

AMAZONIANA	I	4	351—368	Kiel, Dez. 1968
------------	---	---	---------	-----------------

(Aus dem Max-Planck-Institut für Limnologie, Abt. Allgemeine Limnologie, Plön)

Zwei bemerkenswerte Nostocaceen aus Südamerika

Von G. H. SCHWABE

Aus einer Sammlung H. SIOLIS vom 22. 9. 1954 wird in unserem Labor in Plön seit 21. 4. 1959 (Ansatz der ersten Rohkultur) eine am Standort offenbar kräftig entfaltete Nostocacee kultiviert, die artrein seit 19. 1. 1960 unter der Nummer (0.23) als *Nostoc* sp. (*Stratonostoc*) in unsere Sammlung von Cyanophyten-Kulturen eingereiht ist. Die seit Frühjahr 1959 gesammelten Beobachtungen ergeben eine Reihe von bemerkenswerten Eigenarten, die eine nähere Darstellung der bisherigen Befunde rechtfertigen, zugleich aber eine definitive Einordnung des Fundes in das derzeitige Cyanophytensystem verbieten. Lediglich die Zuordnung zum Bautyp *Nostoc* kann hinreichend begründet werden.

Zum Fundort teilt H. SIOLI unter dem 22. 9. 1954 folgendes mit: an sinterverkrusteten Steinen und Moosrasen bei einer Quelle, die bei Formosa (W der Colônia da Mulata, bei Mte. Alegre) unmittelbar in den Igarapé da Mulata entwässert. Der Standort liegt in der Grenzzone des amazonischen Kalkvorkommens. Das Bett des zur Zeit der Sammlung abflußlosen Bachs (Bild 1), wird von reinen Kalkausscheidungen gebildet. Das in Resttümpeln stagnierende klare Wasser, das (wohl infolge Übersättigung) eine Kahlhaut gebildet hatte, wies morgens 8^h folgende Werte auf: $t = 24,2^\circ$, $\text{pH} = 7,8$; freie $\text{CO}_2 = 7,6 \text{ mg/l}$; $\text{O}_2 = 3,07 \text{ mg/l}$ (vgl. dazu Tab. 7 in H. SIOLI, Beiträge zur regionalen Limnologie V. — Arch. Hydrob. 59, (3) 311—350; 1963). —

Die zur Anlage von Rohkulturen benutzten lufttrockenen schwärzlichen Krusten bedeckten nur in unregelmäßigen Flecken von insgesamt wenigen cm^2 ein tuffartiges Kalkgestein, das offenbar oberhalb der derzeitigen Wasserlinie entnommen wurde und von dick verkrusteten Moosrasen besetzt ist. — In den Rohkulturen trat als häufiger Begleiter nur eine *Calothrix* sp. auf.

Von Anfang an fiel die Nostocacee dadurch auf, daß unter günstigen Wachsbedingungen stets große Mengen von Ho¹⁾ entstanden, die tHz entwickelten und in diesem Zustand das Bestandsbild derart beherrschten, daß ein *Cylindrospermum* vorgetäuscht wurde. Während jedoch in den ersten Monaten der Weiterkultur wenigstens im Mittelbereich des Bestands und besonders nach mehrwöchiger Entwicklung stets typisch nostocoide Formationen vorherrschten, verzögerten und verminderten sich diese in den folgenden Jahren stetig, so daß ab 1963 nur noch ausnahmsweise iHz und gestauchte Tr in einer gut wüchsigen Population auftreten, die sich sonst eindeutig als *Cylindrospermum* mit tHz an beiden Enden und ohne iHz und auch ohne D darstellt.

In der Vielfalt der Tr-Strukturen, die bei den Heterocysten vor allem durch die Anordnung der Hz und der D bestimmt sind, erscheint die vorliegende Art demnach an

¹⁾ Verzeichnis der Abkürzungen vgl. S. 368.



Abb. 1: Fundort (phot. H. Sioli)

