

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. E. Selenka**

Professoren in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XX. Band.

15. April 1900.

Nr. 8.

Inhalt: **G. Karsten**, Die Auxosporenbildung der Diatomeen. — **N. Cholodkovsky**, Ueber den Lebenszyklus der *Chermes*-Arten und die damit verbundenen allgemeinen Fragen. — **Otto Amberg**, Die von Schröter-Amberg modifizierte Sedgwick-Rafter'sche Methode der Planktonzählung. — **Gaupp**, Eeker's und Wiedersheim's Anatomie des Frosches.

Die Auxosporenbildung der Diatomeen.

Von **G. Karsten**.

Zu den wenigen Organismen, die sich der Beachtung von zoologischer und botanischer Seite seit langer Zeit fast gleichmäßig zu erfreuen hatten, gehören die Diatomeen. Die Ursachen dieser Bevorzugung liegen auf der Hand. Ihre Häufigkeit, die Schönheit und Dauerhaftigkeit der Schalenzeichnung zogen frühzeitig die Blicke der Mikroskopiker an, welche hier ein Objekt fanden, das mit zunehmender Schärfe und Vergrößerung immer neue Einzelheiten erkennen ließ und somit bald zu einem allgemein anerkannten Maßstab für die Brauchbarkeit der Instrumente wurde. Der Gefahr durch die Anziehungskraft der äußeren Hülle von der Beobachtung und Erkenntnis des eigentlichen lebenden Objektes abgehalten zu werden, sind naturgemäß die botanischen Beobachter leichter zum Opfer gefallen als die zoologischen, da sie in der Schalenzeichnung ein Mittel sahen, die systematische Stellung der zahllosen Diatomeenformen zu einander aufzuklären. Die Zoologen dagegen wurden meist durch die Bewegungsfähigkeit dieser Zellen gefesselt, die ihnen durch den scheinbaren Mangel eigentlicher Bewegungsorgane zu einem besonders anziehenden Gegenstand der Untersuchung geworden sein dürfte.

Die wesentliche Verschiedenheit der Diatomeenzelle anderen

Pflanzenzellen gegenüber wurde in Pfitzer's¹⁾ grundlegender Arbeit ausführlich dargestellt. Die Zweischaligkeit der Zellhaut, d. h. ihre Zusammensetzung aus zwei Schalen verschiedenen Alters, deren eine in die andere eingeschachtelt ist, die Unfähigkeit der Schalen in irgend einer Richtung zu wachsen, so dass die Zellvergrößerung auf die Entfernung einer Schale von der anderen beschränkt bleiben muss, endlich die hieraus folgende stete Verkleinerung der von einer Mutterzelle sich ableitenden Tochterzellen und die plötzliche Wiederausgleichung der erlittenen Größenabnahme durch zeitweise Entwicklung von Auxosporen — das sind die wichtigsten Ergebnisse der erwähnten, 1871 erschienenen Veröffentlichung, die sich jetzt allgemeiner Anerkennung erfreuen.

Die Art und Weise, wie die Auxosporenentwicklung stattfindet, fand aber durch Pfitzer für die Mehrzahl der Formen keine genügende Aufklärung, obgleich der Vorgang eine der für die Existenzfähigkeit dieser Gewächse wichtigsten Begebenheiten ihres Lebens darstellt. Vielleicht ist hierin ein Grund zu suchen, dass dies Gebiet unserer Wissenschaft zwei Jahrzehnte lang fast völlig brach liegen musste. Und doch waren erst einige Jahre vor Beginn seiner Arbeit von J. Lüders²⁾ bequem zu handhabende Methoden angegeben, welche eine kontinuierliche Beobachtung der Entwicklung gestatteten. Einen direkten Rückschritt bedeutete dem gegenüber der Aufsatz von Fr. Schmitz³⁾, der an einem von Lüders vorher untersuchten Objekte durch unvollständige Beobachtung zu einem unrichtigen Resultate kam und leider die Angaben von Lüders damit für lange Zeit zu diskreditieren vermochte. Es sind sonst nur noch die Arbeiten von Schütt⁴⁾ zu nennen, welche die Auxosporen einiger Plankton-Diatomeen kennen lehrten, bis Klebahn⁵⁾ den Bann brach und die Auxosporenbildung von *Rhopalodia gibba* ausführlich darstellte. Durch Ausnützung der besonders günstigen Verhältnisse des Kieler botanischen Institutes gelang es mir bald darauf eine ganze Reihe von Auxosporenbeobachtungen an marinen Formen zu machen⁶⁾, so dass jetzt diese Lücke einigermaßen ausgefüllt sein dürfte. Dabei stellte sich

