

Ueber farblose Diatomeen.

Von

G. Karsten.

Hierzu Tafel V.

Die Untersuchungen über Auxosporenbildung haben in den letzten Jahren zwar ein erhebliches Material hinsichtlich der verschiedenen Formen, in denen dieser interessante Vorgang verläuft, herbeigeschafft, doch herrscht, wie die folgende Uebersicht zeigen wird, noch sehr wenig Klarheit über die Bedingungen, durch welche diese oder jene Species genöthigt werden kann, die „Vergrösserung“ einzugehen.

Miquel¹⁾, der am consequentesten die Auxosporenbildung an Reinculturen verschiedener Species durch stets von neuem angesetzte Culturserien zu beobachten sich bemühte, ist von dem Gedanken geleitet, dass die stete Grössenabnahme der Individuen schliesslich zur Auxosporenbildung führen muss. Es gelang ihm die Beobachtung bisher an acht verschiedenen Formen, die nach seinen Angaben alle dem asexuellen Typus angehören. In einem anderen Falle jedoch war nach dreijähriger Cultur *Nitzschia linearis* von 115,2 μ auf 33,6 μ mittlerer Länge in 71 Serieneulturen verkleinert worden, ohne dass die Zellen zur Auxosporenbildung gelangt wären.²⁾

Selbst wenn ich die Resultate Miquel's für unanfechtbar hielte, so scheint mir doch das Ergebniss der langjährigen Arbeit in zu grossem Missverhältniss zu dem Aufwand an Zeit und Mühe zu stehen, als dass ich die befolgte Methode für nachahmenswerth erklären möchte. Gewiss sind die sorgfältigen und genau beschriebenen Maassnahmen des Verfassers für die Untersuchungen physiologischer Art sehr zweckentsprechend. Man kann daher die Resultate über den Einfluss verschiedener Temperaturgrade, Trockenheit, Licht, verschiedene Chemikalien etc. für hinreichend begründet halten. Für die Ergebnisse der folgenden entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen kann ich das jedoch nicht ohne Weiteres zugeben.

1) P. Miquel, Recherches expérimentales sur la physiologie, la morphologie et la pathologie des Diatomées. Annales de micrographie. Paris 1892—1895. Separata 1—7. — Herrn Colleggen W. Benecke in Kiel bin ich für die lebenswürdige Erlaubniss, seine Separata dieser schwer zu beschaffenden Publicationen benutzen zu dürfen, zu vielem Dank verpflichtet.

2) cf. l. c. Nr. 7 § XII pag. 3.

In Betreff der Auxosporenbildung von *Navicula elliptica* und *Nitzschia sigmoidea* hege ich Zweifel, ob nicht, wie in so vielen Fällen, die Copulation übersehen worden ist. Zwar waren die Culturen¹⁾ so eingerichtet, dass sie unter dem Mikroskope controlirt werden konnten, doch ist die Menge der in den feuchten Kammern gezogenen Zellen viel zu gross gewesen,²⁾ um ein und dasselbe Individuum verfolgen zu können. Specieil bei *Nitzschia sigmoidea*³⁾ sind offenbar nur mehr oder weniger fertige Auxosporen zur Beobachtung gelangt; gerade die ersten für Entscheidung der Copulation allein in Frage kommenden Zustände fehlen.

Da es mir gelungen war, gerade für *Navicula* und *Nitzschia* eine Anzahl von Species während der Auxosporenbildung zu beobachten⁴⁾ und eine Copulation dabei nachzuweisen, so möchte ich einstweilen diese beiden Fälle der Auxosporenbildung in den Angaben Miquel's als zweifelhaft betrachten; ich komme später darauf zurück.

Jedenfalls bildet also für Miquel die stete Verkleinerung der Individuen bei den aufeinander folgenden Theilungen die einzige Ursache der Auxosporenbildung.⁵⁾

Minder einfach liegen die Verhältnisse für diejenigen Autoren, welche neben der asexuellen Form dieses Vorganges auch sexuell verlaufende Typen beobachten konnten. Schon Pfitzer⁶⁾ muss zugeben, dass die von ihm aufgestellte und vertheidigte Regel, dass die Vergrösserung den hauptsächlichlichen Charakter und die eigentliche Bedeutung der Auxosporen ausmache, in einigen Fällen Ausnahmen zu erleiden scheine, da sich für einzelne Arten feststellen lasse, dass Individuen sehr verschiedener Grösse copuliren und Auxosporen bilden, während der Regel nach immer die kleinsten Zellen zur Auxosporenbildung gelangen sollten.

Die Zahl dieser Ausnahmen ist durch die neueren Untersuchungen erheblich vergrössert worden. So gibt Klebahn für *Rhopalodia*

1) P. Miquel, De la culture artificielle des Diatomées. Le Diatomiste I, 166. Herr Dr. O. Müller in Berlin gestattete mir freundlichst die Benutzung der Arbeit, wofür ich ihm auch hier meinen herzlichen Dank sage.

2) Ann. de microgr. l. c. Nr. 4 pag. 20.

3) l. c. Nr. 7 pag. 19.

4) G. Karsten, Diatomeen der Kieler Bucht. Wissensch. Meeresuntersuchungen, Kiel, Bd. 4 pag. 45 und pag. 120, 1899.

5) P. Miquel, Du rétablissement de la taille et de la rectification de la forme chez les Diatomées. Le Diatomiste II, 61.

6) E. Pfitzer, Bau und Entwicklung der Bacillariaceen. 1871, 161.

gibba genauere Messungen an.¹⁾ „Die Länge der beiden Zellen eines copulirenden Paares ist in weit mehr Fällen erheblich verschieden als annähernd gleich; die grössere Zelle kann nahezu doppelt so lang sein als die kürzere (Beispiele $\frac{136}{76}$, $\frac{115}{65}$). Das Eintreten der Auxosporenbildung ist daher bei *Rhopalodia gibba* nicht an die Erreichung eines gewissen Minimalmaasses der Zellen gebunden, sondern in ziemlich weiten Grenzen davon unabhängig. Es müssen also ausser der Grössenverminderung noch andere Factoren auf das Eintreten der Auxosporenbildung bestimmenden Einfluss haben.“

Bei einer früheren Gelegenheit habe ich die bis dahin gewonnenen Resultate zusammengefasst und auf die Verschiedenheit der asexuell und der sexuell verlaufenden Auxosporenbildung hingewiesen.²⁾ Die asexuelle Auxosporenbildung wird „in der Regel wesentlich auf die vorausgegangene Verkleinerung der Zellen zurückgeführt werden können, wozu noch günstige äussere Wachstumsbedingungen hinzutreten müssen. Die sexuelle Auxosporenbildung dagegen scheint kaum jemals oder jedenfalls nur äusserst selten durch den Zwang der übermässigen Zellverkleinerung veranlasst zu werden. Es sind hier vielmehr äussere Factoren, im Wesentlichen Licht, Temperatur und Ernährungsmodifikationen, welche die Verbindung zweier Zellen zur Bildung von Auxosporen herbeiführen.“ Die Verfolgung der Auxosporenentwicklung von *Cymatopleura* hatte dann später ein unerwartetes Resultat ergeben.³⁾ Während Pfitzer⁴⁾ vor langen Jahren Copulation zweier Zellen und Bildung einer Auxospore beobachtet hatte, konnte ich zwar Vorbereitungen zu einer Copulation feststellen, doch unterblieb in jedem zur genaueren Untersuchung gelangten Falle die sexuelle Vereinigung. Dementsprechend fanden sich stets zwei Auxosporen statt der erwarteten einen vor.

Dieses Ergebniss führte zu der Fragestellung, ob etwa seit den Beobachtungen Pfitzer's ein völliger Verlust der Sexualität hier eingetreten sei, oder ob eine Rückbildung in der Weise anzunehmen sei, dass je nach äusseren Lebensbedingungen aus den zusammenlagernden Mutterzellen eine sexuell gebildete oder zwei asexuelle

1) H. Klebahn, Beiträge zur Kenntniss der Auxosporenbildung. I. *Rhopalodia gibba* (Ehrbg.) O. Müller. Pringsheim's Jahrb. f. w. B. XXIX, 1896, 630.

2) G. Karsten, Diatomeen der Kieler Bucht l. c. pag. 193.

3) G. Karsten, Die Auxosporenbildung der Gattungen *Cocconeis*, *Suirella* und *Cymatopleura*. Flora 1900, 253.

4) E. Pfitzer, Bau und Entwicklung l. c. pag. 119, 1871.

Auxosporen hervorgehen? Die Entscheidung dieser Frage schien um so wichtiger zu sein, als darin vielleicht die Ursache liegen mochte, dass bei Untersuchung derselben oder naheverwandter Formen der eine Autor Copulation beobachtet hatte, während ein anderer sie nicht aufzufinden vermochte. Die oben mit Bezug auf Miquel's Angaben angedeuteten Zweifel und viele andere Fälle würden damit ihre Erledigung finden können.

Aus den schönen Untersuchungen von Klebs¹⁾ geht ja hervor, dass die verschiedensten Algen und Pilze lange Zeit cultivirt und dabei durch Aenderung der Culturbedingungen gezwungen werden können, je nach dem Willen des Experimentators geschlechtliche oder ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane zu bilden. Am meisten Aehnlichkeit mit den hier in Frage stehenden Diatomeen haben von allen Versuchsobjecten, die Klebs anführt, die Conjugaten, insoferne als typische asexuelle Vermehrungsorgane auch ihnen fehlen, und nur vegetatives Wachstum, d. h. Zellvermehrung durch Theilung, oder durch Copulation zweier Zellen Zygotenbildung möglich ist. Von besonderem Interesse für den Vergleich mit den Diatomeen ist es nun, dass eine geschlechtslose Spirogyraform vorhanden ist, welche zygotenähnliche Ruhesporen besitzt, wie wir bei Rhabdonema und den centriscen Diatomeen asexuelle Auxosporen kennen. Die von Klebs hier bevorzugte Auffassung, in dieser Spirogyra mirabilis den „einfachsten Typus einer noch nicht geschlechtlichen Art“ zu erblicken, „von der erst die conjugirenden Arten herstammen“, ist mir persönlich von Interesse, da auch ich diese Meinung für Rhabdonema arcuatum vertreten habe.

Ausserdem konnte aber Klebs²⁾ zwei zur Copulation bereits zusammengelagerte Zellen von Spirogyra wie von Desmidiaceen durch Einwirkung von wasserentziehender Rohrzuckerlösung veranlassen, statt einer Zygote zwei Parthenosporen zu bilden. Nach Beobachtungen von Klebahn³⁾ scheinen solche Parthenosporen häufiger vorzukommen. Wir hätten also darin ein völliges Gegenstück zu dem Verhalten von Cymatopleura (meiner Beobachtung) gegenüber demjenigen von Surirella (und Cymatopleura nach Pfitzer) -- nur dass die bewirkende Ursache hier unbekannt ist.

1) G. Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896, 277 ff.

2) l. c. pag. 246 u. 260.

3) H. Klebahn, Studien über Zygoten I. Die Keimung von Closterium und Cosmarium. Pringsheim's Jahrb. f. w. B. XXII, 1890, pag. 429.

Schon bei Besprechung dieses Verhaltens in der genannten früheren Arbeit¹⁾ wurde auf die grosse Häufigkeit von Abschwächung oder Verlust der Sexualität in dem Kreise der Diatomeen hingewiesen. Die eigenartigen Lebensbedingungen, denen diese Organismen unterworfen sind, konnten in einigen Fällen zur Erklärung für die Thatsache benutzt werden, nämlich bei Planktonformen und den bewegungslosen Arten. Betrachtet man aber auch nur die jetzt schon ihrer Auxosporenbildung nach bekannten Diatomeen näher, so bleibt eine Anzahl von Formen übrig, welche keiner der beiden genannten biologischen Abtheilungen angehören und doch eine Reduction ihrer Sexualität zeigen. Es gehören dahin *Bacillaria paradoxa*, *Cymatopleura Solea*, *Cymatopleura elliptica* und nach den Angaben von Miquel *Nitzschia palea*, *Nitzschia sigmoidea* und *Navicula elliptica*.

Für diese Gruppe hatte ich hypothetisch ganz oder theilweise saprophytische Ernährung als Ursache der Abschwächung ihrer Sexualität angenommen, ohne jedoch Beweise dafür liefern zu können.