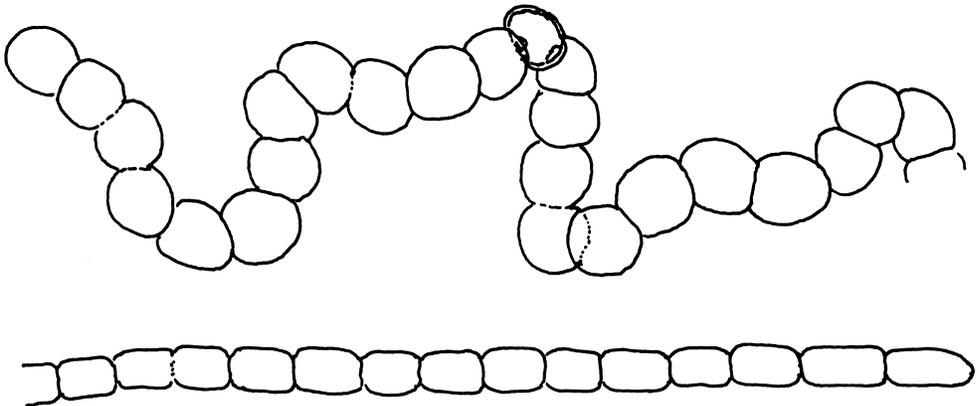


Abb. 2: Hormogonium und Tr-Typ 2 aus Agarkultur 12. 6. 59

- | | |
|---|---|
| <p>1. anabaenaähnliches Tr
und daraus erwachsende Tr ohne Hz</p> | <p>Oscillatoriaceae; Anfangsentwicklung vieler Nostocaceae, Scytonemataceae und Rivulariaceae, besonders in N-reichen Substraten</p> |
| <p>2. Tr ausschließlich mit tHz¹⁾
2.1: Tr jeweils nur eine tHz (= bHz)²⁾
2.1.1: Tr isodiametrisch
2.1.1.1: ohne D
2.1.1.2: mit präbasaler D; meistens in Einzahl, selten in Ketten von wenigen Exemplaren
2.1.1.3: mit präbasaler D und einer etwas kleineren tD (apikale D) am Hz-freien Tr-Ende³⁾
2.1.2: Tr am Gegenpol der tHz (= bHz) verjüngt, später häufig in ein Haar auslaufend
2.1.2.1: ohne D
2.1.2.2: mit präbasaler D
2.1.3: Tr am Gegenpol der tHz (= bHz) verdickt
2.1.3.1: apikale Verdickung erstreckt sich i.d.R. auf mehrere Zellen
2.1.3.1.1: ohne D
2.1.3.1.2: mit D, meist nicht eindeutig bestimmter Lage im Tr
2.1.3.2: nur die Apikalzelle selbst verdickt (tD)
2.1.4: Tr am Gegenpol der tHz (= bHz) verjüngt oder verdickt
2.2: Tr beiderseits mit tHz (bei Tr-Bruch entsteht Typ 2.1)
2.2.1: ohne D
2.2.2: mit präbasalen D; bei Tr-Bruch nicht von 2.1.1.2 zu unterscheiden
2.2.3: aus inaequalen Zellteilungen entstehende D stets paarig und mit Hz „alternerend“ (vgl. auch 4.2)</p> | <p>systematische Zugehörigkeit unsicher meistens <i>Cylindrospermum</i>, oft auch <i>Nostoc</i></p> <p><i>Cylindrospermum</i></p> <p>seltene Erscheinung bei <i>Cylindrospermum</i>, bisher nur ein Fund, der regelmäßig apikale D entwickeln kann⁴⁾</p> <p>die meisten Rivulariaceae
einige Rivulariaceae (z. B. <i>Gloeotrichia</i>)</p> <p>Scytonemataceae, Microchaetaceae, meistens unvollständig entwickelte Bestände, solange iHz fehlen
wie vorige, unter ungünstigen Standortbedingungen nicht voll entwickelt
Vorstufe von 2.1.1.3 (<i>Cylindrospermum</i>)</p> <p>Rivulariaceae, Scytonemataceae</p> <p>viele Nostocaceen (ausgenommen Aphanizomenon), Scytonemataceae
meistens nicht genau bestimmbare, unvollständige Entwicklungsstufen *
<i>Cylindrospermum</i></p> <p>Anabaenopsis</p> |
| <p>3. Tr ausschließlich mit iHz</p> | <p>Aphanizomenon, manche Anabaena- und Nodularia-Arten, niemals <i>Nostoc</i> oder <i>Cylindrospermum</i></p> |

¹⁾ Mit Bildung der ersten Hz endet das Ho-stadium und schwindet in der Regel bald auch dessen Eigenbeweglichkeit.

²⁾ Vgl. auch 2.2

³⁾ Dieser Bautyp kann durch vorzeitiges Abfallen einer tHz vorgetäuscht werden.

⁴⁾ Über ein aus dem Reliktwalde vom Fray Jorge (Limari, Chile) stammende Material mit diesem Merkmal wird im 2. Teil dieser Mitteilung berichtet.

3.1: ohne D	sichere Zuordnung höchstens bis zur Gattung möglich
3.2: regelhafte Lagebeziehung der D zueinander (einzeln oder in Ketten) und zu den Hz (anliegend oder alternierend)	systematische Bewertung dieser Merkmale generell nicht möglich; im Einzelfall bedeutsam (vgl. 4.3)
4. Tr mit tHz und iHz	die meisten Scytonemataceae, viele Nostocaceae, wenige Rivulariaceae
4.1: ohne D	viele Scytonemataceae, manche Rivulariaceae, unvollständig entwickelte Nostocaceae *
4.2: wie Hz werden auch D nach inaequaler Teilung meistens paarig angelegt und sind streng alternierend im Tr angeordnet. — Bei regelhaftem Bruch der Hz-Paare ergibt sich Bautyp 2.2.3	Anabaenopsis
4.3: regelhafte Lagebeziehung der D zueinander (einzeln oder in Ketten) und zu den Hz (anliegend oder alternierend)	systematische Bewertung dieser Merkmale generell nicht möglich; im Einzelfall bedeutsam (vgl. 3.2)

Tabelle 1: Schematische Übersicht der durch Heterozysten (Hz) und Dauerzellen (D) bestimmten Trichomgliederungen bei einreihigen Hormogonalen.

Unter den mit * bezeichneten Bautypen tritt die hier behandelte Nostoc-Art auf.

mehreren Stellen. Einen Überblick über diese Verhältnisse bietet Tab. 1. Danach ist, gemäß dem früher (SCHWABE 1964, 1967) erläuterten Systementwurf, die Zuordnung zum Bautyp Nostoc als der im Vergleich mit dem *Cylindrospermum*-Typ morphologisch reicheren Stufe erforderlich. — Schrittweise morphologische Verarmung, wie sie in diesem Falle im Laufe längerer Kultur festgestellt wurde, ist keine einmalige Erscheinung (vgl. 2. Teil dieser Mitteilung), sondern wurde auch in mehreren anderen Fällen beobachtet. Eine Rückführung des morphologisch stets ärmeren Kulturzustandes in den formenreicheren Ausgangszustand wurde bisher in keinem Falle beobachtet. In diese Richtung zielende Versuche werden fortgesetzt.

In der Lagerbildung sind gleichfalls alle Übergänge zwischen typisch nostocoiden und *cylindrospermum*artigen Formationen festzustellen, wobei die jüngeren bzw. peripheren Bestände stets dem zweiten Typ zugehören, der im Verlaufe der mehrjährigen Kultur zunehmend vorherrscht. Er ist gekennzeichnet durch zähschleimige Konsistenz bei flächenhafter, fast häutiger Ausbreitung mit fein gefranstem Außenrande (unregelmäßig strähnige Ho-Büschel). Wenigstens am Rande sind solche schleimig-häutigen Lager leicht vom Agrarsubstrat abhebbar, in das sie nicht verankert sind. Dagegen weisen nostocoiden Wuchsformen mehr gallertartige Beschaffenheit der flach höckerig aufgewölbten Bestände auf, die deutlich fester im Agrarsubstrat verankert sind.

Wüchsige junge Populationen sind stets blaugrün bis blaß blaugrün, homogen und gewöhnlich nicht bis sehr schwach gezont. Mehrfach wurden bei guter Wüchsigkeit jedoch auch scharf ausgeprägte, regelmäßige und etwa konzentrische Zonierungen des strahlig ausgebreiteten La beobachtet (Abb. 8). Die Ursachen dieser auffallenden Erscheinung sind bisher nicht geklärt. Schubweise Ho-Entwicklung kann dabei höch-

stens eine untergeordnete Rolle spielen. Derart bedingte Zonierungen sind i. d. R. viel weniger scharf und streng ausgebildet und weisen breitere Ringe auf. Nur lichtbedingt ist die Bildung sicher gleichfalls nicht, wie die Einflüsse chemischer Faktoren (unterschiedliche Nährlösungen) auf obiger Abb. 8 erkennen lassen. Andererseits ist die Beteiligung der Lichtverhältnisse nach den lagermorphologischen Eigenarten dieser Bestände wahrscheinlich, doch liegen dazu bisher keine näheren Daten vor. Solche auffallenden Zonierungen treten gelegentlich sowohl bei *Nostoc* wie bei *Cylindrospermum* auf, sind jedoch bei der letztgenannten Gattung wahrscheinlich häufiger.