1) E. Pfitzer, Bau und Entwicklung der Bacillariaceen. Aus: Botan. Abhandlungen herausgegeben von J. Hanstein, II. Heft, Bonn 1871.

2) Beobachtungen über Organisation, Teilung und Kopulation der Diatomeen, Bot. Ztg. 1862, 41.

3) Bildung der Auxosporen von *Cocconema Cistula*, Ehrbg., Botan. Ztg. 1872, 117.

4) Auxosporenbildung von *Rhizosolenia alata*, Ber. D. Bot. Ges. 1886, 8. Auxosporenbildung der Gattung *Chaetoceros*, Ber. D. Bot. Ges. 1889, 361.

5) Beiträge zur Kenntnis der Auxosporenbildung, I, *Rhopalodia gibba* (Ehrenb.) O. Müller, Pringsh. Jahrb. f. w. Bot. XXIX, 595, 1896.

6) G. Karsten, Untersuchungen über Diatomeen I—III, Flora 1896—97

heraus, dass die Beobachtungen von Lüders bis dahin fast allein auf Zuverlässigkeit Anspruch machen konnten.

Betrachten wir hier den Vorgang an einigen charakteristischen Beispielen:

Rhabdonema arcuatum ist eine häufige *Diatomee* der Ostsee, welche an tieferen Stellen zwischen Florideen etc. ihre Zellen zu langen, flachen Bändern oder Zickzackketten vereinigt und sich mit einer Endzelle durch kleine Gallertpolster an beliebigen Stützen befestigt. Der Schalenbau ist recht kompliziert insofern, als jede Schale aus einer oft erheblichen Anzahl von Zwischenschalen zu bestehen pflegt, die dem Längenwachstume der Zelle folgend gebildet werden und deren jede durch unvollständige Septen den Zellraum kammert, so dass nur in der Mitte eine ovale Oeffnung durch die ganze Zellenausdehnung erhalten bleibt. Wenn nun eine derartig herangewachsene Zelle, die sich dem Wachstumsgesetze der Diatomeenzellen gemäß nur in der Richtung ihrer Längsaxe auszudehnen vermag, zur Auxosporenbildung schreitet, so teilt sich ihr Zellinhalt in zwei Teile. Darauf werden die Schalen auseinander gedrängt, und eine Gallertblase verbindet ihre klaffenden Ränder. Der plasmatische Zellinhalt tritt aus beiden Schalen in die an Umfang wachsende Gallertblase ein und bildet zwei gesonderte Klumpen. Jeder dieser Klumpen wächst in sehr kurzer Zeit zu einem die verlassen daneben liegende Mutterschale erheblich überragenden länglichen Körper, der Auxospore, heran, welche von einem kieselsäurehaltigen, allseitig geschlossenen, quergeringelten Panzer, dem Perizonium umhüllt ist. Innerhalb dieses Perizonium scheidet der von der Wand zurücktretende Plasmakörper nacheinander zwei Schalen aus, welche den Mutterschalen gleichen, ihnen aber an Größe überlegen sind. Die junge *Rhabdonema*-Zelle ist jetzt wiederum auf das Wachstum in Richtung ihrer Längsaxe beschränkt. Nach Sprengung des Perizonium werden zahlreiche Zwischenschalen eingeschoben werden, es wird eine sehr große Zahl von Zellteilungen stattfinden, schließlich aber wird die Nachkommenschaft der von der Auxospore her verfolgten Zelle wiederum so starke Größenverminderung erfahren haben, dass abermalige Auxosporenbildung eintreten muss.