Bald darauf erschien ein Aufsatz von Möbius,²⁾ betitelt: „Parasitismus und sexuelle Reproduction“, welcher die darüber bekannten Thatsachen zusammenstellt. Er geht dabei von der Hypothese aus, dass die saprophytische oder parasitische Ernährungsweise „dem eigentlichen Wesen der Pflanzen derartig widerspricht, dass dadurch die Entwicklung der wichtigsten Organe“ (nämlich der Reproduktionsorgane) „alterirt wird“.

Dass mit diesem Satze eine „Erklärung“ für die von ihm angeführten Thatsachen gegeben sei, wird Möbius kaum annehmen wollen, somit kann die von Goebel dem Aufsätze angehängte Bemerkung, dass der zu vermuthende Zusammenhang zwischen Lebensweise und Bau der Sexualorgane bis jetzt ganz dunkel sei, nur als zutreffend bezeichnet werden.

Von den phanerogamen Pflanzen und den hochorganisirten Pilzen, auf welche sich die von Möbius herbeigebrachten Fälle in der Hauptsache beziehen, einen Aufschluss in dieser Frage zu erhalten, ist höchst unwahrscheinlich; so schien es mir von Interesse zu sein, bei den verhältnissmässig einfach organisirten Diatomeen den Versuch zu machen, ob eine Beeinflussung der Lebensweise solche Differenzen, wie sie z. B. für die Auxosporenbildung bei *Cymatopleura* nach den

1) G. Karsten, *Cocconeis*, *Surirella*, *Cymatopleura* etc., l. c. pag. 279.

2) M. Möbius, *Parasitismus und sexuelle Reproduction im Pflanzenreiche*. *Biolog. Centralblatt* XX, Nr. 17, 1. Sept. 1900, und „Nachträgliche Bemerkungen“ etc. *ibidem* Nr. 23/24, 15. Dec. 1900.

vorliegenden Beobachtungen vermuthet werden müssen, herbeizuführen im Stande ist, ob also saprophytische Ernährung eine asexuelle, autotrophe Lebensweise eine sexuelle Auxosporenbildung begünstigen.

Von diesem Gedankengange ausgehend versuchte ich verschiedene Diatomeen in organischen Nährlösungen zu cultiviren und ihr Gedeihen und ihre Vermehrung von der Assimilationsarbeit der Chromatophoren unabhängig zu machen, denn das war die nothwendige Voraussetzung, wenn die andere Frage einer Beantwortung entgegengeführt werden sollte. Wenn erst die Cultur von Diatomeen bei Ausschluß der Assimilation gelang, dann könnte man durch Vergleichsculturen assimilirender und nicht assimilirender Individuen feststellen, ob diese tiefgreifende Aenderung der Lebensbedingungen, speciell ihrer Ernährungsweise, Rückwirkung auf die Auxosporenbildung, auf Eintreten oder Ausbleiben sexueller Vereinigung ausübt.

Dass viele Diatomeen bei Darbietung organischer Beimengungen zu ihrer Culturflüssigkeit gut gedeihen, ist bereits durch Miquel¹⁾ festgestellt worden. Er fügte z. B. Kleie, Grashalmstücke, Moos, getrocknete Excremente von Nagern oder Wiederkäuern hinzu und bemerkt besonders: „on voit qu'il ne faut servir aux diatomées que des substances d'une putréfaction lente et difficile et j'ajoute en quantité assez faible pour que l'eau où elles sont immergées ne puisse présenter en aucun moment, surtout au début, les phénomènes actifs de la putréfaction qui se manifestent par le louchissement de la macération sous l'influence des bactéries“.

Aus seinen Resultaten interessirt uns hier vor allem die Angabe,²⁾ dass unter dem Einflusse von Kohlenhydraten, Glycerin, Alkohol und von Salzen organischer Säuren, die den Nährlösungen zugesetzt waren, die Diatomeen in der Regel farblos werden. Er schliesst daraus: „Il semble que les aliments hydrocarbonés solubles fournis aux Diatomées leur permettent de vivre sans chlorophyll“. Auch an einer anderen Stelle werden, sehr kurz freilich, diese farblos werdenden Diatomeen von Miquel³⁾ erwähnt und hinzugefügt, dass auf verschiedene Weise die Entfärbung erzielt werden könne, und dass dadurch weder ihre Lebensfähigkeit noch ihre Vermehrung beeinträchtigt werde. Versuche, Diatomeen unter Lichtabschluss lediglich durch

1) Miquel P., De la culture artificielle des Diatomées. Le Diatomiste I, 93, 1892.

2) l. c. pag. 170.

3) Recherches expérim. etc. l. c. Nr. 1 pag. 15.

organische Nährlösung zu erhalten und zu vermehren, sind von Miquel nicht angestellt worden.

Dagegen ist ausschliesslich saprophytische Ernährung für die von Cohn¹⁾ entdeckten, von Provazek²⁾ und Benecke³⁾ ihrer unverdienten Vergessenheit jüngst entrissenen, anscheinend chromatophorenlosen Formen bereits von ihrem Entdecker und allen folgenden Beobachtern angenommen, von Benecke durch Culturen bestätigt worden. Beiderlei Formen, farblose und farblos gewordene, werden uns im folgenden ersten Theile dieser Untersuchungen hauptsächlich beschäftigen.

Die Culturversuche.

Um die Assimilationsthätigkeit der braunen Diatomeen aufzuheben, mussten Dunkelculturen angestellt werden. Dafür konnte ein grosser Thermostat benutzt werden, der zugleich in den Wintermonaten eine Temperatur herzustellen erlaubte, welche derjenigen des Zimmers entsprach, an dessen Fenster die belichteten Controlculturen sich befanden.

Zu den Versuchen benutzte ich als Ausgangsmaterial zunächst ausschliesslich eine Stammcultur, in der *Nitzschia palea* und *Nitzschia amphioxys* enthalten waren, und zwar die erstere in überwiegender Menge. Die grosse Vermehrungsfähigkeit dieser Form ist bereits von Miquel⁴⁾ hervorgehoben worden; sie eignet sich dieser Eigenschaft wegen für derartige Versuche besonders gut.

Meine Exemplare der etwas variablen Art besaßen eine schmal-lineale Schalenseite mit abgerundeter, meist ein wenig knopfartig ausgezogener Spitze. Die Dimensionen schwankten zwischen 37 und 42 μ : 3—4 μ . Zwei Chromatophoren einer Gürtelseite angelagert greifen mit ihren Rändern mehr oder weniger weit auf die Schalen hinüber. Im normalen Zustande der Zellen bedecken sie die ganze Länge und lassen nur in der Mitte einen geringen Zwischenraum frei, in dem der Kern sich befindet. (Fig. 1 Taf. V.)

Nitzschia amphioxys gehört zu der Untergattung *Hantzschia*; sie besitzt ungleichseitige Schalen und führt die Raphe beider Schalen an derselben Zellseite. Ihre Chromatophoren bestehen beiderseits des

1) Ferd. Cohn, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der mikroskop. Algen und Pilze. Verh. Leop. Carol. 1854. XXIV. 1. pag. 103 ff.

2) S. Provazek, *Synedra hyalina*, eine apochlorotische Bacillarie. Oesterr. botan. Zeitschrift 1900, Nr. 3.

3) W. Benecke, Ueber farblose Diatomeen der Kieler Förhrde. Pringsheim's Jahrb. f. w. B. XXXV. 1900, pag. 535.

4) Recherches experim. etc. l. c. Nr. 4 pag. 25.

organische Nährlösung zu erhalten und zu vermehren, sind von Miquel nicht angestellt worden.

Dagegen ist ausschliesslich saprophytische Ernährung für die von Cohn¹⁾ entdeckten, von Provazek²⁾ und Benecke³⁾ ihrer unverdienten Vergessenheit jüngst entrissenen, anscheinend chromatophorenlosen Formen bereits von ihrem Entdecker und allen folgenden Beobachtern angenommen, von Benecke durch Culturen bestätigt worden. Beiderlei Formen, farblose und farblos gewordene, werden uns im folgenden ersten Theile dieser Untersuchungen hauptsächlich beschäftigen.

Die Culturversuche.

Um die Assimilationsthätigkeit der braunen Diatomeen aufzuheben, mussten Dunkelculturen angestellt werden. Dafür konnte ein grosser Thermostat benutzt werden, der zugleich in den Wintermonaten eine Temperatur herzustellen erlaubte, welche derjenigen des Zimmers entsprach, an dessen Fenster die belichteten Controlculturen sich befanden.

Zu den Versuchen benutzte ich als Ausgangsmaterial zunächst ausschliesslich eine Stammcultur, in der *Nitzschia palea* und *Nitzschia amphioxys* enthalten waren, und zwar die erstere in überwiegender Menge. Die grosse Vermehrungsfähigkeit dieser Form ist bereits von Miquel⁴⁾ hervorgehoben worden; sie eignet sich dieser Eigenschaft wegen für derartige Versuche besonders gut.

Meine Exemplare der etwas variablen Art besaßen eine schmal-lineale Schalenseite mit abgerundeter, meist ein wenig knopfartig ausgezogener Spitze. Die Dimensionen schwankten zwischen 37 und 42 μ : 3—4 μ . Zwei Chromatophoren einer Gürtelseite angelagert greifen mit ihren Rändern mehr oder weniger weit auf die Schalen hinüber. Im normalen Zustande der Zellen bedecken sie die ganze Länge und lassen nur in der Mitte einen geringen Zwischenraum frei, in dem der Kern sich befindet. (Fig. 1 Taf. V.)

Nitzschia amphioxys gehört zu der Untergattung *Hantzschia*; sie besitzt ungleichseitige Schalen und führt die Raphe beider Schalen an derselben Zellseite. Ihre Chromatophoren bestehen beiderseits des

1) Ferd. Cohn, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der mikroskop. Algen und Pilze. Verh. Leop. Carol. 1854. XXIV. 1. pag. 103 ff.

2) S. Provazek, *Synedra hyalina*, eine apochlorotische Bacillarie. Oesterr. botan. Zeitschrift 1900, Nr. 3.

3) W. Benecke, Ueber farblose Diatomeen der Kieler Förhrde. Pringsheim's Jahrb. f. w. B. XXXV. 1900, pag. 535.

4) Recherches experim. etc. l. c. Nr. 4 pag. 25.

Zellkernes aus je zwei den Gürtelseiten angelagerten Platten, die in der Mitte durch ein den Zellraum durchsetzendes Pyrenoid verbunden und zusammengehalten werden. Die Art ist erheblich grösser als *Nitzschia palea*, ich maass im Durchschnitt $66\mu : 10\mu$. Die Vermehrungsfähigkeit steht sehr zurück gegenüber derjenigen von *Nitzschia palea*.

Die Versuche wurden theils in kleinen Glasdosen angesetzt, aus denen Proben zur Untersuchung durch Pipetten entnommen werden konnten, oder direct auf hohlgeschliffenen Objectträgern resp. meist in feuchten Kammern als Hängetrofenculturen. Zunächst mussten zahlreiche verschiedenartige organische Stoffe auf ihre Wirksamkeit als Nährstoffe geprüft werden, indem sie in Mengen von 2%, 1% oder 0,5% Knop'schen Nährlösungen von 0,05—0,15% zugesetzt wurden. — In der Weise sind erprobt:

Traubenzucker,	Pepton + Traubenzucker,
Dextrin,	Harnstoff + Traubenzucker,
Glycerin,	Leucin + Traubenzucker,
Alkohol,	Glycocoll + Asparagin + Trauben-
Asparagin,	zucker,
Pepton,	Kalium citricum,
Hämoglobin,	Kalium malicum,
Glycocoll,	Kalium oxalicum neutrale,
Harnstoff,	Calcium lacticum,
Leucin,	Calcium butyricum,
Glycocoll + Traubenzucker,	Erbsenabkochung 1% + 1% Ci-
Asparagin + Traubenzucker,	tronensäure (Zumstein). ¹⁾

Nachdem durch viele und wiederholte Versuche die grössere oder geringere Brauchbarkeit festgestellt war, wurden Hängetrofenculturen von den als geeignet befundenen Nährstoffen hergestellt und mit einzelnen Individuen oder doch mit einer genau festgestellten Anzahl besiebt, um durch tägliche Controle die Vermehrung zu erfahren und derart zahlenmässige Belege zu erhalten. Derartige Culturen werde ich als „Zählculturen“ anführen. Es kam mir bei alledem nicht auf absolute Reinculturen an, die einen unerschwinglichen Aufwand von Zeit erfordert hätten. Müssen doch auch an den natürlichen Standorten die Diatomeen die Concurrenz besonders von Bacterien, grünen Algen, Cyanophyceen etc. ertragen. Doch lassen sich grüne und blaue Algen bei einiger Vorsicht leicht von den Culturen fern halten.