Zur Färbung der Bestände ist vor allem dies zu bemerken: Die anfänglich glasisblaugrüne Tönung weicht verhältnismäßig früh, d. h. lange vor Erschöpfung des Substrats einem gleichförmig gedeckten Schmutziggrün. Als vorherrschende La-Farben. Nach einmonatiger Kultur wurden subjektiv (Biesalski, 1957) als vorherrschende La-Farben nach DIN 6164 die Werte 23 R und 24 R und in Gegenwart von 100 mg NaCl in 1000 ml Substrat 23 L bestimmt. Nach mehreren Wochen bis einigen Monaten weichen diese Färbungen olivfarbigen Tönen. Der im Mittelfeld des La beginnende Umschlag von glasisblaugrün zu schmutzig-grün, oft mit leichtem Braunstich war anscheinend in den ersten Jahren der Kultur schärfer ausgeprägt und damals sicher durch massenhafte D-Bildung begünstigt.

Die La-Farbe wird nachhaltig durch einige Bestandteile der Nährlösung (bzw. des Agarsubstrats) beeinflusst. KCl-Gaben (10—100 mg/1000 ml) intensivieren anfänglich die Blautöne des Bestands ohne seine Ausbreitung erkennbar zu hemmen. Nach etwa 2 Monaten (bei 20°) ist diese Färbung nach schmutzig-grün hin umgeschlagen, wohingegen Parallelkulturen mit Zugabe gleicher Mengen von NaCl bei etwa gleicher oder besserer Ausbreitung noch kräftig blaugrün sind. Wird die Menge dieser Zusätze erhöht (500 mg/1000 ml), dann erweist sich, daß KCl stärker toxisch wirkt als NaCl, das auch im Laufe einiger Monate nur eine geringe Ausbreitungshemmung ohne erkennbare Pigmentschäden verursacht, wohingegen die Parallelkulturen mit mehr als 200 mg KCl/1000 ml sich als deutlich geschädigt erweisen. Bei 500 mg/1000 ml stirbt das Inoculum nach wenigen Tagen ohne jeden Übergang in das neue Substrat ab. In keiner der geprüften Konzentrationen (zwischen 1 mg und 500 mg/1000 ml) kann mit KCl eine erkennbare Förderung erreicht werden. Dahingegen wird mit NaCl-Zusätzen von 10—100 mg/1000 ml eine optimale Bestandsausbreitung erreicht, der gegenüber die Kontrollkulturen, die Na reichlich, aber Cl nur als „Spurenelement“ enthalten, im Laufe von 3 Monaten weniger als 50% der Fläche (manchmal nur 15—20%) einnehmen. Na scheint dabei keine wesentliche Rolle zu spielen (vgl. auch Wirkung von Na_2SO_4 -Zusätzen, S. 367). Spätestens mit der ersten Verfärbung des Lagers macht sich eine leicht gelbliche Tönung des Agarsubstrats bemerkbar, wie sie bei vielen *Cylindrospermum*-Stämmen, aber u. a. auch bei manchen *Nostoc*-Kulturen auftritt. Bei Trocknung des intensiv erdig (Geosmin?) riechenden Lagers fallen himmelblaue Säume von Phycocyan auf.

Die flächenhafte Ausbreitung des Bestands erfolgt durch gut bewegliche Ho, aus denen sich jedoch auf Agar nie distinkte Tochterkolonien, wie sie für die meisten *Nostoc*-kulturen kennzeichnend sind, entwickeln. Nur bei Kultur in wässrigem Medium entstehen kompakte unverankerte Flächenlager. — Die Ansprüche an das Nährsubstrat sind wenig ausgeprägt. Als gut geeignet zur Kultur hat sich wie bei den meisten anderen Nostocaceen die modifizierte Z-Nährlösung (vgl. O. STAUB, 1961, S. 116) erwiesen, die nur 10% der von STAUB für Oscillatoriaceen benutzten N-Menge enthält. Zum Unterschiede von anderen *Nostoc*-Arten wird jedoch auch der volle N-Gehalt bei deut-

licher Verminderung der relativen Hz-Anzahl mindestens ebenso gut vertragen. Nur aus praktischen Gründen wird die Haltung auf 0,5—0,8% Agar (Difco-Bacto) der Wasserkultur vorgezogen. Zusätze von NaCl und Na₂SO₄ werden bis zur Konzentration von 500 mg/1000 ml anfangs ohne stärkere Reaktionen auf das Lagerbild vertragen. Gleiches gilt für KCl bis 10 mg/l, wohingegen 100 mg/l deutlich hemmen und 500 mg/l den Übergang vom Inoculum auf den Agarboden verhindern und nach einigen Tagen zum Absterben führen. Auch in 50% Nordseewasser, das von den weitaus meisten *Nostoc*- und *Cylindrospermum*-Arten wenigstens einige Wochen lang vertragen wird, bleichen Lager dieser Art schon nach wenigen Tagen aus. — Die obere Grenztemperatur liegt unter sonst günstigen Versuchsbedingungen auffallend niedrig. Bei etwa 37° tritt nach einigen Tagen der Tod ein. Lichtintensitäten über 1500 Lux wirken deutlich schädigend. Bei 2400 Lux (20°) tritt schon nach etwa einer Woche der Tod ein. Dagegen entwickeln sich zwischen 200 Lux und 1000 Lux die Kulturen gleichermaßen gut, ohne daß sichere Unterschiede erkennbar sind. Die Lichtbedürfnisse entsprechen also durchaus dem Waldstandorte.

Zur Morphologie

In den ersten 3 Jahren der Kultur bildeten sich spätestens nach 1—2 Monaten nostocoide Formationen aus, die zuerst im mittleren Bereiche der Lager als höckerige Aufwölbungen erkennbar und dann auch im mikroskopischen Bilde vorherrschend auftraten. In den folgenden 3 Jahren schwand die nostocoide Spätphase der Entwicklung derart, daß seit Mitte 1965 praktisch nur noch Bestände beobachtet wurden, die als ein *Cylindrospermum* anzusprechen wären, das jedoch bisher nie D bildete. Dieser Status trat in den ersten Jahren der Kultur regelmäßig als Initialphase nach Übertragung auf frisches Substrat (Hormogonial- und Posthormogonialphase) auf. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß auch jetzt noch bei einer zeitlich verlängerten Haltung von Agarkulturen (länger als 6—8 Monate) schließlich doch noch der nostocoide Status erreicht werden kann. Diesbezügliche Versuche sind eingeleitet.