Der ganze Vorgang besteht hier also in einer modifizierten Zellteilung: die Tochterzellen werfen die alten, zu klein gewordenen Schalen ab und umhüllen sich nach schnell erfolgter Streckung mit neuen, größeren.

Eine verwandte Species *Rhabdonema adriaticum* zeigt ein etwas abweichendes Verhalten. Nachdem die Teilung des Kernes vollendet

und Diatomeen der Kieler Bucht 1899. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, IV, 2, 1899; hier die weitere Litteratur.

ist, wird einer der beiden Tochterkerne nicht weiter ernährt. Er nimmt an Größe ab und wird schließlich aus dem Zellplasma ausgestoßen. Bei der inzwischen erfolgten Oeffnung der Schalen vereinigt sich dementsprechend das ganze Zellplasma zu einer einzigen, der vorher besprochenen in der Form sehr ähnlichen Auxospore. Diesem Vorgange bei *Rhabdonema adriaticum* entspricht die Auxosporenbildung bei der Gesamtheit der centrischen Diatomeen, welche ihrer Mehrzahl nach dem Plankton angehören. Zwar ist die Teilung des Kernes durchaus nicht immer nachgewiesen, sie wird in vielen Fällen vielleicht auch nicht mehr nachweisbar sein, trotzdem sind Anzeichen genug vorhanden, dass eine Zellteilung der Auxosporenbildung auch in diesen Fällen zu Grunde liegt. Bei Melosiraarten z. B. darf ein solcher Schluss schon aus der Thatsache gezogen werden, dass der Kern seinen Platz in der Zelle mit einem neuen in der Auxospore gelegenen vertauscht, ein Vorgang, der nach allen, in dem Punkte übereinstimmenden Beobachtungen bei dieser Gattung nur nach einer vorausgegangenen Kernteilung einzutreten pflegt. Die Teilung selbst ist bis auf unscheinbare Andeutungen unterdrückt worden.

Ganz abweichend spielt sich die Auxosporentwicklung bei den mit eigener Bewegung begabten Formen ab, welche meist am Grunde oder auf Büschungen des Ufers sich aufhalten, oder aber epiphytisch auf anderen Pflanzenteilen angesiedelt sind. Es sind hier der Regel nach zwei Individuen beteiligt, welche durch Vereinigung ihres Inhaltes eine oder zwei Auxosporen bilden.

Cocconeis Placentula ist eine epiphytisch lebende kleine Form, die im süßen und salzigen Wasser gleich häufig zu sein scheint. Auf Objektträgern sammeln sich leicht große Kolonien dieser zierlichen Form, deren untere Schale dem Bewegung oder Festheftung vermittelnden Plasma Durchtritt durch eine „Raphe“ gestattet, deren die abweichend gebaute obere Schale entbehrt.

Es ist nicht schwierig an solchen Objektträger-Kulturen die Entwicklung der Auxosporen genau zu verfolgen. Schon an der tieferen und unregelmäßig fleckigen Färbung erkennt man Individuen, welche zu dem Vorgange sich anschicken. Sie liegen meist paarweise nahe beisammen und es scheint völlig gleichgiltig, welche Seiten einander zugekehrt sind.

Die Verfärbung des Inhaltes wird durch eine der Auxosporenbildung vorhergehende Umlagerung des einzigen plattenförmigen Chromatophoren bedingt, welches die umgeschlagenen Ränder einzieht. Zu dieser Zeit fixierte und gefärbte Individuen lassen stets zwei Kerne in jeder der beiden beteiligten Zellen deutlich hervortreten. Der eine, Großkern genannt, überragt den Kleinkern an Größe mehr oder weniger erheblich. Es ist also auch hier ein freilich nur bis zur Kernteilung durchgeführter Teilungsvorgang nachweisbar.

Am lebenden Objekt kann der Fortgang leicht weiter verfolgt werden. Man sieht an den einander zugekehrten Seiten der beiden Zellen winzige Gallertpapillen über den Schalenrand hervortreten. Es sind also die Schalendeckel ein wenig gelüftet worden. Darauf erfolgt sehr schnell die Verbindung dieser beiden Papillen und langsam tritt der ganze Inhalt einer Zelle rings von dünner Gallertschicht umhüllt in die andere Zelle über. Man könnte sie demnach als männliche und weibliche unterscheiden. Dabei sieht man wie die Kerne zu langen spindelförmigen Gebilden gestreckt werden, wie das Chromatophor in enge Falten gelegt wird, um den schmalen Weg besser passieren zu können.

