

sich erst beim weiteren Wachstum „entfalten“ und glätten. Es scheint, daß in Wirklichkeit das Bild queringelter Perizonien auf sehr verschiedene Weise zustande kommen kann (vgl. *Nitzschia fonticola* und *Epithemia zebra*!).

Der äußerlich auffallendste Unterschied gegenüber den früher besprochenen Formen (mit Ausnahme der gewisse Annäherungen zeigenden *Achnanthes lanceolata*) ist die zu den Mutterzellen gekreuzte Lage der Auxosporen. Sie ist der sichtbare Ausdruck der isogamen Copulation, wodurch sich *Amphora* in biologischer Hinsicht bemerkenswert von den Formen unterscheidet, die Wander- und Ruhegameten ausbilden.

p) *Epithemia zebra* var. *saxonica*¹⁾.

Die Form fand sich in lebhafter Auxosporenbildung in einer von RUTNER auf Sumatra gesammelten Probe (R 1 c). Obwohl das Material in Formalin konserviert wurde, also einer eingehenden cytologischen Untersuchung nicht zugänglich ist, erscheint eine Mitteilung doch von Interesse, da es sich um eine zwei Gameten bildende isogame Form handelt, die durch ihre beträchtliche Größe (Länge bis 120 μ) wesentlich günstiger als *Amphora ovalis* var. *pediculus* ist.

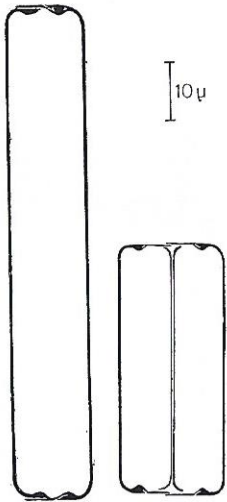


Fig. 114. *Epithemia zebra* var. *saxonica*. Gürtelan-sichten größer und kleiner, eben geteilter Zellen.

Der Schalenformwechsel bietet nichts neues: die Länge der Apicalachse nimmt am stärksten ab, die Längen der Transapical- und Pervalvarachse sinken entsprechend weniger. Die Verschmälerung des Schalenmantels und Gürtels läßt sich leicht beobachten (Fig. 114). Auffallend ist, daß mitunter kürzere Schalen absolut breiter als längere sind (Fig. 116 l). Vielleicht beruht dies auf ähnlichen Vorgängen wie bei *Eunotia formica*, also auf einer Verlängerung der Apicalachse; vielleicht aber gehen die breiteren Schalen auf

Auxosporen mit von Anfang an breiteren Schalen zurück. Eine Ent-scheidung ist ohne Kultur nicht möglich. Erwähnenswert ist das Verhalten der Raphe: der Teil, wo die beiden Raphenäste zusammenstoßen, bleibt während der Zellverkleinerung nahezu unverändert;

die allgemeine Verkleinerung erfolgt auf Kosten der geraden Endstücke.

Die Untersuchung der Auxosporenbildung erfolgte teils an in Formol liegendem Material ohne weitere Behandlung, teils wurde zur Sichtbarmachung der Copulationsgallerte mit Mucikarmin gefärbt; ein Teil des Materials wurde mit Parakarmin behandelt und in Kanadabalsam eingebettet. Außerdem wurden zum Studium der Verkieselung des Perizoniums Glühpräparate verfertigt, die zwecks vollständiger Entfernung aller organischen Reste mit Überschlorsäure behandelt wurden; die Einbettung erfolgte in Styrax.

Der allgemeine Ablauf stimmt mit den Angaben THWAITES', W. SMITHS und LÜDER'S sowie mit der Schilderung KLEBAHNS für *Rhopalodia* überein: zwei Mutterzellen legen sich aneinander, jede Zelle bildet zwei Gameten, die wechselseitig copulieren und zwei Auxosporen liefern, welche sich in Richtung der Copulation und senkrecht zur Apicalachse der Mutterzellen strecken.