In der ursprünglichen morphologischen Reichhaltigkeit sind deutlich die folgenden Phasen zu unterscheiden:

1. Ho-Phase:

Bei Tr- \varnothing von 3—4,5 μ m sind die Zellen 2,5—5 μ m lang; Hz fehlen vollständig; diese Ho sind gerade bis wenig gebogen, nur langsam beweglich ($< 0,5 \mu$ m/sec) und bis über 300 μ m lang.

2. Hz-Phase:

Die Entwicklung der ersten Hz beginnt im Vergleich mit anderen Nostocaceen spät und geht auffallend langsam vonstatten, so daß nur schwer erkennbare Vorstufen von Hz ziemlich dauerhaft und häufig anzutreffen sind. Dabei kann immer noch eine relativ hoher Gehalt des Nährbodens an gebundenem N mitsprechen. Über N-Verhältnisse am natürlichen Standort liegen mir keine Angaben vor. — In den ersten Jahren der Kultur werden sowohl iHz wie auch tHz gebildet. Seit 1963 sind erstere nur noch als seltene Ausnahme zu finden, seit 1966 werden nur noch tHz gebildet, die meistens an beiden Tr-Enden auftreten. In dieser Phase sind die Tr wenig bis stark, aber stets regelmäßig bogig gekrümmt, bei Tr- \varnothing von 3—5 μ m und Zh von 2,5—6 μ m. Geringen und mittleren \varnothing -Werten entsprechen meistens höhere Werte der Zh und umgekehrt.

3. frühe nostocoide Phase:

Bei Tr- \varnothing von 4–6 μm und Zh von 3–6 μm sind farblose Gallerthüllen von 1–3 μm Dicke erkennbar, in denen die nunmehr torulösen Tr \pm stark und ungleichmäßig gekrümmt erscheinen. Die Querwände stehen wenigstens teilweise schief zur Tr-Achse. tHz und iHz bleiben stets außerhalb der Gallerthüllen, sind also an ihrer Bildung nicht beteiligt.

4. späte nostocoide Phase:

Erst auf dieser Stufe pflegen D aufzutreten. Sie werden in Ketten, zumeist von 3 bis 7 Z und ohne sichere Lagebeziehung zu Hz angelegt. Die mit glatter, nur wenig verdickter Außenhaut versehenen D messen 4,5–6,5 μm \times 5–8 μm . In dieser Phase erreichen die großenteils stark gekrümmten und gewundenen Tr 4–6,5 μm \times 3–6 μm . Dabei pflegen Z mit mehr als 5 μm \varnothing deutlich niedrigere Höhenwerte (Zh) aufzuweisen.

Die Tr-Farbe variiert zwischen blaugrün, olivgrün und gelblich grau, wobei der Kontrast zwischen Ectoplasma und Zentroplasma (e/e) gewöhnlich gering ist. KCl-Gaben (10–100 mg/1000 ml) zum Medium verstärken anfangs die bläuliche Tönung bei gleichzeitiger geringer Steigerung der Tr- \varnothing (um etwa 0,5 μm). Die Tr erscheinen danach deutlicher torulös. Dagegen führen Gaben von Na_2SO_4 (100–500 mg/1000 ml) zu einer Streckung der etwas dünneren Z, in denen sich der Farbkontrast zwischen Ecto- und Zentroplasma schärfer abzeichnet (verzögerte Z-Teilung, Zh 4–6,5 μm statt 3–5 μm).

Seit 1965 werden bei unveränderter Wüchsigkeit die unter 3. und 4. genannten Phasen bei einer Kulturdauer von 4–5 Monaten nicht mehr erreicht. Etwa gleichzeitig hörte auch die Bildung von iHz und D völlig auf. (S. 366). Dagegen werden tHz bei niedrigen N-Werten im Medium regelmäßig und meistens beiderseits entwickelt. Im Laufe der Jahre deutet sich eine geringe Verminderung der Tr- \varnothing an, die durchschnittlich jedoch weniger als 0,5 μm betragen dürfte und statistisch nicht mehr belegbar ist. Seitdem keine iHz mehr gebildet werden, treten manchmal deutliche Schwellungen von 1–4 präbasalen Z auf, die unmittelbar an die bHz grenzen, aber anscheinend niemals deren Durchmesser erreichen. Bis zur Entwicklung echter präbasaler D kommt es jedoch anscheinend in keinem Falle (Abb. 3). Dennoch würde man ohne Kenntnis der ursprünglichen morphologischen Verhältnisse Bestände der beschriebenen Art ohne Bedenken der Gattung *Cylindrospermum* zuordnen. Der Befund „*Cylindrospermum* spec. ohne D“ oder „ohne reife D“ schließt danach die Möglichkeit ein, daß tatsächlich ein morphologisch verarmter *Nostoc* vorliegt.

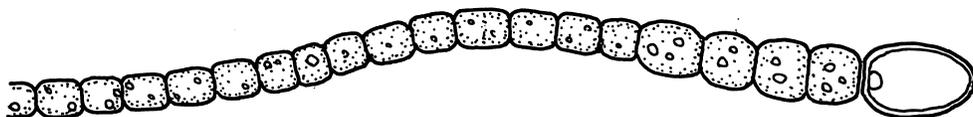


Abb. 3: *Cylindrospermum*-artiger Wuchs mit deutlicher Schwellung der beiden präbasalen Zellpaare. Nach Mikrophoto im Aug. 1968

Die vor allem in der 3. und 4. Phase ziemlich häufig auftretenden iHz haben bei etwa kugeliger Gestalt $4,5\text{--}6\ \mu\text{m}$ \varnothing . Als Maximalwert wurde notiert: $7,5 \times 6,7\ \mu\text{m}$ (16. 6. 1959). Ausgereifte tHz länglich bei Werten von $3,5\text{--}5,5\ \mu\text{m} \times 4\text{--}7,5\ \mu\text{m}$. Die durch Hz-Anlagen bedingte Tr-Gliederung ist, solange noch nostocoide Phasen entwickelt werden, im Prinzip einfach zu überschauen. Zuerst werden in der Regel tHz angelegt. Sodann bildet sich die erste iHz, die das junge Tr in zwei etwa gleich lange (bzw. etwa gleiche Z-Anzahlen umfassende) Abschnitte, also zugleich symmetrisch (dazu S. 359) gliedert. Gelegentlich werden gleichzeitig zwei iHz derart angelegt, daß das Tr in 3 gleiche Abschnitte gegliedert wird. Nach der gleichen Regel entstehen die neuen iHz jeweils etwa halbwegs zwischen den älteren. Dieser Prozeß wird naturgemäß durch viele, großenteils noch unbekannte Umstände modifiziert, dennoch ist in vielen Fällen eine Analyse der Tr-Gliederung möglich, solange nicht nur Tr-Fragmente vorliegen. Beispiele für solche Gliederungen zeigt Tab. 2.