1) H. Zumstein, Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* Klebs. Pringsh. Jahrb. f. w. B. 34 pag. 149 ff. 1900.

Statt K n o o p'scher Nährlösung wurde auch das Bonner Leitungswasser angewandt. Seine Zusammensetzung schwankt nach freundlicher Mitteilung des Herrn Kollegen Partheil je nach dem Wasserstande des Rheins zwischen folgenden Grenzwerten:

Datum	Wasserstand	Trockensubstanz	Chlor	N ₂ O ₅	SO ₃	CaO	MgO
22./2. 1901	82 cm	0,7180	0,0888	0,0175	0,0634	0,1615	0,0413
9./3. 1901	450 cm	0,2340	0,0195	0,0055	0,0341	0,0605	0,0155
22./3. 1901	316 cm	0,2710	0,0213	0,0082	0,0355	0,0700	—

Natrium und Kalium sind nicht bestimmt worden; sie sind in dem sich ergebenden Fehlbetrage enthalten.

Ergebnisse der Culturen.

Als geeignetste Nährlösungen, welche Diatomeen zu einer mehr oder weniger starken Vermehrung im Dunkeln dienen können, ergaben sich:

Glycerin,
Glycocoll und Traubenzucker,
Asparagin und Traubenzucker.

Gewiss würde sich Traubenzucker durch andere Kohlenhydrate ersetzen lassen. Günstiger als die bisher genannten möchte Pepton und Traubenzucker sein, doch ist bei dem Impfen der Hängetropfen ein Miteinimpfen von Bakterien unvermeidlich und diese vermehren sich in peptonhaltiger Lösung sehr rasch, so dass die Diatomeen nicht dagegen aufkommen können. Das Glycocoll dagegen erwies sich als ein der Bakterienvermehrung ziemlich ungünstiger Stoff; ich benützte ihn deshalb auch bisweilen als Zusatz neben anderen Nährstoffen. Penicillium dagegen wuchs ausgezeichnet in mit Glycocoll angesetzten Nährlösungen.

Die organischen Kalium- und Calciumsalze traten meist der Vermehrung auch in den belichteten Culturen entgegen. So war z. B. in einer Kultur mit äpfelsaurem Kalium am Licht drei Wochen lang eine Zelle unfähig sich zu vermehren, obwohl sie völlig gesund aussah und lebhaft gefärbte Chromatophoren besass. Nur Calcium lacticum-Culturen wiesen unter Lichteinfluss starke Vermehrung auf.

Durchaus schädlich für Diatomeen ist jegliche saure Reaction der Nährlösung, so dass das von Zumstein empfohlene Erbsenwasser mit Citronensäurezusatz sich als ungeeignet erwies; ohne diesen Zusatz ist es den Bakterien allzusehr ausgesetzt. Bei Besprechung

Statt K n o o p'scher Nährlösung wurde auch das Bonner Leitungswasser angewandt. Seine Zusammensetzung schwankt nach freundlicher Mitteilung des Herrn Kollegen Partheil je nach dem Wasserstande des Rheins zwischen folgenden Grenzwerten:

Datum	Wasserstand	Trockensubstanz	Chlor	N ₂ O ₅	SO ₃	CaO	MgO
22./2. 1901	82 cm	0,7180	0,0888	0,0175	0,0634	0,1615	0,0413
9./3. 1901	450 cm	0,2340	0,0195	0,0055	0,0341	0,0605	0,0155
22./3. 1901	316 cm	0,2710	0,0213	0,0082	0,0355	0,0700	—

Natrium und Kalium sind nicht bestimmt worden; sie sind in dem sich ergebenden Fehlbetrage enthalten.

Ergebnisse der Culturen.

Als geeignetste Nährlösungen, welche Diatomeen zu einer mehr oder weniger starken Vermehrung im Dunkeln dienen können, ergaben sich:

Glycerin,
Glycocoll und Traubenzucker,
Asparagin und Traubenzucker.

Gewiss würde sich Traubenzucker durch andere Kohlenhydrate ersetzen lassen. Günstiger als die bisher genannten möchte Pepton und Traubenzucker sein, doch ist bei dem Impfen der Hängetropfen ein Miteinimpfen von Bakterien unvermeidlich und diese vermehren sich in peptonhaltiger Lösung sehr rasch, so dass die Diatomeen nicht dagegen aufkommen können. Das Glycocoll dagegen erwies sich als ein der Bakterienvermehrung ziemlich ungünstiger Stoff; ich benützte ihn deshalb auch bisweilen als Zusatz neben anderen Nährstoffen. Penicillium dagegen wuchs ausgezeichnet in mit Glycocoll angesetzten Nährlösungen.

Die organischen Kalium- und Calciumsalze traten meist der Vermehrung auch in den belichteten Culturen entgegen. So war z. B. in einer Kultur mit äpfelsaurem Kalium am Licht drei Wochen lang eine Zelle unfähig sich zu vermehren, obwohl sie völlig gesund aussah und lebhaft gefärbte Chromatophoren besass. Nur Calcium lacticum-Culturen wiesen unter Lichteinfluss starke Vermehrung auf.

Durchaus schädlich für Diatomeen ist jegliche saure Reaction der Nährlösung, so dass das von Zumstein empfohlene Erbsenwasser mit Citronensäurezusatz sich als ungeeignet erwies; ohne diesen Zusatz ist es den Bakterien allzusehr ausgesetzt. Bei Besprechung

specieller Fälle wird später auf Einzelheiten näher einzugehen sein; es wird dort auch zu zeigen sein, dass durchaus nicht alle Diatomeenarten dazu zu bewegen sind, durch Aufnahme organischer Nahrung Vermehrung auch im Dunkeln zu zeigen, dass diese Fähigkeit vielmehr verschiedenen Formen in sehr verschiedenem Maasse eignet, anderen gänzlich abgeht.

In allen Fällen aber, in denen eine Diatomeenform sich als fähig erwies, organische Nährlösungen zu verarbeiten, waren charakteristische Veränderungen ihres äusseren Ansehens die Folge.

Die erste Veränderung pflegt in dem Auftreten des „Speckglanzes“ zu bestehen, der die ganze Zelle als ein hell glänzendes und stark lichtbrechendes Gebilde im Präparate hervortreten lässt und das Erkennen von Einzelheiten, sei es an den Schalen, sei es im Zellplasma, ausserordentlich erschwert. Der Ausdruck ist von Schütt¹⁾ für Vacuolen eingeführt, die von dem Grundplasma der Peridineen durch einen „fast fettartigen Glanz“ abstechen. Derselbe Autor konnte auch einzelne Chaetoceras- und Rhizosolenia-Individuen durch ein solches Glänzen aus der Masse gleichartiger aber durchsichtiger Zellen leicht herausfinden. Von Benecke²⁾ ist die Bezeichnung für seine farblosen Diatomeen herübergenommen und mag deshalb auch hier Verwendung finden.

Dieser Speckglanz ist über die ganze Zelle ausgebreitet und hebt sie im mikroskopischen Bilde deutlich hervor; beim Tode der Zelle geht er sofort oder doch nach kurzer Zeit verloren. Ihm ist es zuzuschreiben, dass beim Zeichnen mit dem Zeichenapparat die Umrisse solcher Zellen leicht ein wenig grösser ausfallen als sie in Wirklichkeit sind. Der gleichmässige Glanz hindert nun aber nicht, dass grössere oder kleinere Tropfen von ebenfalls fettartigem Aussehen sich durch scharfe Umrisssformen im Plasma bemerkbar machen.

Die grösseren meist symmetrisch in der Zelle vertheilten Tropfen (Figg. 2 — 6) traten besonders stark bei Culturen in Asparaginlösungen auf, ohne in anderen zu fehlen. Die Tropfen erwiesen sich als löslich in abs. Alkohol, Chloroform etc. Sie färben sich mit Osmiumsäure dunkelschwarz und speichern lebhaft den Farbstoff aus Alkannalösung. Die Lebendfärbung durch Methylenblaulösung war stets nur bei kleinen und kleinsten Tröpfchen zu beobachten. Die verschiedene Reaction ist ja kaum wunderbar, da es sich offenbar

1) F. Schütt, Peridineen der Planktonexpedition 1895 pag. 44.

2) W. Benecke, l. c. pag. 550.

um ganz verschiedenartige in flüssiger Form aufgespeicherte Stoffe handeln dürfte.

Ein etwas abweichendes Verhalten liessen die grossen Zellen der *Nitzschia amphioxys* erkennen. Statt der einheitlichen grossen Tropfen fand sich neben den ebenfalls sehr stark reducirten Chromatophoren eine Menge kleiner, durch feinste Plasmalamellen durchsetzter und zusammengehaltener Flüssigkeitskügelchen von fettartigem Aussehen, welche die Zelle völlig auszufüllen schienen. Diese Plasmalamellen waren an den lebenden Individuen völlig deutlich zu sehen. Eine ähnliche, aber erst durch Alkohol sichtbar zu machende Zerklüftung einheitlich erscheinender Fettmassen erwähnt auch Benecke ¹⁾.

Das „speckglänzende“ Aussehen trat also in belichteten wie in Dunkelculturen als erste auffällige Erscheinung hervor, ohne einen Unterschied erkennen zu lassen. Nach längerem Aufenthalte in den betreffenden Nährflüssigkeiten machte sich dann eine langsame Abnahme der Chromatophorengrösse deutlich bemerkbar. Und zwar war diese Abnahme bei den sich schnell vergrössernden und ihre Individuenzahl vermehrenden Lichtculturen erheblich stärker als bei den Dunkelculturen. So sind z. B. in Fig. 2 und Fig. 3 Individuen einer 1proc. Glycerincultur gezeichnet, welche vor drei Wochen angesetzt war. Die entsprechende Dunkelcultur besass mindestens noch doppelt so grosse Chromatophoren und auch eine Cultur in 2proc. Glycerin, dem sich die Zellen erst langsamer anpassen können, hatte am Licht noch erheblich grössere Chromatophoren bewahrt. (Fig. 4.) Nach weiteren acht Tagen fand ich in der ersterwähnten belichteten 1proc. Glycerincultur Individuen, bei denen die Chromatophoren zu kaum noch wahrnehmbaren Pünktchen (bei starker Vergrösserung 1000:1!) reducirt waren. Inzwischen hatten sich auch die Zellen der 2proc. Cultur erheblich vermehrt und entfärbt und schliesslich kamen auch die Dunkelculturen zu starker Abnahme der Chromatophorengrösse. Dabei besaßen diese farblos gewordenen Individuen die gleiche Beweglichkeit wie die normalen gefärbten Zellen der Ausgangscultur.

Diesen Unterschied im Verhalten erkläre ich mir damit, dass bei den fortwährenden Zelltheilungen in den belichteten Culturen sehr viel häufiger Gelegenheit eintritt, an Neubildung der Chromatophorenfläche zu sparen, als bei den sich erheblich langsamer vermehrenden Dunkelculturen; denn die festgestellte „Verkleinerung“ kann doch

1) l. c. pag. 549.

wohl nur auf „Unterbleiben des regelmässigen Zuwachses“ der bei jeder Theilung sich halbirenden Chromatophoren geschoben werden.

In keinem Falle ist es mir gelungen, ein völliges Schwinden der Chromatophoren zu erzielen. Auch nach mehr als vier Monaten waren kleine Chromatophorenreste in den fortgeführten, von Zeit zu Zeit mit neuer Nahrung versehenen Culturen zu erkennen, so dass also nach Ablauf von vier Wochen für belichtete, von ca. acht Wochen für Dunkelculturen eine erhebliche weitere Aenderung nicht mehr eintritt.

Wurden nun Individuen aus diesen organischen Nährlösungen in reine Knop'sche Nährlösung oder in Leitungswasser gebracht und in Zählculturen beobachtet, so konnte am Licht wie im Dunkeln eine Wiedervergrösserung der Chromatophoren beobachtet werden. In den belichteten Culturen trat dann nach kurzem Stocken normale Weitervermehrung ein, die Dunkelculturen blieben unverändert, bis sie etwa ans Licht gebracht wurden.¹⁾

Es geht also hieraus hervor, dass irgend ein Umstand in den organischen Nährlösungen auf Verkleinerung der Chromatophoren hinarbeitet, respective den Nachwuchs getheilte Chromatophoren hindert, dass mit der Uebertragung in rein anorganische Lösungen dieser Umstand fortfällt.