Die aufnehmende Zelle erfährt bis nach völligem Uebertritt der männlichen Zelle keinerlei Vergrößerung. Nach kurzer Ruhepause tritt dann aber eine plötzliche Streckung ein, welche die Deckelschale hoch emporhebt, während die untere Schale unter der Auxospore deutlich erkennbar bleibt; die beiden Schalen der entleerten Zelle liegen zur Seite. Die Auxospore erreicht in jeder Richtung etwa das doppelte Maß der Mutterzellen und umhüllt sich schnell mit einem Perizonium, das keinerlei Oberflächenstruktur zu besitzen schien. Die beiden Großkerne nähern sich einander und verschmelzen, die zwei Kleinkerne sind verschwunden, die beiden Chromatophoren scheinen sich zu einem zu vereinigen, jedenfalls ist bald darauf nur eines nachweisbar.

Die Kopulation von zwei Mutterzellen zu einer Auxospore durch Verschmelzung ihres Inhaltes ist außerdem nur noch für *Surirella* bekannt, doch muss ich einstweilen unentschieden lassen, ob der Vorgang genau so verläuft. *Cymatopleura*, welches sich nach Pfitzer ebenso verhalten soll, zeigte mir in zwei verschiedenen Species stets zwei Auxosporen aus zwei Mutterzellen. Ich muss es noch dahingestellt sein lassen, welche Beobachtung dem normalen Vorkommen entspricht.

Die bei weitem häufigere Form der Auxosporenentwicklung von Grunddiatomeen liefert zwei Auxosporen und verläuft folgendermaßen. Zwei Mutterzellen einer Naviculee, Cymbellee, Achnanthee oder Nitzschiee — doch sind für die beiden letztgenannten Familien einige Ausnahmen bekannt — legen sich parallel neben einander und treten durch mehr oder minder große Gallertabscheidungen in feste Verbindung. Jedes Mutterindividuum teilt sich in zwei Tochterzellen, deren jede ihren Kern noch weiter in einen Großkern und einen Kleinkern zerlegt. Darauf vereinigen sich die vier Tochterzellen paarweise miteinander und aus den beiden Zygoten entwickeln sich die zwei Auxosporen, welche in der Mehrzahl der Fälle parallel den Mutterschalen oder bei den Cymbelleen im rechten Winkel zu ihnen auswachsen. Die weiteren Vorgänge innerhalb jeder Auxospore entsprechen völlig dem vorher für *Cocconeis* geschilderten Verhalten.

Die intimeren Vorgänge bei den Kernteilungen mögen hier unerörtert bleiben, da die Untersuchungen darüber noch keineswegs abgeschlossen sind; jedenfalls hat sich bisher kein Resultat ergeben, welches den bekannten Angaben *Lauterborn's* über die Teilung der vegetativen Kerne an die Seite gesetzt werden könnte.