A. Gliedergleichheit

x. 1 .x. 1 .x
x. 2 .x. 2 .x
x. 2,5 .x. 2,5 .x
x. 3,5 .x. 3,5 .x
x. 2 .x. 2 .x. 2 .x

B. Gliedersymmetrie

x. 4 .x. 1 .x. 4 .x
x. 1,5 .x. 2,5 .x. 1,5 .x
x. (2,5) .x. 2 .x. 1 .x. 2 .x. (3) .x

C. Kombinationen

x. 1 .x. 1 .x. 2 .x. 2 .x. 2,5 .x
x. 2,5 .x. 1 .x. 1 .x. 2 .x. 1 .x. 2,5 .x
x. 2,5 .x. 1,5 .x. 3,5 .x. 3,5 .x. 3,5 .x. 3 .x
x. 2,5 .x. 4 .x. 1,5 .x. 3 .x. 1,5 .x. 1 .x. 2,5 .x. 2,5 .x. 2 .x
x. 1,5 .x. 1,5 .x. 2,5 .x. 2,5 .x

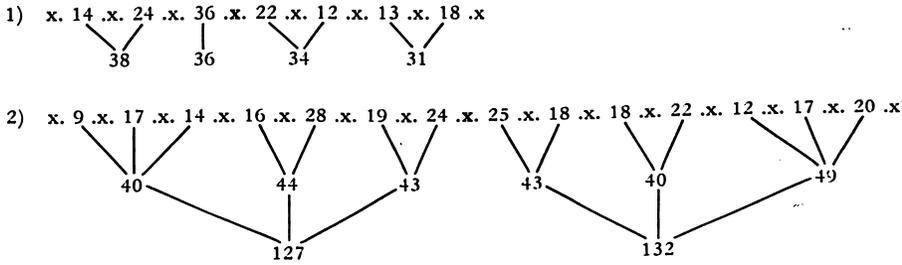
D. Unregelmäßige Verhältnisse

x. 1,5 .x. 2,5 .x. 3,5 .x. 2 .x. 1 .x. 1,5 .x. 2 .x
x. 2 .x. 2,5 .x. 1,5 .x. 0,5 .x
x. 2 .x. 1,5 .x. 2,5 .x. 2 .x. 1,5 .x. 1 .x

Tabelle 2: Gliederung noch kaum gekrümmter Tr aufgrund von 155 Messungen (14. 7. 59 an Kultur vom 24. 6. 59) interheterozystaler Abschnitte. Ihre absoluten Längen variieren zwischen $4,5\ \mu\text{m}$ und $72\ \mu\text{m}$ ($n = 155$). Zur Berechnung der hier angegebenen Verhältniszahlen wurden als Einheit Längen von $10\text{--}13\ \mu\text{m}$ zugrundegelegt. Eindeutige Gleichheiten sind durch Unterstreichung, Symmetrien durch Punkt-reihen gekennzeichnet. Bei den scheinbar unregelmäßigen Gliederungen (Abschnitt D) sind regelhaft an- und absteigende Reihen nicht selten.

x. , .x = tHz (einporig); .x. = iHz (zweiporig).

Bei allen in dieser Tabelle analysierten Tr wurde ausdrücklich beachtet, daß das Tr vollständig und beiderseits mit tHz abgeschlossen war. Die regelhafte Tr-Gliederung wird zwar durch örtliche Differenzen in Wachstumsintensität, Teilungsfrequenz und Hz-Bildung überlagert, tritt aber oft auch noch an recht langen Tr bemerkenswert klar in Erscheinung. Das zeigen aus der gleichen Kultur deutlich die beiden nachstehenden Beispiele, in denen absolute Maßeinheiten ($1' = 1,5\ \mu\text{m}$) angegeben sind. Die älteste zentrale iHz ist durch Fettdruck hervorgehoben. Ihrer vermutlichen Herkunft gemäß sind Abschnittspaare, bzw. -dreiergruppen zusammengefaßt:



Neben solchen unverkennbar regelhaften Gliederungen, die das Tr im ganzen als symmetrisch gegliederte Einheit kennzeichnen, sind verständlicherweise auch Gliederungen häufig, die keine derartigen Analysen gestatten. Der endogene Rhythmus der Gliederung wird vermutlich durch exogene Faktoren abgewandelt, die den örtlichen Zellstoffwechsel beeinflussen. — Schon diese groben Analysen lassen erkennen, daß die neue iHz in der Regel etwa in der Mitte einer interheterozystalen Zellstrecke von bestimmter Länge angelegt wird. Wird jedoch in einem Segment dieser Status übersritten, was bevorzugt bei hoher Teilungsfrequenz einzutreten pflegt, dann können erheblich längere Zellketten entstehen, bevor die neue Hz angelegt wird. Die resultierende Tr-Gliederung läßt dabei meistens kompliziertere Rhythmen erkennen, wie sie die angeführten Beispiele (Tab. 2) zeigen. Um diese Verhältnisse etwas genauer zu erfassen, wurde wiederholt versucht, statt einer Messung der interheterozystalen Zellstrecke deren Zellenanzahl zu ermitteln. Dieses Verfahren ist jedoch mit einem anderen Fehler behaftet: Besonders bei hoher Teilungsfrequenz läßt sich ein subjektives Moment bei der Zählung nicht ausschließen. Bei vielen Hormogonalen ist lichtmikroskopisch weder Anfang noch Vollendung der Zellteilung sicher zu bestimmen. Bei allen nachstehend behandelten Stichproben wurde deshalb erst die klar erkennbare Querwandbildung, nicht aber die mehr oder weniger deutliche Einschnürung als Kriterium vollendeter Zellteilung gewertet. Die Häufigkeit der Hz nimmt i. d. R. mit dem Alter des Tr vom Hz-losen Ho über cylindrospermumartige Frühstadien bis zu eng gewundenen nostocoid-torulösen Formen zu. Offenkundige Beziehungen zwischen Tr-Typ und relativer Hz-Anzahl beleuchtet Abb. 4. Diese Verhältnisse bedürfen noch eingehender Klärung, zumal die Lebensdauer der Hz wohl grundsätzlich kürzer ist als diejenige vegetativer Z, so daß die Hz-Häufigkeit zusätzlich variiert wird durch den von ökologischen Bedingungen abhängigen Ersatz abgestorbener Hz.