Bevor ich weitergehe, mögen hier einige Zahlenbelege aus den Zählculturen folgen:

Tabelle I. — *Nitzschia palea*.

Nährlösung a =	1 g Glycocoll,
	1 g Traubenzucker,
	100 Leitungswasser.
Nährlösung b =	1 g Asparagin,
	1 g Traubenzucker,
	100 Leitungswasser.
Nährlösung ab =	1 g Glycocoll,
	1 g Asparagin,
	1 g Traubenzucker,
	100 Leitungswasser.

1) Dass Diatomeen ohne Schädigung ihrer Chromatophoren eine wochenlange Verdunkelung ertragen können, hatte ich schon in Kiel häufiger erfahren, von Benecke l. c. pag. 562 ist dieser Umstand ebenfalls festgestellt worden. Aehnlich verhalten sich die Cyanophyceen. Cf. R. Hegler, Unters. über d. Organisation d. Phycochromocoezelle. Pringsheim's Jahrb. f. w. B. 36. 291.

Datum	Licht	Dunkel		Licht		Dunkel
	a 1	a 2	a 3	ab 1	ab 2	ab 3
29./1.	4	21	16	2	3	10
30./1.	5	25	18	3	4	13
31./1.	7	34	21	5	5	15
1./2.	8	36	21			

Tabelle II. — *Nitzschia palea*.

Datum	Glycerin 10/0 mit Leitungswasser					Belichtet in Knoop 10/0		
	belichtet			dunkel		6	7	8
	1	2	3	4	5			
21./1.	4	6	2	8	11			
22./1.	4	6	3	8	13			
23./1.	8	8	4	8	14			
24./1.	12	14	4	8	14	7	1	14
25./1.		26	6	8	14	8	2	17
26./1.		34	16	8	14	14	4	31
27./1.		36	16	9	14	15	7	35
28./1.		40	16	9	14			
29./1.		47	23	9				
30./1.		62	26	10				
31./1.		66	31	10				
1./2.		69	31	10				
2./2.		69	31	10	14			

Aus diesen beiden täglich controlirten Culturserien geht hervor, dass auf Kosten von Glycerin allein wie durch Glycocoll resp. Asparagin + Traubenzucker eine Ernährung und Vermehrung unserer *Nitzschia* im Dunkeln stattfinden kann. Freilich leistet Glycerin allein darin erheblich weniger als die eine bessere Kohlenstoffquelle und eine Stickstoffquelle daneben besitzenden Nährlösungen.

Günstiger für den Nachweis der Vermehrung in Dunkelculturen erwies sich eine kleine *Navicula*, die aus dem Weiher des Gartens stammte und als *N. perpusilla* Grun. bestimmt wurde.

Tabelle III. *Navicula perpusilla*. Grun.¹⁾
Nährlösung a.

Datum	belichtet 1	belichtet 2	belichtet 3	dunkel 4	dunkel 5	dunkel 6	dunkel 7
25./2.	3	7		2			
26./2.	3	7		2			
27./2.	4	8		3			
28./2.	6	9	12	3		10	13
1./3.	7	11	17	3	3	7	13
2./3.	7	13	24	4	5	7	14
3./3.		21	24	5	8	12	14
4./3.		28	25	6	11	15	18
5./3.		38	25		14	25	19
6./3.		64	30		19	32	24

Für weitere Zwecke mag noch folgende Tabelle hier angefügt sein, die in Verbindung mit den anderen einige Rückschlüsse auf das Verhalten der Nitzschia in den verschiedenartigen Nährlösungen gestattet wird.

Tabelle IV. — *Nitzschia palea*. (Lichtculturen.)

Datum	Culturen aus Nährlösung a entnommener Individuen					
	in Knoop 1%			in Glycerin 2%		
	K ₁	K ₂	K ₃	G ₁	G ₂	G ₃
4./2.	5	38	44			
5./2.	7	23	47			
6./2.	8	49	58	3	8	8
7./2.	4	49	56	5	6	1
8./2.	4	65		5	6	1
9./2.	4	85		8	7	2
10./2.	7	105		9	9	2
11./2.	8	140		8	10	2
12./2.	9			16	14	4
13./2.	13			18	19	4
14./2.	16			21	22	8
15./2.	16			24	24	8
16./2.	16			25	27	8
17./2.	15			26	28	9
18./2.	15			27	31	9
19./2.	18			27	31	9
20./2.	24			28	31	14
21./2.	25			27	32	16
22./2.	25	(Nährlösung erneuert.)		17	4	16
23./2.	29	G ₁ —G ₃		26	6	26
24./2.	29			31	8	30
25./2.	30			35	12	34
26./2.	30			51	16	35
27./2.	30			62	18	54
28./2.	30			64	30	60

1) A. Grunow, Ueber neue oder ungenügend gekannte Algen. Verh. der k. k. zoolog. botan. Ges. X., 1860, pag. 552 Taf. II Fig. 7.

Flora, Ergänzgsbd. 1901.

27

Wenn wir die aus Tabelle I—IV abzuleitenden Zahlen für die Vermehrung einstweilen bei Seite lassen, um diese unser Thema nicht so direct berührende Frage später an der Hand weiteren Materials zu behandeln, so lässt sich doch allerlei sonstiges für die Lebensführung der Diatomeen ableiten. Zunächst ist zu sagen, dass Tab. I—III von Culturen gewonnen sind, die erst für Zwecke der Cultur in organische Nährlösung gebracht wurden. In allen Fällen sehen wir die Vermehrung schon nach 24—48 Stunden einsetzen und fortschreiten. Die einzige Ausnahme ist in Tab. III Dunkelcultur 6, wo drei Zellen nach 24 Stunden abgestorben waren; sie hatten bei der Impfung, vermuthlich durch den heissen Platindraht, Schaden erlitten.

Dagegen zeigt Tab. IV meist einen anfänglichen mehr oder minder starken Rückgang; es sind zahlreiche Zellen abgestorben und erst nach einigen Tagen kommt die Vermehrung in ein stetiges Fortschreiten. Das ist nicht etwa Zufall, sondern ich fand das Resultat in oft wiederholten Versuchen immer bestätigt. In Worte übertragen heisst es:

Eine aus anorganischer Nährlösung genommene Diatomeenzelle kann einen ihr plötzlich sich darbietenden Zufluss organischer Natur, soweit er zur Ernährung geeignet ist, gut vertragen, vermag im Dunkeln aus ihm allein eine beträchtliche Vermehrung zu erzielen.

Andererseits aber kann eine aus organischer Nährlösung stammende Zelle trotz andauernden Lichtgenusses in K n o o p'scher Nährflüssigkeit nicht ohne Weiteres mit gleicher Vermehrung fortfahren. Es erfolgt ein mehr oder minder heftiger Rückschlag, bis der gewohnte Zuschuss aus der organischen Nährlösung verschmerzt werden kann. Auch Aenderung des organischen Zuschusses, wenigstens von Glycocoll und Traubenzucker zu Glycerin, also Verschlechterung, übt einen ähnlichen Einfluss aus. Es geht das besonders deutlich aus einem Vergleich des ersten Ansatzes der Culturen G_{1-3} in Tab. IV mit dem neuen Ansatz unter dem 21./22. Februar hervor. Das erste Mal mussten die Zellen sich zu 2% Glycerin bequemen, während sie aus Glycocoll und Traubenzucker kamen, das zweite Mal wurde ihnen 2% Glycerin nach Erschöpfung der früheren Dosis wieder zu Theil. Auf die erste Aenderung antworteten sie mit mehr oder minder starkem Ausfall, das zweite Mal setzten die bei der Procedur erhalten gebliebenen Zellen sofort mit mehr oder minder starker Vermehrung ein. Inwieweit plasmolytische Einwirkungen der Nährlösung dabei mit in Betracht zu ziehen sind, ist freilich nicht ohne weiteres festzustellen und hier nicht berücksichtigt worden.

Jedenfalls aber werden die organischen Stoffe auch in den belichteten Culturen mit verarbeitet, denn nach ihrer Erschöpfung oder bei ihrer Entziehung lässt die von ihnen mit unterhaltene Vermehrungsthätigkeit bedeutend nach.

Vergleichen wir jetzt einmal die beiden Versuchsobjecte *Nitzschia palea* und *Navicula perpusilla*, so zeigt sich, dass die auf gut Glück herausgegriffene *Nitzschia* nicht gerade die günstigste Form für unsere Zwecke ist. Die erst gegen Abschluss der Versuche gefundene kleine *Navicula* wäre besonders für die Dunkelversuche besser geeignet gewesen. Denn während *Nitzschia palea* auch bei bester Ernährung nur einen Bruchtheil der bei Licht stattfindenden Vermehrung zu leisten vermag (cf. Tab. I), sind diese Unterschiede bei *Navicula perpusilla* vollkommen geschwunden; heterotrophe und mixotrophe Ernährung ergeben in Bezug auf Vermehrungsintensität hier die gleichen Zahlen (cf. Tab. III).

Es ist bereits darauf hingewiesen, dass Individuen, die bei mixotropher Ernährung ihre Chromatophoren hatten verkümmern lassen, deren Oberfläche alsbald wieder vergrössern, wenn sie zu autotropher Ernährung zurückgebracht werden. Aber auch unter anderen Verhältnissen reagiren die Chromatophoren mit Vergrösserung oder Verkleinerung sehr scharf und prompt auf Aenderungen der Ernährung. Die hier folgende Tab. V mag dafür als Beispiel dienen. Von einer grösseren Anzahl Objectträgerculturen, die aus einer älteren, mit Glycerin 2% angesetzten Massencultur (in Glasdosen) in frische Nährlösung + Glycerin 2% übergeimpft waren, blieben diese beiden hier als f_1 und f_2 bezeichneten übrig. f_1 war von vorneherein belichtet, f_2 wurde, als die Cultur im Dunkeln einzugehen drohte, ebenfalls aus Licht gebracht. Bei beiden war bereits in den ersten Tagen eine auffallende Vergrösserung der sehr kleinen Chromatophoren zu bemerken; ein Anzeichen, dass diesen Organen in den neuen Verhältnissen grössere Arbeit zufiel als in der alten Cultur. Die Farbe der Chromatophoren wurde kräftiger gelb und es war schliesslich wohl die Hälfte der Schalen wieder mit Chromatophorenfläche bekleidet. Dann (10./2.) bemerkte ich Stillstand des Wachstums der Chromatophoren und wieder langsames Abnehmen ihrer Grösse und Farbenintensität, und zwar besonders stark nach Zufügung neuer Glycerin 1% Nährlösung.

Die Lösung dieses scheinbar regellosen Verhaltens glaube ich in folgenden bisher nicht erwähnten begleitenden Umständen zu finden. In allen Culturen, besonders in den Massenculturen, von denen aus

Tab. V f_1 u. f_2 übergeimpft worden waren, liess sich eine Bacterieninfection nicht vermeiden. Das „Glycerin 2%“ wird daher hier in mehr oder weniger hohem Grade zersetzt worden sein und seine Zersetzungsprodukte wurden von den Diatomeen aufgenommen. Als nun diese Individuen in eine frische Glycerin 2% Nährlösung übergeimpft waren, fanden sie veränderte Verhältnisse vor, denen sie minder gewachsen waren. Sie antworteten mit Vergrösserung der stark reducirten Chromatophoren. Mit der Zeit ging aber auch in den neuen Objectträgerculturen eine Bacterienvermehrung und Glycerinzersetzung von

Tabelle V. — *Nitzschia palea*.

Datum	Farblos gewordene Individuen aus Glycerin 2%, in Glycerin 2% isolirt f_1 belichtet	f_2 dunkel
23./1.	13	12
24./1.	13	12
25./1.	21	10
26./1.	30	8
27./1.	37	belicht. 27./1.
28./1.	40	9
29./1.	42	10
30./1.	46	13
31./1.	57	20
1./2.	65	23
2./2.	78	25
3./2.	79	31
4./2.	90	32
5./2.	106	40
6./2.	116	45
7./2.	125	53
8./2.	127	60
9./2.	133	62
	u. s. w.	71 10./2. u. s. w.

20./2. beide im Entfärben begriffenen Culturen mit Nährlösung, Glycerin 1%, neu versehen.

24./2. Speckglanz und Entfärbung hat entschieden zugenommen; Chromatophorengrösse bleibt jetzt constant = $\frac{1}{4}$ der normalen.