Die Längen der Apicalachsen der Mutterzellen schwanken meist zwischen 30 und 40 μ ; seltener copulieren auch kleinere Zellen (Fig. 116 i). Die Partner weisen in der Regel beträchtliche Größenunterschiede auf. Das Aneinanderlegen erfolgt ausnahmslos mit den Ventralseiten (die Mittelpunkte liegen in gleicher Höhe, Fig. 115 a, 116 a), wobei als Befestigungsmittel eine zarte Gallerte dient, die sich besonders an den Polen zu mehr oder weniger mächtigen Schleimkappen entwickelt (Fig. 115 a). Diese Gallerte ist — wenigstens in Formolmaterial — nicht färbbar und läßt sich nur durch Tusche sichtbar machen. Dagegen färbt sich sehr intensiv eine andere Gallerte, die zu Beginn der Gametenbildung innerhalb der Schalen ausgeschieden wird (Fig. 115). Die Vorgänge sind — wie auch sonst — mit einer Kontraktion des Protoplasten verbunden, die bei *Epithemia* besonders weit geht: während die Schalen auseinandergleiten, bis sich die Ränder der Gürtelbänder eben noch berühren (Fig. 116 b), zieht sich der Protoplast zusammen und scheidet relativ stark lichtbrechende Gallerte aus. Die Kontraktion erfolgt in apicaler und transapicaler, nicht aber in peralvarer Richtung (Fig. 115 a, 116 a, b)¹⁾.

Vor Ablauf der Reduktionsteilung liegt so in jeder Mutterzelle ein flacher Plasmakörper, der von der Kante gesehen (Fig. 116 a) nahezu undurchsichtig erscheint, dagegen in der Flächenansicht um so deutlicher den Kern und von Schrumpfungshöfen umgebene Pyrenoide

¹⁾ Nach Bestimmung HUSTEDT'S.

¹⁾ Die Kontraktion ist keine künstliche Schrumpfung.