Einen statistischen Einblick in die Rhythmik der Tr-Gliederung vermittelt Abb. 5. Sie vergleicht insgesamt 200 Paare von interheterozystalen Zellstrecken beiderseits einer iHz. Die stark variierenden Häufigkeiten der Zellanzahlklassen erlauben in Verbindung mit unmittelbaren Beobachtungen einige Rückschlüsse auf den Vorgang der Tr-Gliederung. Ausgeprägte Häufigkeitsmaxima treten bei den Klassen 1, 3, 4, 6 und 12 auf, denen Minima bei 2, 5, 7 bis 9 und 15 gegenüberstehen. Diese nur scheinbar regellose Verteilung ist entscheidend mitbedingt durch Einflüsse der Hz auf ihre Nachbarzellen.

Wie auch bei vielen anderen Nostocaceen tritt die Teilung bei Hz-benachbarten Zellen in der Regel merklich verzögert ein. Das läßt sich sowohl unmittelbar am Teilungsstatus interheterozystaler Zellstrecken ablesen als auch aus dem Wachstumsverhalten der Hz-Nachbarn schließen. Diese sind meistens deutlich größer. Vermutlich geht mit solcher Volumenvergrößerung auch eine Wandverstärkung einher (vgl. Schwabe u.

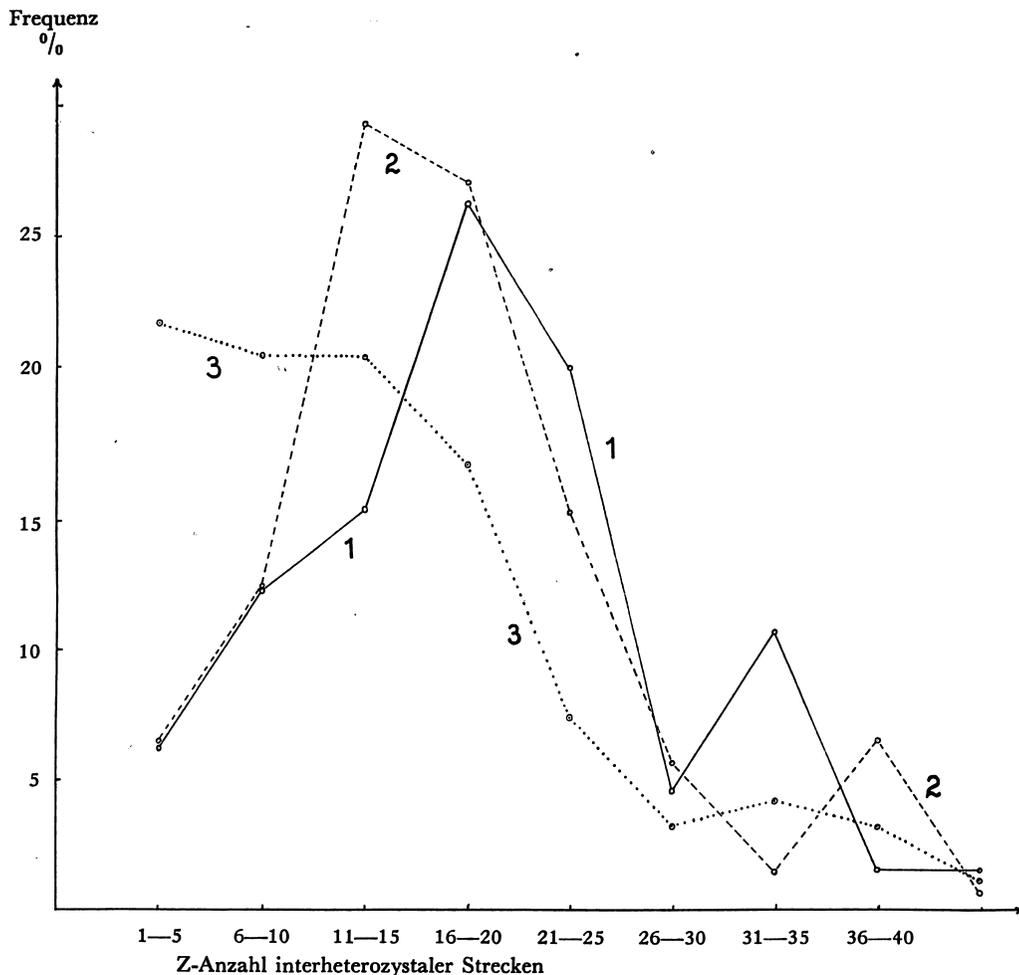


Abb. 4: Die Zellenanzahl der interheterozygoten Kette hängt u. a. deutlich vom Entwicklungs-
zustand des Tr ab und nimmt vom Tr-Typ 1 (hormogonial-gestreckt, kaum gekrümmt
(Tr \varnothing 3—3,5 μm) über Typ 2 (deutlich gekrümmt schwach bis ausgeprägt torulös, Quer-
wände stets senkrecht zur Tr-Achse, Tr- \varnothing 4,5—5,5 μm) zum Typ 3 (Tr gestaucht, Quer-
wände z. T. schief zur Achse, Tr- \varnothing 4—5,5 μm) ab. Den hier anhand einer Stichprobe von
100 Tr aus einer 3 Wochen alten Agarkultur am 14. 7. 1959 dargestellten Verhältnissen
entsprechen insgesamt 5.150 Tr-Zellen, 197 tHz, 241 iHz, 24 tote tHz, 14 tote iHz, 24 Hz-
Paare, 4 Hz-Dreiergruppen.