5./3. Abreise halber abgebrochen.

statten, die besonders nach Zufügung neuer Glycerinnahrung sich steigerte, da die Bacterien nicht entfernt worden waren. Eine erneuerte Entfärbung der Diatomeen durch Verkleinerung und Abblässen ihrer Chromatophoren war die Folge.

Die Diatomeenzellen waren dabei vielfach in eine Zoogloemasse der Bacterien eingehüllt und solche Individuen zeigten die er-

wähnten Veränderungen der Chromatophoren und das speckglänzende Aussehen in besonders hohem Grade.

Wenn man sich nun umsieht, wo etwa ähnliche Verhältnisse, wie sie hier in Culturegefässen hergestellt waren, in der freien Natur vorkommen, so ist überall dort, wo Pflanzenreste faulen, wo also die Cellulose der Zellhäute und die Reste des Zellplasmas zersetzt werden, ein entsprechender Fall gegeben. Untersucht man den Bodensatz von Gewässern, die reiche Laubmassen im Herbste zugeführt erhalten und dabei für Entwicklung einer Diatomeenflora geeignet sind, so wird man die kleinen und kleinsten Nitzschia- und Naviculaformen meist als äusserst blasse, dabei aber lebhaft bewegliche, auch mehr oder minder speckglänzende Individuen finden. Dies Verhalten tritt oft besonders charakteristisch dort hervor, wo daneben eine Beggiatoavegetation geeignete Bedingungen findet und mit ihrem weisslichen Fadennetze kleinere Bodenpartien überzieht.

Ich versuchte mir über das Zustandekommen dieser blassen Färbung Rechenschaft zu geben und setzte Culturen an, die zunächst mit faulenden Blättern u. dergl. beschickt wurden. Zählculturen waren hier natürlich ausgeschlossen, doch wurden neben grösseren Massenculturen in Glasdosen auch hier Objectträgerculturen eingerichtet, die einer fäglichen Controlle unterstanden.

Es ergab sich nun einmal, dass bei solchen Fäulnissculturen, die weitere organische Stoffe nicht zugeführt erhielten, die Vermehrung der Diatomeen bei Lichtabschluss voran geht und zwar ziemlich energisch, wenn auch nicht in demselben Maasse wie in den belichteten Controlversuchen. Ferner tritt auch in diesem Falle der uns bekannte Speckglanz auf und eine Entfärbung der Individuen setzt in Licht- wie Dunkelculturen auch hier ein.

In der Art der Entfärbung war aber ein erwähnenswerther Unterschied vorhanden. Während wir vorhin bei der Cultur in organischen Nährlösungen eine von Woche zu Woche fortschreitende Entfärbung durch Grössenverminderung der Chromatophoren feststellen konnten, war die weit schneller verlaufende Entfärbung hier wesentlich eine Abnahme der Färbungsintensität. Diese war allerdings nach längerer Dauer der Einwirkung meist von einer mehr oder minder auffallenden Grössenverminderung begleitet. Doch war schliesslich, auch wenn die Chromatophoren noch wie in Fig. 7 und 8 eine recht ansehnliche Grösse zeigten, ihre Färbung so ausserordentlich schwach, dass sie ohne besondere Aufmerksamkeit nicht erkannt werden konnten. Dieses Stadium trat etwa eine Woche nach Auf-

nahme der Zeichnungen Fig. 7 und 8 ein, ohne von weiterer Grössenreduction begleitet zu sein. Sie waren völlig entfärbt worden. Dabei besitzen solche farblose Zellen eine lebhaftere Beweglichkeit. Sie ruhen dann dazwischen mit Vorliebe an den feinen Beggiatoafädchen aus, an welche sie sich mit den Schalenenden zeitweise festzusetzen pflegen.

Derartig abgeblasste Individuen konnten nun durch Überführung in Knoop'sche Nährlösung oder auch in einfaches Leitungswasser stets wieder zu normaler Färbung und autotropher Ernährung übergeführt werden. Nach 2--3 tägigem Aufenthalte in derartigen Flüssigkeiten waren sie von normalen Individuen kaum noch zu unterscheiden.

Von einer besonders energischen Einwirkung, die geringe Mengen von Schwefelwasserstoff, wie sie in mit Beggiatoa durchsetzten Culturen stets vorhanden sind, auf die Entfärbung haben könnten, vermag ich nichts auszusagen, da meine daraufhin angestellten Versuche nicht zu einem klaren Ergebniss führten. Freilich scheint ja auch das reichliche Vorkommen kräftigst gefärbter Pleurosigmen¹⁾ in der Vegetation des todten Grundes gegen eine solche Vermuthung zu sprechen. Doch sind die dabei in Betracht kommenden Verhältnisse von sehr complicirter Art und nicht hinreichend geklärt. Und es braucht, was für eine Species festgestellt ist, durchaus nicht auch für andere zu gelten.

Litteratur-Vergleichung.

Vergleichen wir nun mit diesen Resultaten das bisher in der Litteratur vorliegende Material, so bieten sich die nächsten Beziehungen zu den bereits erwähnten Angaben Miquel's²⁾ dar. Wir haben gesehen, dass seine Vermuthung, die Diatomeen vermöchten ohne Chlorophyll zu leben auf Kosten organischer Stoffe, richtig ist, dass freilich die Chromatophoren niemals völlig verschwinden, sondern nur in Grösse oder Färbungsintensität sehr stark zurücktreten, so dass man bei schwacher Vergrösserung wirklich farblose Zellen vor sich zu haben glaubt. Sobald aber die gebotenen organischen Stoffe minder zusagen, so sind die so stark reducirten Chromatophoren im Stande, sich zu vergrössern und den Diatomeen eine bedeutende Vermehrungsziffer am Lichte zu gewährleisten, zu der die organische Nährlösung

1) A. Engler, Über die Pilzvegetation des weissen oder todten Grundes in der Kieler Bucht. Jahresber. d. Commission z. wiss. Unters. d. Deutsch. Meere in Kiel. VII—XI, 1882, pag. 187, u. G. Karsten, Diatomeen d. Kieler Bucht Wissensch. Meeresunters. I. c. 136.

2) Le Diatomiste I. l. c. 170.

nahme der Zeichnungen Fig. 7 und 8 ein, ohne von weiterer Grössenreduction begleitet zu sein. Sie waren völlig entfärbt worden. Dabei besitzen solche farblose Zellen eine lebhaftere Beweglichkeit. Sie ruhen dann dazwischen mit Vorliebe an den feinen Beggiatoafädchen aus, an welche sie sich mit den Schalenenden zeitweise festzusetzen pflegen.

Derartig abgeblasste Individuen konnten nun durch Überführung in Knoop'sche Nährlösung oder auch in einfaches Leitungswasser stets wieder zu normaler Färbung und autotropher Ernährung übergeführt werden. Nach 2--3 tägigem Aufenthalte in derartigen Flüssigkeiten waren sie von normalen Individuen kaum noch zu unterscheiden.

Von einer besonders energischen Einwirkung, die geringe Mengen von Schwefelwasserstoff, wie sie in mit Beggiatoa durchsetzten Culturen stets vorhanden sind, auf die Entfärbung haben könnten, vermag ich nichts auszusagen, da meine daraufhin angestellten Versuche nicht zu einem klaren Ergebniss führten. Freilich scheint ja auch das reichliche Vorkommen kräftigst gefärbter Pleurosigmen¹⁾ in der Vegetation des todten Grundes gegen eine solche Vermuthung zu sprechen. Doch sind die dabei in Betracht kommenden Verhältnisse von sehr complicirter Art und nicht hinreichend geklärt. Und es braucht, was für eine Species festgestellt ist, durchaus nicht auch für andere zu gelten.

Litteratur-Vergleichung.

Vergleichen wir nun mit diesen Resultaten das bisher in der Litteratur vorliegende Material, so bieten sich die nächsten Beziehungen zu den bereits erwähnten Angaben Miquel's²⁾ dar. Wir haben gesehen, dass seine Vermuthung, die Diatomeen vermöchten ohne Chlorophyll zu leben auf Kosten organischer Stoffe, richtig ist, dass freilich die Chromatophoren niemals völlig verschwinden, sondern nur in Grösse oder Färbungsintensität sehr stark zurücktreten, so dass man bei schwacher Vergrösserung wirklich farblose Zellen vor sich zu haben glaubt. Sobald aber die gebotenen organischen Stoffe minder zusagen, so sind die so stark reducirten Chromatophoren im Stande, sich zu vergrössern und den Diatomeen eine bedeutende Vermehrungsziffer am Lichte zu gewährleisten, zu der die organische Nährlösung

1) A. Engler, Über die Pilzvegetation des weissen oder todten Grundes in der Kieler Bucht. Jahresber. d. Commission z. wiss. Unters. d. Deutsch. Meere in Kiel. VII—XI, 1882, pag. 187, u. G. Karsten, Diatomeen d. Kieler Bucht Wissensch. Meeresunters. I. c. 136.

2) Le Diatomiste I. I. c. 170.

je nach ihrer Beschaffenheit und nach der zum Versuche benutzten Diatomeenart mehr oder minder beiträgt.

Bei weiterem Umblicken begegnen die Mittheilungen von Beyerinck¹⁾ betreffs seiner „Culturversuche mit Zoochlorellen“. Der wesentliche Unterschied nur ist hervorzuheben, dass seine Algenzellen durch Cultur auf organischem Substrat nicht zum Schwinden der Chromatophoren veranlasst werden, sondern, wie die Tafel zeigt, äusserst lebhaft grüne Farbe behalten. — (Von den angeführten chlorophyllfreien Schwärmern [l. c. 783] kann hier abgesehen werden, da sie abnorm waren.)

Sehr nahe berühren uns die Angaben von W. Krüger²⁾ über zwei aus Saftflüssen rein gezüchtete Algen. Diese von Krüger als *Chlorella protothecoïdes* und *Chlorothecium sacharophilum* bezeichneten Algen hatten die Fähigkeit, sich von organischen Substanzen zu ernähren und sich dabei besser zu entwickeln als im Wasser mit anorganischen Nährsalzen. Dabei trat die Ausbildung des Chlorophylls ganz ausserordentlich zurück, so dass man in gewissen Fällen z. B. nicht im Stande war, die *Chlorella protothecoïdes* von einem völlig chlorophyllfreien Organismus der *Prototheca Zopfii* zu unterscheiden. Dieselbe *Chlorella* zeigte aber in anorganischer Nährlösung sehr wohl entwickelte Chromatophoren. Dunkelversuche scheinen von Krüger nicht angestellt zu sein.

Ebenso sind die Resultate von Zumstein³⁾ über die autotrophe, mixotrophe und heterotrophe Ernährungsmöglichkeit von *Euglena gracilis* für uns von grossem Interesse. Der hier besonders in Betracht kommende Theil der Untersuchungen lautet in der Zusammenfassung (pag. 195):

„1. *Euglena gracilis* kann entweder rein autotroph oder heterotroph ernährt werden. . . .

2. Bei Lichtabschluss sind die Chromatophoren in Form kleiner Leukoplasten, am Licht als grosse Chloroplasten ausgebildet. . . .

3. Die farblose Form wandelt sich am Licht in die grüne Form um; gleichzeitig vertauscht sie die heterotrophe Ernährung mit der mixotrophen oder der autotrophen.

1) M. W. Beyerinck, Culturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien und anderen niederen Algen. Bot. Ztg. 1890. 725 ff.

2) W. Krüger, Beiträge zur Kenntniss der Organismen des Saftflusses der Laubbäume. II. Ueber zwei aus Saftflüssen rein gezüchtete Algen. Zopf's Beitr. zur Physiologie und Morphologie niederer Organismen. Lpzg. 1894. IV, pag. 91.

3) H. Zumstein, Zur Morphologie u. Physiologie von *Euglena gracilis* Klebs. Pringsheim's Jahrb. f. w. B. 34. 149 ff. Lpzg. 1900.

4. Aus der grünen Form kann die farblose wesentlich auf zwei Arten entstehen:

- a) in organischen Nährlösungen durch Abschluss des Lichtes;
- b) am Licht in sehr reicher organischer Flüssigkeit.“

Die Unterschiede im Verhalten unserer Diatomeen bestehen also darin, dass der Einfluss des Lichtes auch schon in ziemlich schwacher organischer Nährlösung ganz zurücktritt; es geht die Umwandlung gelber in farblose Individuen vielmehr schneller am Licht vor sich als in Dunkelculturen. Aehnlich scheinen auch die beiden Saftflussalgen Krüger's ihre Farben unabhängig vom Lichte zu ändern, denn es ist am genannten Orte niemals von einer Beeinflussung durch das Licht die Rede.