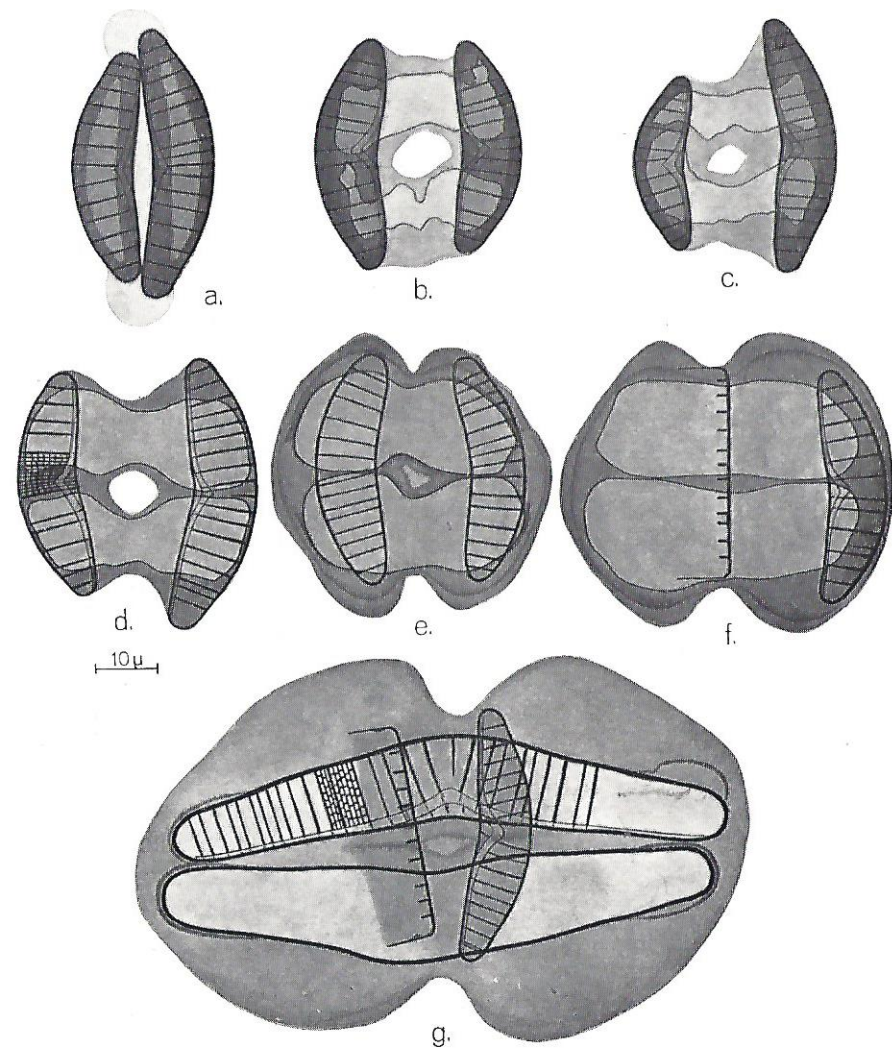


Fig. 115. *Epithemia zebra* var. *saxonica*. Halbschematische Darstellung des Verhaltens der Gallerte bei der Auxosporenbildung; Zellinhalt nicht eingezeichnet. a Copulationspaar unmittelbar vor der Gametenbildung: die Protoplasten kontrahiert, der Raum zwischen ihnen und den Schalen von stark färbbarer Gallerte erfüllt außerdem polare Gallertkappen; b—d Paare nach der Copulation: die Schalen werden durch die heranwachsenden Auxosporen auseinander getrieben; e, f spätere Stadien; g Auxosporen, welche die erste Schale ausgebildet haben (nur in der im Bild oberen Zelle gezeichnet). Formol, Mucikarmin (in a die sich nicht färbenden, nur durch Tusche sichtbar zu machenden Gallertkappen dazugezeichnet); die Schalenzeichnung ist nur teilweise wiedergegeben.

erkennen läßt (Fig. 116 b)¹⁾. Cytologische Details sind kaum erkennbar; immerhin läßt sich häufig ein wohl als Diakinese aufzufassendes Stadium beobachten (Fig. 116 b). Die Chromosomenzahl scheint sehr niedrig zu sein ($n = 4$ wie bei *Rhopalodia*?). Die erste Spindel (der heterotypischen Teilung) liegt wie bei einer vegetativen Teilung in pervalvarer Richtung, die Teilprodukte liegen dementsprechend wie die Tochterzellen einer gewöhnlichen Teilung nebeneinander. Es folgt hierauf der zweite Teilungsschritt der Kerne (Fig. 116 c), dessen Ergebnis je ein Gametenkern und ein degenerierender Kern ist (Fig. 116 d, e). Die erste Kernteilung ist somit bei *Epithemia* mit einer Zellteilung verbunden, die zweite Kernteilung spielt sich bereits im Gametenplasma ab²⁾.

Nach vollzogener Reduktionsteilung lagern sich die beiden Protoplasten (= Gameten) um, jedoch nicht so weitgehend wie bei *Amphora*, *Cymbella*, *Gomphonema* und anderen, wo sie sich um 90° drehen, sondern bleiben auf halbem Wege stecken (Fig. 116 d, e). Es sind dabei zwei Fälle möglich: entweder erfolgt die Umlagerung derart, daß die Gameten der Partnerzellen gegeneinander kreuzweise verschoben sind (Fig. 116 d, e), oder die Drehung erfolgt gleichsinnig, so daß sich je zwei Gameten der Partner decken (dieser schwer darstellbare Fall ist in der Figur nicht abgebildet). Das erste Verhalten ist weit häufiger; die Auszählung von 100 Paaren dieses Stadiums ergab das Verhältnis von 78:22 oder annähernd 4:1. Die Umlagerung erfolgt also nicht rein zufällig (im Verhältnis 1:1), sondern in gegenseitiger Abhängigkeit der Partner untereinander. Diese Feststellung ist von Bedeutung für das Verhalten der Formen, welche Wander- und Ruhegameten bilden: die Deutung der Beweglichkeit als Geschlechtsmerkmal hat die Annahme einer „einverständlichen“ Lagerung in einem Paar zur Voraussetzung (vgl. das bei *Gomphonema parvulum* Gesagte und den Allgemeinen Teil).

Die ersten Stadien der Copulation sind in dem Material nicht enthalten (wohl deshalb, weil es erst einige Stunden nach der Entnahme konserviert wurde). Es ist aber sicher, daß vor der Copulation keine vollkommene Gametenumlagerung wie in anderen Fällen eintritt: 1. ist die auf Fig. 116 d, e abgebildete Situation zu

¹⁾ Der Chromatophor läßt sich (infolge der mangelhaften Fixierung) nicht distinkt färben. Die graue Fläche der Fig. 116 stellt somit den ganzen Protoplasten dar. Nur in den fertiggestellten Auxosporen treten die Chromatophoren als solche in Erscheinung (Fig. 116 n).

²⁾ Bei *Rhopalodia* erfolgen nach KLEBAHN die beiden Teilungen in dem noch ungeteilten Protoplasten.