Als durchgreifendes Merkmal der Auxosporenbildung hat sich bei dieser Betrachtung gezeigt, dass stets eine Zellteilung dem Vorgange unmittelbar vorausgeht, ihn einleitet. Es scheint mir dies eine nicht unwesentliche Thatsache zu sein, da die ganze Erscheinung der Auxosporenbildung damit auf einheitlichen Boden gestellt wird. Bei den großen Verschiedenheiten, wie die vorausgehende Betrachtung sie geschildert hat, wird kaum daran zu denken sein, die Formen direkt von einander abzuleiten, vielmehr können wir nicht verkennen, dass die Auxosporen eine relativ neue Bildung in der Entwicklungsreihe der Diatomeen darstellen. Es ist aus der bisher nur kurz berührten Thatsache, dass erhebliche Verschiedenheiten der Auxosporenentwicklung innerhalb anerkannter und unzweifelhaft natürlicher Gattungen vorkommen, zu schließen, dass die betreffenden Species dieser Gattungen älter sind als die Bildung der Auxosporen; sie würden sonst in der Entstehungsweise übereinstimmen müssen. Wenn wir nun andererseits wissen, dass, solange die jetzige Organisation der Diatomeenzelle herrscht, zur Angleichung der Zellgröße zeitweilige „Vergrößerungszellen“ notwendig sind, so würden wir unsere jetzt lebenden Diatomeengattungen und Species bis in Zeiten verfolgen können, in denen ihnen noch ein ganz anderer, der Auxosporenbildung entbehrender Entwicklungsgang zukam. In jenen Zeiten dürfte andauernde Zellteilung die einzige Art der Vermehrung und Fortpflanzung gewesen sein. Mit dem Auftreten der nach dem Einschachtelungsprinzip gebauten Kieselpanzer sind die einzelnen Diatomeenformen dann zur Auxosporeneinschiebung genötigt worden, deren Bildungsweise der jedesmaligen Ausrüstung der Form angepasst sein musste.

Vielleicht kann außerdem die Auxosporenbildung als in physiologischer Beziehung abhängig von einer vorausgehenden Zellteilung gedacht werden.

Osmotische Versuche haben wiederholt dargethan, dass der Widerstand, welchen die Diatomeenzellen einer Oeffnung durch Steigerung des Turgors entgegensetzen, sehr beträchtliche Werte erreichen kann, obgleich nur die Reibung der Gürtelbänder gegeneinander zu überwinden ist. Ein regelmäßiges Auseinanderweichen der Schalen erfolgt aber nach jeder Kernteilung, beziehungsweise bei jeder Zellteilung. Es scheint daher nicht außer dem Bereiche der Möglichkeit zu liegen, dass etwa eine Abhängigkeit der Schalenöffnung von einer auslösend wirkenden Kernteilung vorhanden sei.

Auf noch eine weitere Thatsache möchte hier hinzuweisen sein. Nach allem vorher Gesagten ist mit der wichtigste Punkt bei der Auxosporenbildung der, dass diese Zellen thatsächlich wachsen, dass sie der neuen Generation eine Größe erwerben, von der aus eine Zeit lang die stetigen Einbußen bei jeder Zellteilung ertragen werden können. Und wirklich lassen sich in allen aufgeführten Typen die Perioden der ersten Auxosporenbildung und diejenige ihres Wachstumes deutlich auseinanderhalten. Sehr klar tritt diese Scheidung bei *Cocconeis Placentula* hervor. Der Inhalt der beiden Mutterzellen fließt zusammen und nimmt zunächst mit dem bis dahin von der Hälfte des Auxosporenplasma innegehabten Raume vorlieb. Es ist also nicht etwa die notwendige Folge der Vereinigung zweier Zellen, dass sich die Auxospore jetzt ausdehnen müsste. Vergleicht man z. B. den völlig analogen Fall der Kopulation von *Spirogyra*, so begnügt sich auch hier die verdoppelte Plasmamasse der Zygote mit einem geringeren Raume als die eine der kopulierten Zellen vorher allein ausfüllte. Das bei *Cocconeis* gleich eintretende Wachstum der Auxospore ist demnach der zweite wesentliche Abschnitt der Auxosporenbildung, welcher bei den anders organisierten Konjugaten fehlt. Bei den einfacheren asexuell verlaufenden Typen des Vorganges setzt dagegen die Wachstumsperiode sofort nach der Oeffnung der Mutterzelle ein.

Daran schließt sich naturgemäß die Frage, warum können denn die Auxosporen wachsen, obgleich auch ihre Wandung von Kieselsäure imprägniert ist, während die Diatomeenzellen es nicht können? In der Fragestellung liegt bereits, dass nicht etwa die Einlagerung von Kieselsäure das Hindernis des Wachstumes bilden kann; ebenso ist die schon vorher erörterte Art des Wachstumes durch Entfernung der beiden Schalen von einander hier nicht gemeint. Nehmen wir vielmehr als Beispiel etwa eine Naviculazelle, so ist ihre natürliche Längsaxe, d. h. die gerade Verbindungslinie ihrer Schalenmittelpunkte eine sehr kurze Linie im Vergleich zu derjenigen, welche in die elliptische Teilungsebene als große Axe einzutragen wäre. Diese Axe wird von O. Müller die Apikalaxe der Zelle genannt, und es mag obige Frage dahin präzisiert werden, warum ist die Apikalaxe einer Naviculazelle eines Längenwachstumes nicht fähig?