Mittlere Z-Anzahl des Partners
u. Frequenz der Z-Anzahlklassen

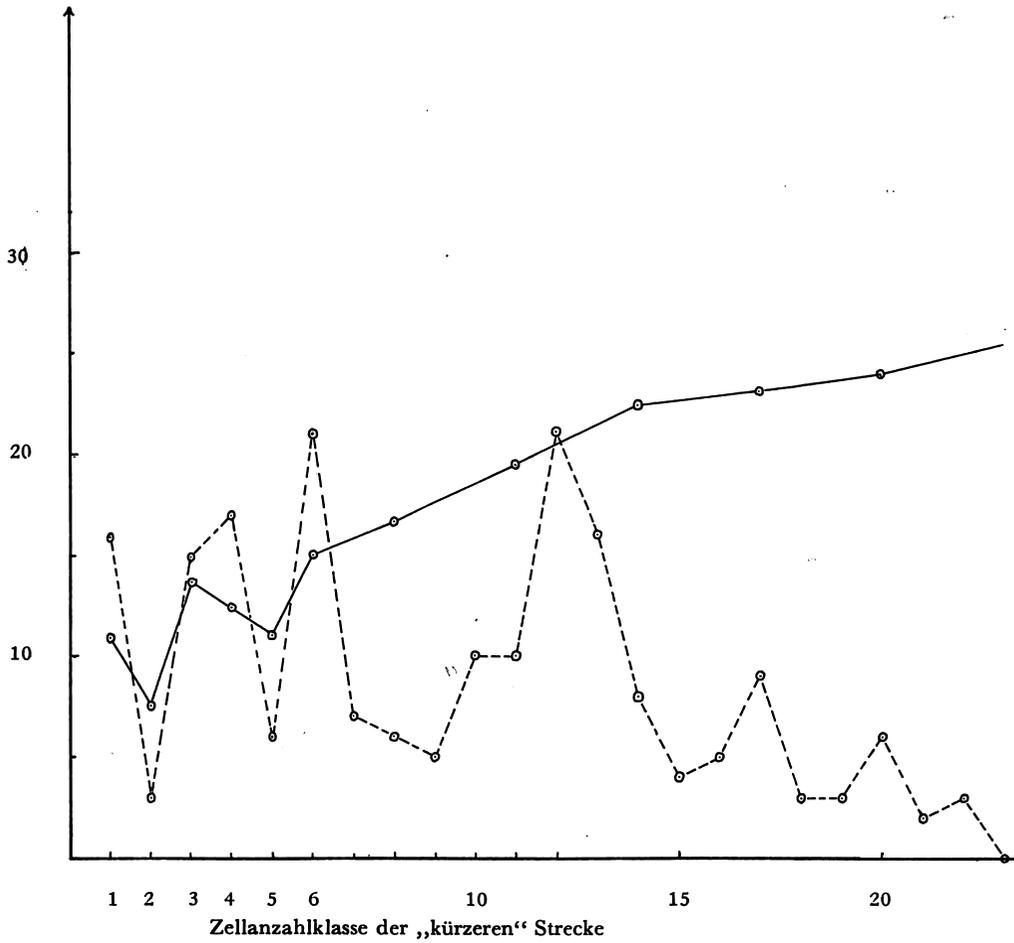


Abb. 5: Symmetrieverhältnisse bei der Tr-Gliederung durch iHz nach einer Stichprobe (n = 200) vom 1. 7. 1959. Die Abzisse gibt die Zellanzahl-Klassen des jeweils kürzeren Partners eines Zellstreckenpaares an. Die Ordinate zeigt einerseits die Frequenz der Klasse (gestrichelt) und andererseits die mittlere Zellanzahl des zugehörigen Partners (ausgezogen). Näheres siehe Text.

Stange Bursche, 1964, S. 276), die jedoch im vorliegenden Falle nicht unmittelbar zu erkennen ist. Andererseits verwandelt sich ein Hz-Nachbar nicht selten selbst in eine Hz, so daß Hz-Paare entstehen. Dieser Vorgang beginnt stets mit Teilungshemmung und Wandverstärkung. Derart entstandene Hz-Paare sind als Anzahlklasse 0 etwa doppelt so häufig wie die Anzahlklasse 1 oder 3 (siehe unten u. Abb. 5). Wirkliche Hz-Zwillinge kommen jedenfalls bei vorliegender Art nicht vor.

Infolge der Hz-nachbarlichen Teilungsverzögerung sind die Zellanzahlklassen interheterozystaler Z-Ketten nicht gleichförmig verteilt. Insbesondere bei niedrigen Z-Anzahlen fallen deshalb regelhafte Unstetigkeiten auf (Abb. 5, 6). Die Klasse 0 wurde im Rahmen der hier ausgewerteten Stichproben nicht ausdrücklich berücksichtigt.

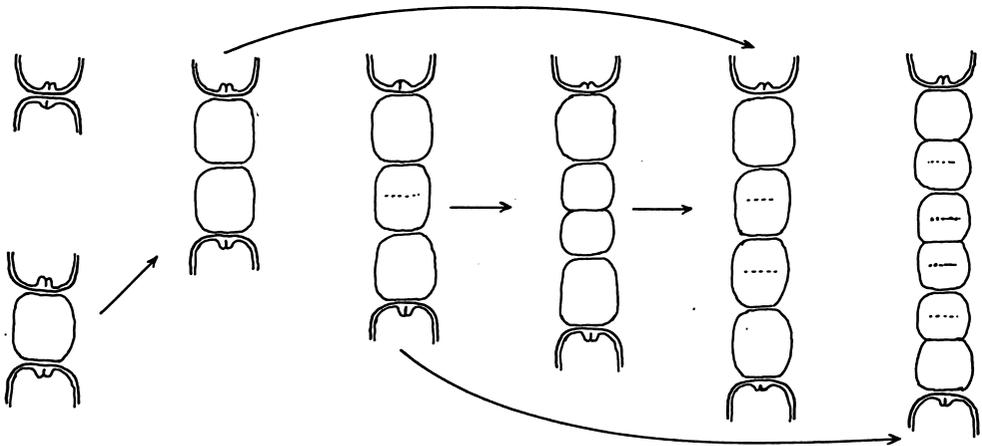


Abb. 6: Hz-Wirkungen auf Nachbarzellen und damit auf den Teilungsrythmus interheterozystaler Abschnitte niedrigerer Zellanzahlen. Die Hz-Nachbarn sind meistens etwas größer. Punktirierte Linien deuten bevorzugte künftige Zellteilungen an. Hiezu graphische Darstellungen Abb. 5 und 7.

