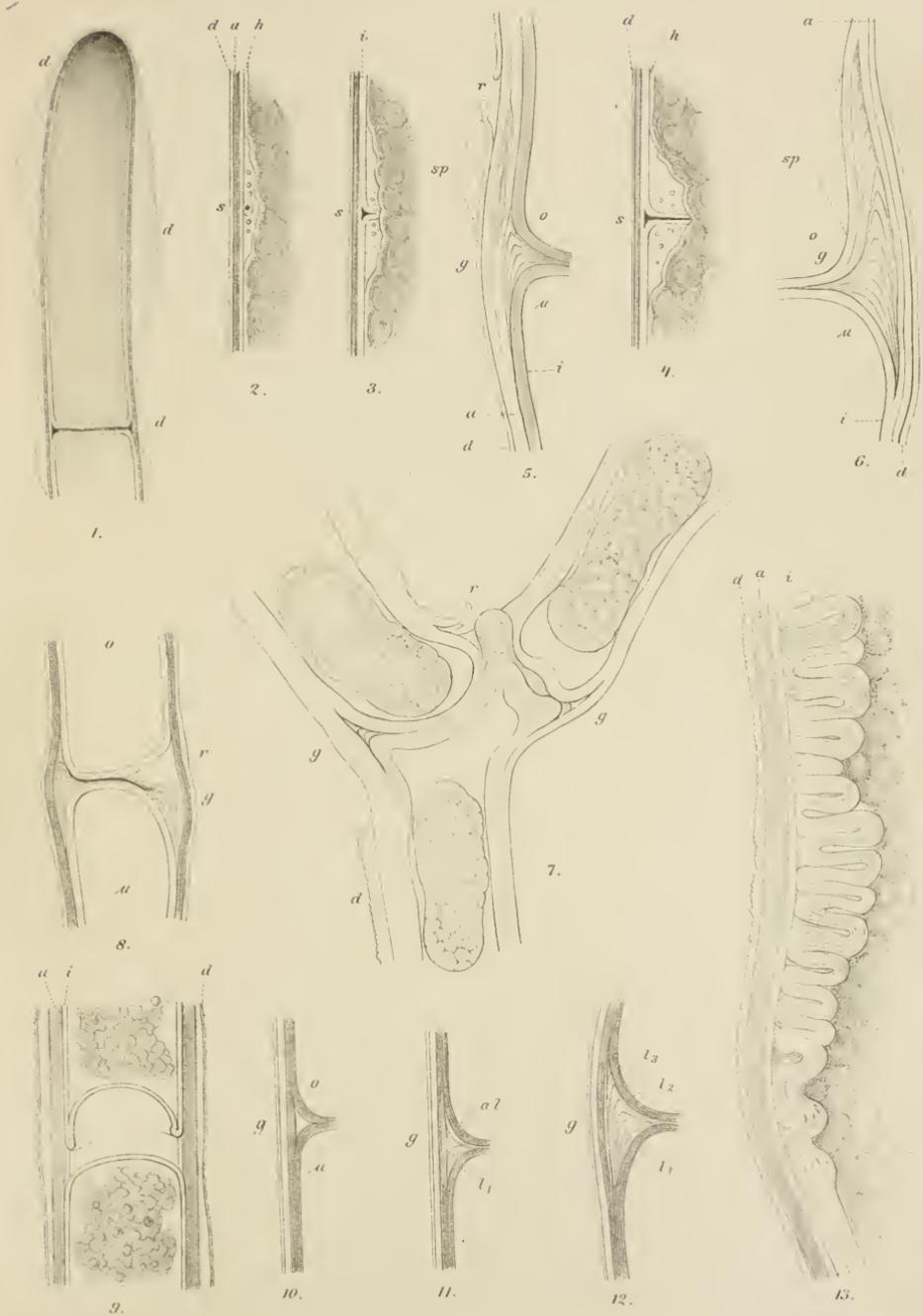
Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind nach den Präparaten des Verfassers von ihm selbst entworfen, mit Ausnahme von 7 und 13, welche Herr Dr. DUNZINGER gezeichnet hat. Mit Ausnahme von Fig. 7 beziehen sie sich alle auf *Cladophora glomerata*. In allen bedeutet *d* = Decklamelle, *a* = Aussenschicht, *i* = Innenschicht, *s* = Scheidewand, *g* = Gelenk, *u* = untere Zelle, *o* = obere Zelle.