Betrachtet man ein in die Länge wachsendes beliebiges Zellgebilde z. B. die erwähnten Auxosporen und denkt sich Schnitte rechtwinkelig zu der in die Länge wachsenden Axe geführt, so wird man in jedem Falle finden, dass gleichartige und gleichaltrige Membranstücke jeden einzelnen Querschnitt umgrenzen. Auch in komplizierten Fällen z. B. beim Längenwachstum der Oedogonien sehen wir, dass zwischen die alten Membranstücke neue Teile eingeschaltet werden in der Weise, dass wiederum jeder noch so feine Querschnitt mit

ringsum gleichaltriger Membran abschließt. Oder bei den Desmidiaceen: Schreitet eine Closterium- oder Cosmarium-Zelle zur Teilung, so sehen wir, dass zwischen die auseinanderweichenden Zellhälften neue ihnen symmetrische Stücke eingeschaltet werden. Diese neuen Teile wachsen oft — je nach der Zellform — sehr erheblich in die Länge und jeder Schnitt der rechtwinkelig zu dieser Wachstumsaxe geführt würde, müsste wiederum ringsum gleichaltrige Membran aufweisen.

In einer Richtung aber, welche in die Teilungsebene einer Closterium- oder Cosmarium-Zelle fällt, würde eine solche Desmidiaceen-Zelle nicht wachsen können, da in jedem Falle ungleichaltrige Membranen auf der einen und auf der anderen Seite eines rechtwinkelig zur angenommenen Wachstumsaxe geführten Schnittes vorhanden wären. Und derselbe Fall liegt für die gemachte Annahme vor, dass eine Navicula ein Wachstum in Richtung ihrer Apikalaxe aufweisen sollte. Ein Querschnitt rechtwinkelig zur Apikalaxe zeigt auf der einen Seite die umfassende ältere, auf der anderen die eingeschachtelte jüngere Schale, und es ist mir kein Beispiel aus der Pflanzenwelt bekannt, welches ungleichaltrige und darum schon ungleichartige Membranstücke einer Zelle zu gemeinsamem Wachstum vereinigte. Vergleichen wir hiermit die Verhältnisse, welche in der wirklichen, wachsenden Längsaxe der Naviculazelle vorliegen, so erkennen wir leicht, dass auch hier die oben ausgesprochene Bedingung erfüllt ist, auch hier würde jeder einzelne Schnitt, rechtwinkelig zur Längsaxe geführt, ringsum nur gleichaltrige Schalenteile aufzuweisen haben.

Mit dieser Ausführung scheint mir die Frage nach dem Wachstum der Diatomeenschalen ein kleines Stück dem Verständnisse näher gerückt zu sein als bisher, obschon ich nicht glaube, eine befriedigende Erklärung damit gewonnen zu haben.

Suchen wir nach dieser Orientierung über die Fortpflanzung der Diatomeen ihre nächste Verwandtschaft ausfindig zu machen, so ist bereits von Pfitzer erkannt worden, dass die Familie der Desmidiaceen wohl die nächststehende ist. Der Panzerkleidung wegen hat man neuerdings auch die Peridineen heranzuziehen gesucht, doch lässt sich im Zellbau, wie in der einer großen Menge von Formen eigenen Kopulation eine sehr viel größere Hinneigung zu den Desmidaceen wahrnehmen. Eine besondere Verstärkung hat diese Meinung durch den von Hauptfleisch geführten Nachweis erfahren, dass die Desmidiaceen eine ebenfalls nicht einheitliche sondern aus zwei Schalen zusammengesetzte Membran besitzen. [38]

Bonn, Februar 1900.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: [20](#)

Autor(en)/Author(s): Karsten George

Artikel/Article: [Die Auxosporenbildung der Diatomeen. 257-264](#)