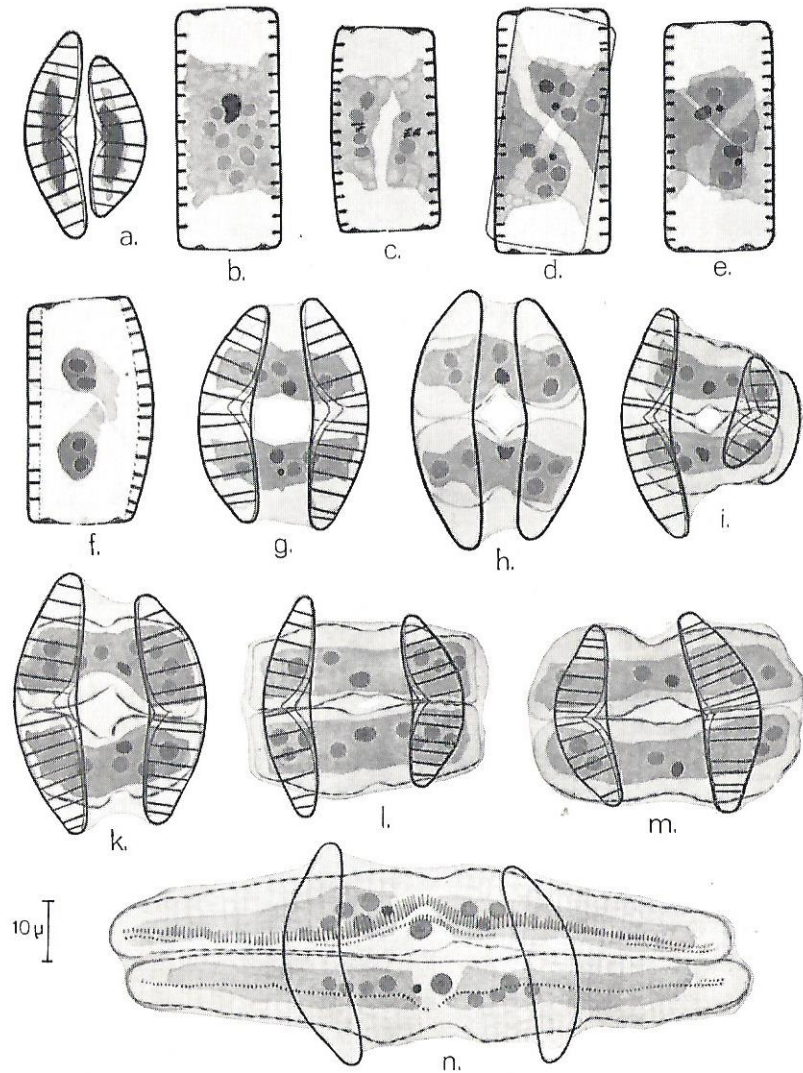


Fig. 116. *Epithemia zebra* var. *saxonica*. a Copulationspaar in Seitenansicht: Kontraktion des Inhalts vor der Gametenbildung (die helleren Stellen sind randständige Chromatophorenappen); b Zelle eines Paares in Gürtelansicht ungefähr im gleichen Stadium wie a, der Kern befindet sich wahrscheinlich in Diakinese; c wie b, aber späteres Stadium nach der ersten Teilung, die beiden Kerne in Meta- oder Anaphase der homöotypischen Teilung; d, e wie b und c, noch später: die Gameten umgelagert und copulationsbereit (es wurden die vier Gameten beider Zellen — die sich in verschiedenen Höhen befinden — dargestellt, in e wurde die zweite in (Fortsetzung der Erklärung am Fuß S. 163.)

häufig, um als bloßes Durchgangsstadium aufgefaßt werden zu können; 2. liegen nach eben vollzogener Copulation Lappen der Protoplasten an Stellen, wie sie der früher geschilderten Lage der Gameten entsprechen (Fig. 115, 116 d—f); 3. kann man beobachten, daß bereits die unverlagerten Gameten dort, wo sie in der Bildprojektion übereinanderfallen, sich gegeneinander vorwölben.

Der weitere Verlauf nach vollzogener Copulation scheint zu zeigen, daß wie bei *Rhopalodia gibba* Isogamie vorliegt (vgl. Fig. 116¹). Auch in den Fällen verschiedener Größen der Partner liegt der Verschmelzungskern genau in der Mitte zwischen den beiden Mutterzellen (Fig. 116 i).