Die Umwandlung farblos gewordener Diatomeenzellen in normal gefärbte durch Wiedervergrößerung der Chromatophoren ist in gewisser Weise ebenfalls unabhängig vom Lichte, denn nach Entnahme einzelner Individuen aus der organischen Nährlösung und Ueberführung in anorganische beginnt im Dunkeln wie am Lichte eine Vergrößerung der Chromatophoren. Freilich wird die normale Grösse erst wieder am Lichte erreicht, aber doch wohl nur deshalb, weil die in der kleinen Zelle vorhandenen Reservestoffe zum völligen Ausbau der Chromatophoren unzureichend sind und, so lange der Lichtabschluss dauert, neue Stoffe aus der anorganischen Flüssigkeit nicht gewonnen werden können.

Einen weiteren Unterschied würde man vielleicht darin finden, dass die Euglena über normale Leukoplasten verfügt, während wir die Nitzschiazellen meist durch eine aussergewöhnliche Grössenminderung der Chromatophoren farbloses Aussehen gewinnen sahen. Da jedoch auch die Leukoplasten grüner Algen kleiner als die betreffenden Chloroplasten zu sein pflegen, während ich anderseits zeigen konnte, dass unter gewissen Umständen (in Fäulnisculturen) weniger die Grösse als die Farbe der Nitzschiachromatophoren beeinflusst wurde, ja völlige Farblosigkeit erzielt werden konnte, so scheint mir diese Differenz hinfällig und der Beweis für das Vorkommen von Leukoplasten bei den Diatomeen erbracht zu sein.

Es ist das nicht weiter auffällig, da für die verwandten Peridineen das Vorkommen von Leukoplasten ja lange bekannt ist.¹⁾

So finden sich also innerhalb der Diatomeen offenbar alle Uebergänge zwischen autotropher, mixotropher und heterotropher Ernährung. Wie stets in solchen Verhältnissen wird die mixotrophe Ernährungsweise

1) cf. Schütt, Peridineen der Planktonexpedition, 1895, pag. 78.

der in der Natur am häufigsten vertretene Fall sein, der ja in sich unzählige Abstufungen birgt. Die ausschliessliche Heterotrophie wird einmal bei völliger Entfärbung der Chromatophoren auch am Licht, sonst vielleicht bei Formen zu finden sein, die im tiefen Schlamm verborgen den Lichtstrahlen unzugänglich sind, und in solchen Arten haben wir den Uebergang zu suchen, der von den facultativen zu den obligatorischen Saprophyten unter den Diatomeen, den „chromatophorenlosen“ Formen, hinüberleitet.

Die schon einmal kurz erwähnten Veröffentlichungen von Provazek¹⁾ und Benecke²⁾ legten es nahe, nach dem Vorkommen völlig farbloser Formen des Süsswassers zu suchen. Meine oft wiederholten Versuche, in Grundproben derartige Organismen zu finden, sind bisher erfolglos geblieben. Dagegen war es bei einem Aufenthalt in Neapel leicht, sich von dem häufigen Vorkommen mindestens einer farblosen marinen Nitzschia zu überzeugen.

Nitzschia putrida.

Die gefundene farblose Nitzschia wechselte in ihrer Grösse von 26–53 μ : 3 μ ; die meisten Individuen zeigten eine Länge von ca. 45 μ , also der oberen Grenze etwas näher als der unteren. Der Kern befand sich in der centralen Plasmaansammlung. Der wandständige Plasmabelag war sehr dünn, nur an den Polen ein wenig stärker. (Fig. 9, 10.) Grössere und kleinere fettähnliche Tropfen fanden sich reichlich vertheilt. Zarte Plasmafäden wurden hin und wieder quer durch den Zellraum ausgespannt gesehen. Die Individuen waren sämtlich vollkommen ungefärbt, meist lebhaft „speckglänzend“. Alle Individuen waren lebhaft beweglich. Nach meiner Ueberzeugung handelt es sich um ein und dieselbe Form, welche Provazek, Benecke (*Nitzschia putrida*) und ich vor uns hatten, die Grössenunterschiede unserer Angaben von 26 μ —100 μ gehen nicht über das durch Auxosporenbildung ausgleichbare Maass hinaus. Die Form wäre also wohl als *Nitzschia putrida* (F. Cohn) Benecke. zu bezeichnen.

In Neapel fand ich diese Art zunächst auf dem Sandfilter, welches das im botanischen Neubau circulirende Meerwasser passiren muss. Nach den Angaben von Herrn Professor P. Mayer, der die Freund-

1) S. Provazek, *Synedra hyalina*, eine apochlorotische Bacillarie. Oesterr. botan. Zeitschrift, 1900, Nr. 3.

2) W. Benecke, Ueber farblose Diatomeen der Kieler Förhede. Pringsheim's Jahrb. f. w. B. 35. 536 ff. 1900.

der in der Natur am häufigsten vertretene Fall sein, der ja in sich unzählige Abstufungen birgt. Die ausschliessliche Heterotrophie wird einmal bei völliger Entfärbung der Chromatophoren auch am Licht, sonst vielleicht bei Formen zu finden sein, die im tiefen Schlamm verborgen den Lichtstrahlen unzugänglich sind, und in solchen Arten haben wir den Uebergang zu suchen, der von den facultativen zu den obligatorischen Saprophyten unter den Diatomeen, den „chromatophorenlosen“ Formen, hinüberleitet.

Die schon einmal kurz erwähnten Veröffentlichungen von Provazek¹⁾ und Benecke²⁾ legten es nahe, nach dem Vorkommen völlig farbloser Formen des Süsswassers zu suchen. Meine oft wiederholten Versuche, in Grundproben derartige Organismen zu finden, sind bisher erfolglos geblieben. Dagegen war es bei einem Aufenthalt in Neapel leicht, sich von dem häufigen Vorkommen mindestens einer farblosen marinen Nitzschia zu überzeugen.

Nitzschia putrida.

Die gefundene farblose Nitzschia wechselte in ihrer Grösse von 26–53 μ : 3 μ ; die meisten Individuen zeigten eine Länge von ca. 45 μ , also der oberen Grenze etwas näher als der unteren. Der Kern befand sich in der centralen Plasmaansammlung. Der wandständige Plasmabelag war sehr dünn, nur an den Polen ein wenig stärker. (Fig. 9, 10.) Grössere und kleinere fettähnliche Tropfen fanden sich reichlich vertheilt. Zarte Plasmafäden wurden hin und wieder quer durch den Zellraum ausgespannt gesehen. Die Individuen waren sämtlich vollkommen ungefärbt, meist lebhaft „speckglänzend“. Alle Individuen waren lebhaft beweglich. Nach meiner Ueberzeugung handelt es sich um ein und dieselbe Form, welche Provazek, Benecke (*Nitzschia putrida*) und ich vor uns hatten, die Grössenunterschiede unserer Angaben von 26 μ —100 μ gehen nicht über das durch Auxosporenbildung ausgleichbare Maass hinaus. Die Form wäre also wohl als *Nitzschia putrida* (F. Cohn) Benecke. zu bezeichnen.

In Neapel fand ich diese Art zunächst auf dem Sandfilter, welches das im botanischen Neubau circulirende Meerwasser passiren muss. Nach den Angaben von Herrn Professor P. Mayer, der die Freund-

1) S. Provazek, *Synedra hyalina*, eine apochlorotische Bacillarie. Oesterr. botan. Zeitschrift, 1900, Nr. 3.

2) W. Benecke, Ueber farblose Diatomeen der Kieler Förhede. Pringsheim's Jahrb. f. w. B. 35. 536 ff. 1900.

lichkeit hatte, mich auf diesen Fundort aufmerksam zu machen, befand sich das Filter seit sechs Monaten in Gebrauch. Die farblosen Individuen waren reichlich vorhanden; sie würden wohl mit steigender Temperatur — der März und Anfang April 1901 waren recht kühl in Neapel — eine erhebliche Zunahme erfahren haben.

Aus dem „Porto“ eingeholter Schlickgrund wies dieselbe *Nitzschia putrida* ebenfalls ziemlich häufig auf. Dagegen war sie in dem von der „Mergellina“ stammenden Schlick nicht aufzufinden. Ich bezweifle jedoch nicht, dass zu wärmerer Jahreszeit das Vorkommen ein ganz allgemeines sein wird.

Endlich hatte noch Herr Dr. M i e h e die Freundlichkeit, mich auf *Nitophyllum*-Exemplare aufmerksam zu machen, die durch parasitische Eindringlinge verletzt waren und an diesen in langsame Fäulniss übergehenden Stellen von derselben *Nitzschia putrida* umschwärmt wurden. Auch die Angabe von Klebs¹⁾ über farblose an faulenden Algen in Neapel beobachtete Diatomeen dürfte sich auf dieselbe Form beziehen.

In vereinzelt Individuen bemerkte ich unter den übrigen Exemplaren eine etwas abweichend geformte *Nitzschia*, deren Schalenriss an die Unterabtheilung *Hantzschia* erinnern, doch befanden sich die beiden Raphen in normaler Orientirung. Da erst genauere Untersuchungen, die bei dem spärlichen Material nicht möglich waren, feststellen könnten, ob nur etwas abweichende Exemplare von *Nitzschia putrida* vorliegen, oder eine zweite saprophytische Form von derselben Grösse, so mag dieser Hinweis und die Fig. 11 und 12, welche die Form zeigen, genügen.

Meine Hauptabsicht bei Untersuchung der farblosen *Nitzschia putrida* war gewesen, zu sehen, ob nicht unter gewissen Culturbedingungen Chromatophorenreste zum Vorschein kommen würden. Die Individuen wurden zu dem Zwecke in Objectträgerculturen im Hängetropfen isolirt, in reines Meerwasser oder in sehr verdünnte oder schliesslich in stärkere Nährlösungen verschiedener organischer Stoffe gebracht.

In reinem Meerwasser gingen die Individuen stets bereits innerhalb 24 Stunden zu Grunde. Dagegen hielten sie sich auch in schwächeren Nährlösungen, die Traubenzucker, Asparagin, Glycocoll, Pepton, Glycerin enthielten, im Licht wie im Dunkeln ganz gut und zeigten mehr oder weniger lebhaftere Vermehrung. Bei der ausserordentlichen Lebhaftigkeit

1) G. Klebs, Einige Bemerkungen zu „Schmitz's Beiträge zur Kenntniss der Chromatophoren“. Bot. Ztg. 1884 pag. 572.

und der geringen Auffälligkeit der Objecte waren die Zählculturen hier nicht sehr lange durchführbar. Jedenfalls gelang es mir aber in keinem Falle, irgend eine Andeutung über das Vorhandensein von Chromatophoren oder Leukoplasten zu finden. Dichtere Plasmaklumpchen, die ich bisweilen durch Eosinfärbung in der centralen Plasmamasse beiderseits des Kernes nachweisen und zunächst für Chromatophorenreste halten konnte, waren durchaus nicht regelmässig zu sehen. In Fig. 9 und 10 habe ich solche dichtere, resp. stärker tingirte Körperchen angedeutet, doch fand ich dergleichen bald nur auf einer Seite und sehr oft liess sich gar nichts von ihnen erkennen. So konnte ich keine Anhaltspunkte finden dafür, dass Gebilde, die mit Sicherheit Chromatophorenreste darstellen, regelmässig in den Zellen der *Nitzschia putrida* vorkommen. Ich muss demnach Provazek und Benecke zustimmen, die mit mehr oder minder grosser Entschiedenheit die *Nitzschia putrida* als chromatophorenlos bezeichnen.

Die hier folgenden Resultate (Tab. VI) der Zählculturen von *Nitzschia putrida* sind in mancher Beziehung interessant, sie zeigen eine sehr bedeutende Vermehrungsintensität. Zum Vergleiche gebe ich auch die Zahlen von zwei Chromatophoren führenden marinen Diatomeen, von denen die eine, *Nitzschia Closterium* (Tab. VII), sich als facultativ saprophytisch erwies und dabei alle früher für *Nitzschia palea* aufgeführten Merkmale zeigte. Die andere aber, *Nitzschia dubia* (Tab. VIII), widerstand allen Versuchen, sie zu heterotropher Ernährung zu bewegen; die in Tab. VIII in den Dunkelculturen unter c_4 , c_5 , d_4 angeführten Theilungen fallen ausnahmslos auf die ersten 24 Stunden und bringen nur eine bereits angelegte, wenn auch mikroskopisch nicht bemerkbar gewesene Theilung zum Abschluss, können also nicht als Zeichen von Vermehrung bei heterotropher Ernährung verwerthet werden.