Fig. 1. Spitzenzelle im ersten Stadium der Schnellfärbung mit Methylenblau nach Zusatz von Essigsäure. Die abgehobene Decklamelle, welche hier durch eine einfache Linie angedeutet ist, erscheint in Wirklichkeit hell mit zartem Doppelkontur. Der Zellinhalt ist nicht berücksichtigt Vergr. 350.

Über Membran, Scheidewände und Gelenke der Algengattung *Cladophora*. 143

- Fig. 2—4. Optische Durchschnitte dreier aufeinanderfolgender Entwicklungsstufen der linken Seite einer Spitzenzellenquerwand im ersten Stadium der Schnellfärbung mit Rutheniumrot. Die schwarzen Stellen erscheinen in Wirklichkeit dunkelrot. *h* = Hautschicht des Plasmas. Vergr. etwa 1000.
- Fig. 5. Linke Seite eines älteren Gelenkes in einem späteren Stadium der Methylenblau-Schnellfärbung, in welchem nur die Innenschicht tingiert ist. *sp* = Sekundäre Flächenspaltungen der Aussenschicht, *r* = Ruptur der verdickten Decklamelle. Vergr. 750.
- Fig. 6. Durchschnitt der rechten Seite eines alten, durch den Druck des Deckglases etwas verbreiterten Gelenkes nach dem Leben. *sp* = Sekundäre Flächenspaltungen der Innenschicht. Vergr. 750.
- Fig. 7. Astwinkel eines flüchtig mit SCHULTZE'scher Maceration behandelten Original-exemplares von *Aegagrophila Echinus*, mit jüngeren Gelenken. Unter einer Ruptur (*r*) der Aussenschicht hat sich die rechte Seite des Stammgelenkes abnorm stark entwickelt und bruchsackähnlich vorgedrängt. Bei *d* ein Rest der dick inkrustierten Decklamelle. Vergr. 600.
- Fig. 8. Altes Gelenk in früherem Stadium der Methylenblau-Schnellfärbung, in welchem nur die Aussenschicht tingiert ist. Durch Druck auf das Deckglas hat sich seine rechte Seite samt der Mittellamelle des Septums von der oberen Zelle abgelöst (*r*). Verg. 200.
- Fig. 9. Scheidewand, lebend durch Essigsäure gespalten. An der oberen Zelle hat sich der Inhalt zurückgezogen; die Innenschicht hat sich hier konkav eingesenkt und eine kleine Strecke weit von der Aussenschicht abgeschält. Die Aussenschicht der Membran ist durch die Säure aufgequollen und die raue Decklamelle hat sich abgehoben. Vergr. 300.
- Fig. 10. Linksseitiger entwickelter Gelenkraum. Methylenblau-Schnellfärbung wie in Fig. 5.
- Fig. 11. Erstes Stadium der Gelenkbildung mit zwei Lamellen erster Ordnung (*l 1*) und einer accessorischen Lamelle (*a l*).
- Fig. 12. Ausgebildetes Gelenk. *l 2* = Lamellen zweiter Ordnung, *l 3* = Lamellen dritter Ordnung.
- Fig. 13. Seitenwandstück einer alten kultivierten Zelle mit pathologischer Faltenbildung jüngerer Lamellen der Innenschicht. Lebend mit Formol fixiert und ohne Tinktion in Glycerin eingelegt. Vergr. 750.
-



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [26](#)

Autor(en)/Author(s): Brand Friedrich

Artikel/Article: [Über Membran, Scheidewände und Gelenke der Algengattung Cladophora. 114-143](#)