Die heranwachsenden Auxosporen treiben unter reichlicher Gallertproduktion die Schalen allmählich auseinander. Zwischen den Auxosporen bleibt jedoch eine Lücke (Fig. 116 b—d, g—m); es bildet also gewissermaßen jedes Gametenpaar einen eigenen Copulations-schlauch bzw. -kanal (genau das gleiche ist bei *Rhopalodia* der Fall). Später wachsen die Auxosporen über die Schalen hinaus, wobei die Gallerte weiter an Mächtigkeit zunimmt (Fig. 115 e, f, 116 l, m). Schließlich ergibt sich das bekannte charakteristische Bild der zueinander parallelen, zu den in bestimmtem Abstand zurückgelassenen Schalen gekreuzten fertigen Auxosporen (Fig. 115 g).

Eigentümlich ist die Art des Wachstums und der Membranbildung der Auxosporen. Die jüngsten Stadien lassen allerdings infolge der ungünstigen optischen Verhältnisse im Innern der Mutterzellen wenig erkennen (Fig. 115 b, c, 116 g). Es scheint, daß noch keine feste Membran ausgebildet ist, sondern daß zunächst die früher gebildete Gallerte allein als Hülle dient. Auffallend sind oft sehr zarte Lamellen (Fig. 116 f, g), die nach ihrer relativ starken Lichtbrechung verkieselt zu sein scheinen; doch sind sie in Glührpräparaten nicht auffindbar. Später (Fig. 116 i und folgende) wird eine eigene Hülle der Auxosporen deutlich, die anfangs schwach licht-

Deckung liegende Zelle fortgelassen); f wie b—c, nach der Copulation: frühes Stadium, die den Gürtelseiten der Mutterzellen anliegenden Gametenteile sind noch nicht völlig eingezogen; g—m spätere Stadien in Seitenansicht; n ausgewachsene Auxosporen, welche eben die ersten Schalen ausbilden. — Von der Schalenzeichnung sind nur die Querrippen wiedergegeben; in g—m sind die Protoplasten stark geschrumpft; im Zellinhalt sind sichtbar: die von einem Schrumpfungshof umgebenen Pyrenoide, die fast homogen fixierten und mehr oder weniger deformierten Kerne, in d, e und g unten außerdem die degenerierenden, stark färbaren Kerne. Formol, Parakarmin, Kanadabalsam.

¹) Der strenge Beweis ließe sich nur durch Lebendbeobachtung erbringen.

brechend und nicht strukturiert ist, bald aber das typische Aussehen verkieselter Membranen annimmt und auch eine feine Struktur erkennen läßt; im optischen Schnitt wechseln ziemlich regelmäßig stärker und schwächer lichtbrechende Stellen miteinander ab, im Flächenbild zeigt sich eine schwer wahrnehmbare weite Querstreifung (Fig. 116i—m). Das allgemeine Aussehen gleicht dem von KLEBAHN an *Rhopalodia* und KARSTEN an verschiedenen anderen Formen geschilderten „quergeringelten“ oder „wellblechartigen“ Perizonien. In

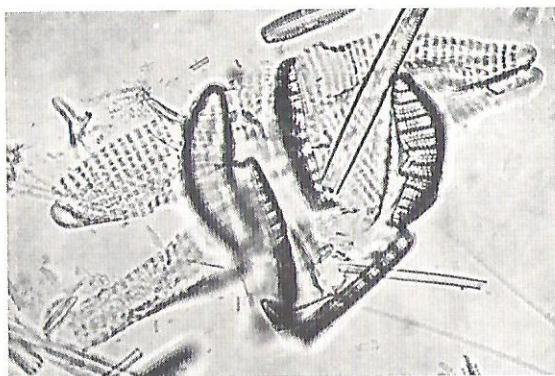


Fig. 117. *Epithemia zebra* var. *saxonica*. Perizonien zweier Auxosporen mit den anhaftenden Mutterschalen (außerdem eine zufällig dabeiliegende, nicht zur Copulationsgruppe gehörige Zelle). Man sieht den Gitterbau (im Bild dunkel die Zwischenräume, hell die Maschen), die massiv verkieselten Enden und die feine Querstreifung (links). Mit Überchlorsäure behandeltes Glühpräparat; Mikrophoto, REICHERT, Obj. 7 a, Planoc. 2, ca. 490 \times . Phot. RUTNER.

die Glühpräparate. Die Verkieselung ist allerdings sehr schwach, wie daraus ersichtlich ist, daß die ausgeglühten Perizonien zu einer unansehnlichen Haut zusammenfallen.