In den hier wiedergegebenen Beobachtungen sind die Beweise geliefert, dass gewisse Diatomeenarten sich rein heterotroph oder saprophytisch ernähren lassen, dass sehr zahlreiche Arten eine in verschiedenem Grade abgestufte mixotrophe, wieder andere lediglich rein autotrophe Ernährungsweise besitzen. Es wird die Aufgabe eines zweiten Theiles dieser Untersuchungen sein, zu zeigen, ob die Auxosporenbildung einer gegebenen Art durch die jeweils autotrophe, mixotrophe oder heterotrophe Ernährungsweise beeinflusst werden kann, oder ob die bei der Bildung der neueren grösseren Generation sich abspielenden Vorgänge unabhängig von der Ernährung stets gleichartig verlaufen.

Tabelle VI. — *Nitzschia putrida*. Neapel.

Datum	1,5 ccm Asparag. 2 ⁰ / ₁₀ 0,5 ccm Zucker 2 ⁰ / ₁₀ 48 ccm Meerwasser			Datum	1 ccm Asparag. 2 ⁰ / ₁₀ 49 ccm Meerwasser			Datum	1 ccm Asparag. 2 ⁰ / ₁₀ 1 ccm Zucker 2 ⁰ / ₁₀ 48 ccm Meerwasser		
	1	2	3		4	5	6		7	8	9
24./3.	3	5	4	12./4.	2	2	2	12./4.	1	2	4
25./3.	6	10	7	13./4.	5	4	3	13./4.	4	4	6
26./3.	12	25	14	14./4.	14	7	5	14./4.	10	15	14
27./3.	27	s. viele	28								
28./3.	s. viele		s. viele								

Tabelle VII. — *Nitzschia Closterium*. Neapel.

Nährlösung: 1 Glycocoll 1⁰/₁₀,
1 Zucker 2⁰/₁₀,
48 Meerwasser.

Dat.	be- licht.	dunkel						In reinem Meerwasser:							
		Cl ₁	Cl ₂	Cl ₃	Cl ₄	Cl ₅	Cl ₆	Cl ₇	belichtet			dunkel			
		Cl ₁	Cl ₂	Cl ₃	Cl ₄	Cl ₅	Cl ₆	Cl ₇	Cl _a	Cl _b	Cl _c	Dat.	Cl _d	Cl _e	Cl _f
26./3.	9														
27./3.	16	11	7	11	2	6	3	10	3	4	1./4.	1	6	2	
28./3.	31	13	9	13	2	7	5	12	3	5	2./4.	1	6	2	
29./3.	70	30	18	27	5	17	6	15	3	12	3./4.	1	6	2	
30./3.								45	6	25	4./4.	1	6	2	

Tabelle VIII. — *Nitzschia dubia*. Neapel.

Nährlösung: 1 Zucker 2⁰/₁₀
1 Glycocoll 1⁰/₁₀
48 Meerwasser

Datum	a) belichtet in Nährlösung					b) belichtet in Meerwasser					
	a ₂	a ₃	a ₄	a ₅	a ₆	b ₁	b ₂	b ₃	b ₄	b ₅	b ₆
2./4.	1	1	4	3	11	1	2	1	7	1	6
3./4.	4	2	9	6	20	2	4	2	11	2	13
4./4.	15	4	22	16	48	4	12	8	20	4	28
5./4.	18	8	26	23	70	8	30	25	33	4	51

Dunkelculturen.

Datum	c) mit Nährlösung						d) in Meerwasser				
	c ₁	c ₂	c ₃	c ₄	c ₅	c ₆	d ₁	d ₂	d ₃	d ₄	d ₅
2./4.	2	1	2	3	7	3	5	1	3	6	2
3./4.	2	1	2	4	8	3	5	1	3	7	2
4./4.	2	1	—	4	8	—	5	1	3	7	2
5./4.	2	1	—	4	8	—	5	1	3	7	2

Die Vermehrungsgeschwindigkeit der Diatomeen.

Unsere Kenntnisse über den Maassstab, in welchem die Vermehrung einzelliger Pflanzen erfolgt, sind sehr gering. Es wird ja auch, je nachdem es sich um grosse oder kleine Zellen handelt, für die Theilung eine ganz verschiedene Menge organischer Masse, eine verschieden grosse, der Theilung vorhergehende Assimilationsarbeit erforderlich sein, so dass die Vermehrungsgeschwindigkeit im Allgemeinen mit der zunehmenden Zellengrösse abnehmen muss, falls die Verhältnisse sonst vergleichbar bleiben. So wird sich die grosse *Nitzschia sigmoëda* voraussichtlich langsamer theilen als unsere *Nitzschia palea*, obwohl die grossen Chromatophoren der ersteren natürlich auch eine ganz andere Arbeitsleistung zeigen können, als die kleinen der letzteren. Immerhin schien es mir der Mühe werth, die genauen Daten der vorher gegebenen Tabellen einer eingehenderen Beachtung zu unterziehen.

Genauere Berechnungen der Vermehrung sind bisher nur für Peridineen von Hensen¹⁾ vorgenommen worden, der auf Grund der Beobachtungen von Apstein die „Fruchtbarkeit des Wassers“ festzustellen versuchte. Hensen²⁾ kommt zu dem Resultate: „Wenn man davon ausgeht, dass die Vermehrung der Peridineen durch Theilung hauptsächlich wegen der Zehrung durch die Thiere geringer erscheinen muss, als sie in Wirklichkeit ist, so kann man ein ange näheres Maass für die wirkliche, d. h. die ohne Zehrung stattfindende Vermehrung berechnen. Die wirklichen Zuwachsprocente müssen nothwendig grösser sein als die grössten gefundenen Procente oder Vermehrungsfüsse. Die Zufälligkeiten spielen aber bei den in den Tabellen vorliegenden Zählungen noch eine zu sehr störende Rolle, als dass man sich auf den bis jetzt vorliegenden höchsten Befund: Zuwachsfuss = 1,28, also 28 Tagesprocent, verlassen dürfte. Ich habe daher . . . die zehn grössten Vermehrungsfüsse zusammengestellt. Aus ihnen ergibt sich ein Mittel von nahe 1,15, das sicher nicht zu gross sein wird. Der wirkliche Vermehrungszinsfuss wird also grösser sein. Ich möchte ihn zu 1,2 annehmen, um sicher nicht zu hoch zu greifen. . . . Dieser Vermehrungsfuss sagt also aus, dass jede Zelle sich nach fünf Tagen durchschnittlich getheilt hat. Directe

1) V. Hensen und C. Apstein, Die Nordsee-Expedition 1895 des Deutschen Seefischereivereins. Ueber die Eimenge der im Winter laichenden Fische. Cap. VI. Ueber die Fruchtbarkeit des Wassers. Wissenschaft. Meeresuntersuchungen. Neue Folge II. 2. Kiel und Leipzig 1897. pag. 79 ff.

2) l. c. pag. 84.

Beobachtungen über die Dauer solcher Theilungsperioden habe ich in der Litteratur nicht finden können.“

Bei einer Culturserie von *Sceletonema costatum*¹⁾ erlaubten gewisse Eigenthümlichkeiten der Zellen die Vermehrungszahl zu ermitteln und ich erhielt eine fast genaue Bestätigung der von Hensen berechneten Zahlen, nämlich eine Vermehrung von 1 auf 2,5 in 6×24 Stunden für normale Verhältnisse.

Um die Zählculturen hier berücksichtigen zu können, habe ich nach der von Hensen angegebenen Formel den Vermehrungsfuss pro Tag berechnet. Die Formel lautet $\frac{\log C - \log A}{n} = \log w$, wobei A das eingezahlte Capital, also die in die betreffende Cultur eingepflichte festgestellte Individuenanzahl, C die Endsumme, n die Zahl der Versuchstage, w endlich den gesuchten Zinsfuss = Vermehrungsfuss bedeutet.

Dabei sind die Versuchstage stets voll in Rechnung gebracht, wenn auch in den letzten Tagen etwa eine weitere Vermehrung nicht erfolgt ist, so dass der Vermehrungsfuss bisweilen in der Rechnung kleiner, niemals aber grösser ausgefallen sein wird, als der Wirklichkeit entspricht.

Die Ergebnisse der so berechneten Tabellen nebst den zur Beurtheilung notwendigen jeweiligen Versuchsbedingungen folgen hier. Die Dunkelculturen sind durch stärkeren Druck kenntlich gemacht. Tab. I, II, IV, V *Nitzschia palea*.

Tab. I cf. pag. 416. Nährlösung a resp. ab. Dauer 4 resp. 3 Tage.

$a_1 : 1,26.$ $a_2 : 1,197.$ $a_3 : 1,095.$

$ab_1 : 1,58.$ $ab_2 : 1,29.$ $ab_3 : 1,225.$

Tab. II cf. pag. 416. Glycerin 1% | 1 6 7 8 = 4 Tage,
6—8. Knoop | 2 3 4 5 = 13 Tage.

1. : 1,44. 2. : 1,225. 3. : 1,257. 4. : 1,018. 5. : 1,02.

6. : 1,289. 7. : 1,91. 8. : 1,357.

Tab. III cf. pag. 417. *Navicula perpusilla* 1 sechs Tage,

Nährlösung a. 2 zehn Tage,

1. : 1,185. 2. : 1,279. 3. : 1,165. 3 sieben Tage,

4 acht Tage,

4. : 1,17. 5. : 1,36. 6. : 1,214. 7. : 1,108. 5—7 sieben Tage.

1) G. Karsten, Die Formänderungen von *Sceletonema costatum* (Grev.) Grun. und ihre Abhängigkeit von äusseren Factoren. *Wissensch. Meeresuntersuchungen* III, 2. pag. 12. 1898.

- Tab. IV cf. pag. 417. *Nitzschia* aus Nährlösung a
 K₁: 1,078. K₂: 1,205. in Knoop 1% gebracht = K.
 K₃: 1,084. ebenso in Glycerin 2% = G.
 G₁: 1,158 u. 1,247. K₁ 25 Tage, K₂ 8 Tage, K₃ 4 Tage.
 G₂: 1,097 u. 1,399. G₁—G₃ 16 Tage, dann Glycerin 2% erneuert
 G₃: 1,047 u. 1,246. und weitere 7 Tage.
 Tab. V cf. pag. 420. Glycerin 2%. f₁ 18 Tage,
 f₂ (ab 27./1.) 14 Tage.
 f₁: 1,147. f₂: 1,173.
Nitzschia putrida.
 Tab. VI cf. pag. 428. 1. 2. 3. 7. 8. 9. Asparagin + Zucker.
 4. 5. 6. Asparagin. Drei Tage (1. 3. vier Tage).
 1.: 2,08. 2.: 2,236. 3.: 1,913. 4.: 2,646. 5.: 1,87. 6.: 1,58.
 7.: 3,162. 8.: 2,739. 9.: 1,87.
 Tab. VII. cf. pag. 428. *Nitzschia Closterium*. 4 Tage.
 Cl₁—Cl₇ Glycocoll + Zucker. Cl_a—Cl_c Meerwasser.
 Cl₁: 1,98. Cl₂: 1,65. Cl₃: 1,60. Cl₄: 1,566. Cl₅: 1,58. Cl₆: 1,68.
 Cl₇: 1,414. Cl_a: 1,65. Cl_b: 1,26. Cl_c: 1,842.
 Tab. VIII cf. pag. 428. *Nitzschia dubia*. 4 Tage.
 a Zucker + Glycocoll. b Meerwasser.
 a₂: 2,62. a₃: 2,00. a₄: 1,866. a₅: 1,97. a₆: 1,85.
 b₁: 2,00. b₂: 2,466. b₃: 2,924. b₄: 1,689. b₅: 1,587. b₆: 2,04.
 c: Dunkelculturen in derselben Nährlösung wie a ergaben keine
 Vermehrung.

Bei aufmerksamer Durchsicht der Zahlen fällt es auf, dass kurze (3—4tägige) Culturen höhere Vermehrungsfüsse aufweisen als länger dauernde. Ein Vergleich z. B. der Zahlen in Tab. IV G₁—G₃ legt es nahe, den bald in dem kleinen Culturettropfen fühlbar werdenden Mangel an Nährsalzen dafür verantwortlich zu machen. Darauf weisen ja auch schon die anfänglichen und mittleren Zahlen der Tabellen z. B. II 2. 3. den Schlusszahlen gegenüber hin. Somit werden wir im Allgemeinen den nicht zu lange fortgesetzten Culturen am meisten Zutrauen entgegenbringen müssen. Um die zufälligen auf individuelle Eigenthümlichkeiten zurückzuführenden Schwankungen auszugleichen, nehme ich im Folgenden stets den mittleren Werth der unter gleichen Bedingungen angestellten Culturen als Ausgangspunkt. Beschränken wir uns zunächst auf die Frage, wie stellt sich der Vermehrungsfuss von Individuen, die ohne organischen Nahrungszusatz sich nur mittels ihrer Assimilationsarbeit vermehren konnten, so erhalten wir aus Tab. II 6—8 für *Nitzschia palea* den Werth 1,5, für *Nitzschia*

Closterium aus Tab. VII Cl_a — Cl_c : **1,55**, und für Nitzschia dubia aus Tab. VIII b₁ — b₆ : **2,117**.

Die Werthe für belichtete Culturen mit Zusatz organischer Stoffe, deren Verarbeitung nach den vorhergehenden Ausführungen sehr wahrscheinlich ist, sind — vielleicht nur zufällig — durchweg etwas niedriger ausgefallen; nämlich für Nitzschia palea **1,37** nach Tab. I a₁ ab₁ und ab₂, **1,30** für Glycerin 1% nach Tab. II 1—3. Der für Tab. V heraus kommende Vermehrungsfuss von **1,16** in Glycerin 2% ist bei der langen Culturzeit (18 u. 14 Tage) kaum direct vergleichbar, und es muss hierbei darauf hingewiesen werden, dass auch in Tab. II die 4tägige Cultur 1 einen erheblich höheren Vermehrungsfuss **1,44** aufweist als die zur Bildung der Mittelsumme mit herangezogenen Culturen 2 u. 3 von 13tägiger Dauer: **1,225** u. **1,257**.

Für Nitzschia dubia ist ebenfalls ein Unterschied zu Gunsten der ohne organischen Zuschuss angesetzten Individuen vorhanden, denn wir erhalten für Tabelle VIII a den Durchschnitt **2,06**. Nur Nitzschia Closterium zeigt bei Zufügung organischer Stoffe eine beschleunigte Vermehrung, da wir nach Tabelle VII Cl₁ hier den Vermehrungsfuss **1,98** finden, den die Form sonst nicht erreicht; leider ist nur eine derartige Cultur erhalten worden.

Bei Vergleichung der Dunkelculturen zieht dieselbe Form die Aufmerksamkeit auf sich, denn der lediglich auf Kosten organischer Stoffe erreichte Vermehrungsfuss übertrifft den auf Kosten der Assimilation allein erreichten Stand um ein Geringes; wir erhalten **1,582** nach Tabelle VII Cl₂ — Cl₇.

Fast genau die gleiche Vermehrung für Assimilation bei organischer Stoffzufuhr und im Dunkeln erzielt Navicula perpusilla, welche für den ersteren Fall den Vermehrungsfuss **1,209**, für den letzteren dagegen **1,21** aufweist, wie Tabelle III ergibt.

Sehr viel geringer dagegen ist die lediglich auf Kosten organischer Nahrung im Dunkeln zu erreichende Vermehrung für Nitzschia palea, welche nur **1,172**, ja bei Glycerinernährung nur **1,019** zu leisten vermag.

Einen an die Vermehrung der Bacterien erinnernden Vermehrungsfuss dagegen besitzt die den Bacterien auch in der Lebensweise ähnelnde Nitzschia putrida, welche den Durchschnitt **2,233** erreicht, ja, als höchste nachgewiesene Zahl in einem Falle, **3,162** aufweisen kann. —

Ueberblicken wir die in diesem Capitel zusammengestellten Zahlen, so geht daraus hervor, dass die verschiedenen Formen auf Zuführung organischer Nährstoffe ausserordentlich verschiedenartig antworten.

Gewiss würde man bei weiterer Umschau Formen finden können, die zu einer grösseren Vermehrung zu bringen wären. Wenn wir uns nicht auf die Diatomeen beschränken, so ist in der *Euglena gracilis* z. B. bereits ein Organismus bekannt, der bei mixotropher Lebensweise seine günstigsten Existenzbedingungen und seine grösste Vermehrung erfährt.¹⁾ Organismen mit derartigen Lebensbedingungen müssen es sein, welche die an Jauchezuflüssen reichen Dorfteiche zu den günstigsten Karpfenteichen²⁾ machen.

Die vorher erwähnte, von Hensen beobachtete Zahl 1,2 für den Vermehrungsfuss der Peridineen wird von den Ergebnissen meiner Zählculturen vielfach erheblich übertroffen. Wenn wir anderseits aber in Betracht ziehen, dass für die Versuche natürlich nur schnell sich vermehrende Formen ausgesucht wurden, dass alle langsam wachsenden Formen vernachlässigt sind, so wird man die Zahl 1,2 als Vermehrungsfuss pro Tag für einen guten Mittelwerth der Vermehrung einzelliger Pflanzen halten dürfen.

B o n n, Juni 1901.

Figurenerklärung.

Alle Figuren sind mit Zeiss apochr. 2mm Oc. 8* gezeichnet. Vergrösserung 1000:1.

Fig. 1—8. *Nitzschia palea*.

- „ 1. In Theilung begriffenes Individuum von der Gürtelseite. Chromatophoren normal.
- „ 2. In Theilung begriffene Zelle in der Gürtelansicht nach dreiwöchentlichem Aufenthalt in einer belichteten 1 $\frac{1}{2}$ %-Glycerincultur.
- „ 3. Eine Zelle derselben Cultur in Schalenansicht am gleichen Tage aufgenommen.
- „ 4. Eine sich theilende Zelle von der Gürtelseite nach dreiwöchentlichem Aufenthalte in einer belichteten 2 $\frac{1}{2}$ %-Glycerincultur.
- „ 5 und 6. Individuen aus einer belichteten 1 $\frac{1}{2}$ %-Glycerincultur nach vierwöchentlichem Aufenthalte. 5 Gürtelseite. 6 Schalenansicht.
- „ 7 und 8. Individuen aus einer Cultur mit ziemlich starker Cellulosegährung nach zweiwöchentlichem Aufenthalte. 7 Gürtelseite. 8 Schalenansicht.
- „ 9 und 10. *Nitzschia putrida* in Schalen- und Gürtelansicht.
- „ 11 und 12. *Nitzschia putrida* an spec. nov.? in Schalen- und Gürtelansicht.

1) cf. Zumstein l. c. pag. 180.

2) cf. K. Brandt, Ueber den Stoffwechsel im Meere. Kiel 1899. Rectoratsrede. Anmerkungen pag. 27. 28.

Gewiss würde man bei weiterer Umschau Formen finden können, die zu einer grösseren Vermehrung zu bringen wären. Wenn wir uns nicht auf die Diatomeen beschränken, so ist in der *Euglena gracilis* z. B. bereits ein Organismus bekannt, der bei mixotropher Lebensweise seine günstigsten Existenzbedingungen und seine grösste Vermehrung erfährt.¹⁾ Organismen mit derartigen Lebensbedingungen müssen es sein, welche die an Jauchezuflüssen reichen Dorfteiche zu den günstigsten Karpfenteichen²⁾ machen.

Die vorher erwähnte, von Hensen beobachtete Zahl 1,2 für den Vermehrungsfuss der Peridineen wird von den Ergebnissen meiner Zählculturen vielfach erheblich übertroffen. Wenn wir anderseits aber in Betracht ziehen, dass für die Versuche natürlich nur schnell sich vermehrende Formen ausgesucht wurden, dass alle langsam wachsenden Formen vernachlässigt sind, so wird man die Zahl 1,2 als Vermehrungsfuss pro Tag für einen guten Mittelwerth der Vermehrung einzelliger Pflanzen halten dürfen.

B o n n, Juni 1901.

Figurenerklärung.

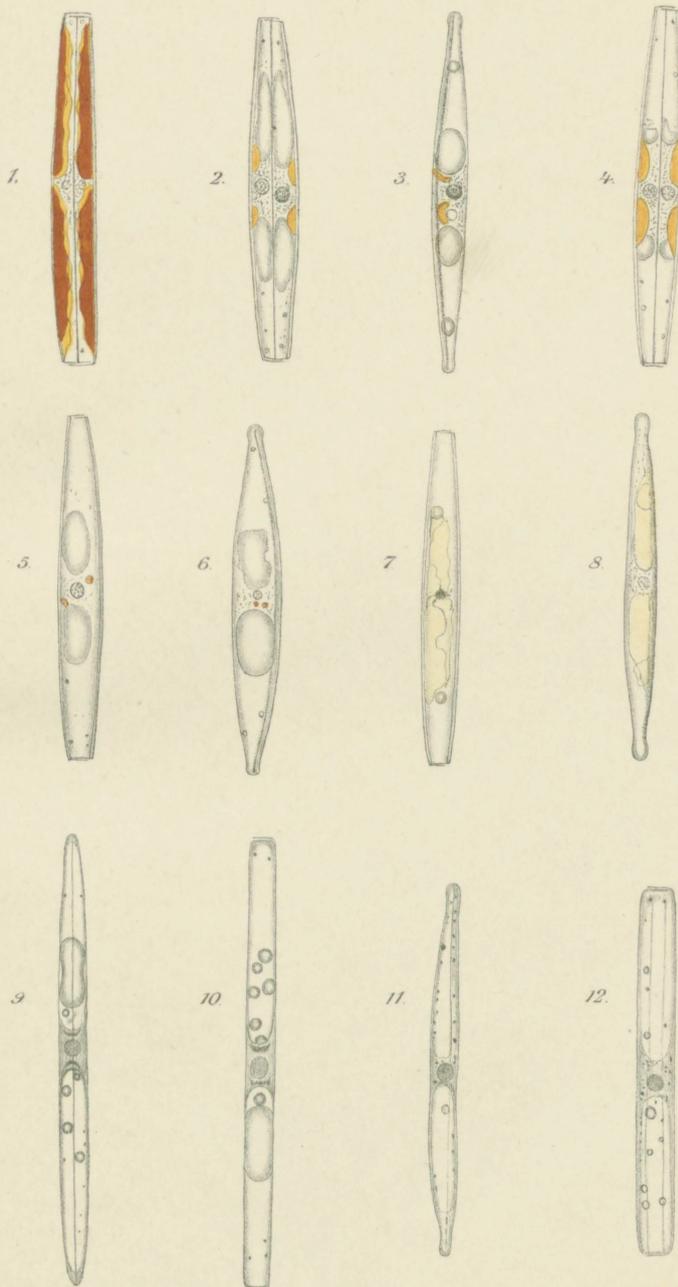
Alle Figuren sind mit Zeiss apochr. 2mm Oc. 8* gezeichnet. Vergrößerung 1000:1.

Fig. 1—8. *Nitzschia palea*.

- „ 1. In Theilung begriffenes Individuum von der Gürtelseite. Chromatophoren normal.
- „ 2. In Theilung begriffene Zelle in der Gürtelansicht nach dreiwöchentlichem Aufenthalt in einer belichteten 1 $\frac{1}{2}$ %-Glycerincultur.
- „ 3. Eine Zelle derselben Cultur in Schalenansicht am gleichen Tage aufgenommen.
- „ 4. Eine sich theilende Zelle von der Gürtelseite nach dreiwöchentlichem Aufenthalte in einer belichteten 2 $\frac{1}{2}$ %-Glycerincultur.
- „ 5 und 6. Individuen aus einer belichteten 1 $\frac{1}{2}$ %-Glycerincultur nach vierwöchentlichem Aufenthalte. 5 Gürtelseite. 6 Schalenansicht.
- „ 7 und 8. Individuen aus einer Cultur mit ziemlich starker Cellulosegährung nach zweiwöchentlichem Aufenthalte. 7 Gürtelseite. 8 Schalenansicht.
- „ 9 und 10. *Nitzschia putrida* in Schalen- und Gürtelansicht.
- „ 11 und 12. *Nitzschia putrida* an spec. nov.? in Schalen- und Gürtelansicht.

1) cf. Zumstein l. c. pag. 180.

2) cf. K. Brandt, Ueber den Stoffwechsel im Meere. Kiel 1899. Rectoratsrede. Anmerkungen pag. 27. 28.



G. Karsten gez.

L. J. Thomas, Lith. Inst. Berlin, S. 53

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [89](#)

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

Artikel/Article: [Ueber farblose Diatomeen. 404-433](#)