Das Wachstum der Auxosporen erfolgt offensichtlich an den Enden, deren Membran lange Zeit unverkieselt bleibt. Erst an den fertiggestellten Auxosporen verkieselt das Perizonium auch hier, und zwar in seiner Gänze, ohne eine Gitterstruktur auszubilden; es entsteht dadurch ein sehr bezeichnendes Aussehen (Fig. 117). Außer dem groben Gitter besitzt das Perizonium der ausgewachsenen Auxosporen noch eine sehr feine Querstreifung (Fig. 117 links). Die Abstände dieser Streifen entsprechen ungefähr den Abständen der Areolenreihen der Schalen, während die Abstände der Querbalken

Wirklichkeit handelt es sich nicht um eine Querringelung allein, sondern um ein Gitter; dies zeigt sehr deutlich die Betrachtung fertig ausgebildeter Auxosporen, deren Perizonium etwas stärker verkieselt ist (Fig. 116n, 117). Daß das Perizonium aber bereits frühzeitig (noch bevor die Auxosporen aus den Schalen auswachsen, Fig. 116i, k) tatsächlich verkieselt ist, beweisen

des Gitters annähernd mit den Abständen der Querrippen übereinstimmen. Im wesentlichen (abgesehen von den Längsverbindungen des Gitters) imitiert also das Perizonium den Bau der für die Art typischen Schalen. Das gleiche ist bei *Cocconeis* der Fall. Es scheint möglich, daß ähnliches auch bei anderen Formen vorkommt (sofern das Perizonium nicht überhaupt glatt ist), daß der feinere Bau bisher übersehen wurde. Die Angaben KARSTEN's über „wellblechartige“ Perizonien wären demnach zu revidieren.

Die fertiggestellten Auxosporen tragen an ihren Enden auffallende Membrankappen (Fig. 115g). Ihre Herkunft läßt sich nicht mit Sicherheit feststellen: in den jüngeren Stadien (wie z. B. Fig. 115f) sind sie nicht sichtbar. Es ist aber gewiß, daß sie nicht wie in vielen anderen Fällen die Membranreste der Zygote darstellen (vgl. auch *Amphora*).

Die Auxosporen sind derart angeordnet, daß sie bei gleichzeitiger Sichtbarkeit dem Beschauer die Schalenansicht zeigen (bei den Formen, die Wander- und Ruhegameten bilden, liegen die Auxosporen in Gürtelansicht). Sie kehren einander die Ventralseiten zu. Die Ausgestaltung der ersten Schalen läßt sich infolge der bedeutenden Größe gut verfolgen. Es zeigt sich, daß die Ausbildung der Zeichnung in der Umgebung der Raphe beginnt (Fig. 116n). Die feine Streifung, die zuerst sichtbar wird, entspricht den späteren Areolenreihen; sie breitet sich allmählich über die ganze Schale aus. Erst zum Schluß entstehen die kräftigen Querrippen.

Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß in manchen reifen Auxosporen außer dem Verschmelzungskern noch je ein kleiner, stark färbbarer Körper sichtbar ist, der anscheinend ein degenerierter Kern ist (Fig. 116n). Möglicherweise erfolgt in der Auxospore noch eine Kernteilung ohne Zellteilung, wie dies bei *Cymbella sumatrensis* der Fall ist. Da die Formolfixierung gerade die Kernstrukturen und die Mitosen stark mitgenommen hat, ist eine sichere Entscheidung ausgeschlossen.

g) *Denticula Vanheurckii*.

Die Auxosporenbildung dieser Gattung war bisher nicht bekannt. Sie sei hier kurz geschildert, soweit dies an dem mir zur Verfügung stehenden, wenig reichhaltigen, in Formol konservierten Material RUTNER's aus Sumatra (Probe R 1 a α) möglich ist. Bemerkenswerterweise ist der allgemeine Ablauf der gleiche wie bei *Epithemia* und *Rhopalodia*; es zeigt sich somit, daß diese Art der Auxosporen-