Ihre relative Häufigkeit kann jedoch aus anderen Meß- und Beobachtungsreihen erschlossen werden und ist danach gewöhnlich höher als diejenige anderer Anzahlklassen, sobald die Häufigkeit der Hz im Verhältnis zu vegetativen Zellen den Wert 1 : 15 überschreitet. Sofern 2 Hz nur durch eine oder auch durch zwei Zellen voneinander getrennt sind, wirkt sich die Teilungshemmung besonders nachhaltig aus (Abb. 6). Solche kurzen Interheterozytalenstrecken werden also lange erhalten. Selbst Dreierketten scheinen noch im ganzen unter teilungshemmenden Einflüssen zu stehen, wenn hier auch zwischen Hz-Nachbarn und Mittelzelle die Unterschiede in der Teilungsbereitschaft besonders scharf sichtbar werden. Da sich aus Dreierketten somit nur Viererketten entwickeln können und diese nach der gleichen Regel zu Sechserketten (Abb. 4) werden, ist diese letztere aus allen niedrigeren Anzahlklassen hervorgehende und zudem auch spontan entstehende Klasse besonders häufig. Daraus ergibt sich nach den verhältnismäßig schwach besetzten Klassen 7—9 eine neue ausgeprägte Anhäufung in den Klassen 10—13 mit Schwerpunkt bei 12. Dieses Häufigkeitsmaximum kann infolge sich summierender Abweichungen im Teilungsrythmus der Zellstrecke nicht mehr so scharf begrenzt hervortreten wie in Klasse 6.

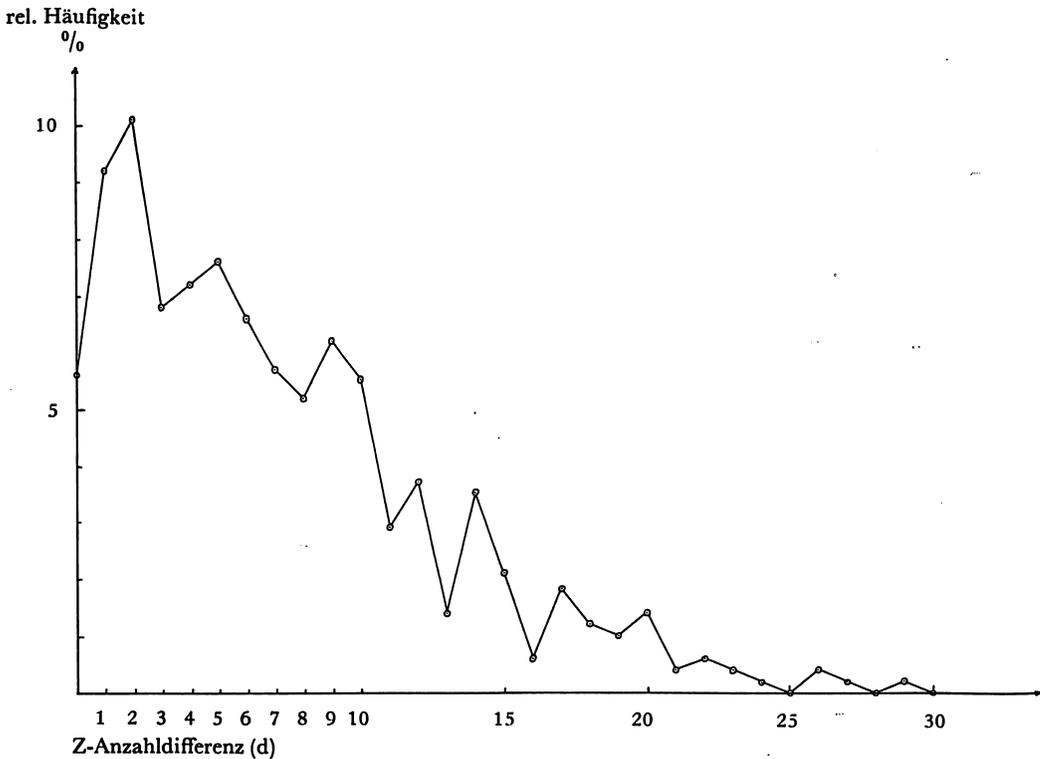


Abb. 7: Differenzen der Z-Anzahlen beiderseits der iHz zur Kennzeichnung des Symmetriegrads. Die relative Häufigkeit der einzelnen Differenzklassen wird in Prozent der Gesamtmenge ($n = 487$) angegeben, die vom 8. bis 22. 7. 1959 an 3—4 Wochen alten Agarkulturen geprüft wurde. Der Schwerpunkt liegt bei $d = 2$.

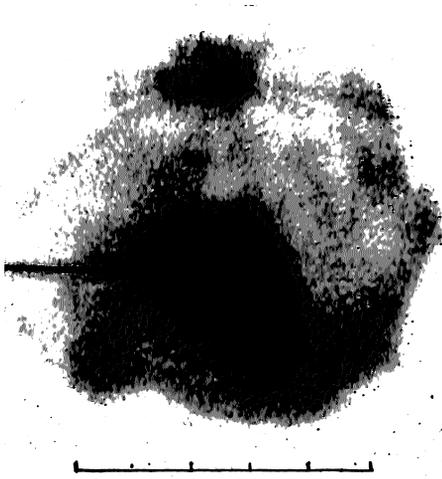
Zudem ist zu beachten, daß eine neu entstehende iHz die interheterozygale Kette symmetrisch nur dann teilen kann, wenn deren Zellanzahl ungerade ist. — Wie eine Analyse von 487 Differenzen der Zellanzahlen zwischen benachbarten Interheterozygalketten zeigt (Abb. 7), beträgt die Abweichung zwischen diesen

- 0 bis 3 Zellen in 30%
- 0 bis 6 Zellen in 50%
- 0 bis 12 Zellen in 80%
- 0 bis 17 Zellen in 90% aller Fälle.

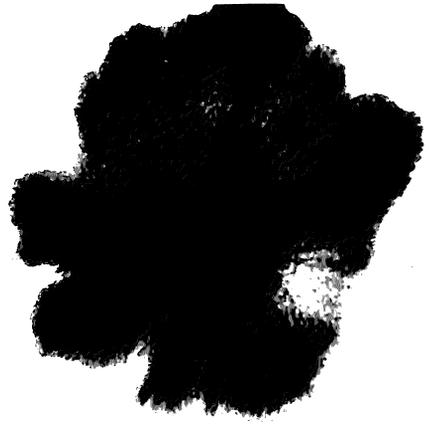
Weniger als 10% der geprüften Streckenpaare differieren in ihren Zellzahlen um 17 oder mehr Zellen (maximal 33 Z).

Eine Mitte Juli 1959 bearbeitete Stichprobe ($n = 196$) zeigt hinsichtlich der Symmetrie folgende Verhältnisse:

Abb. 8: *Nostoe* [0.23]: Lagerstrukturen auf modifiziertem Z-Nährboden (S. 355)



A: ohne Zusatz



B: mit 1 mg K Cl/1000 ml



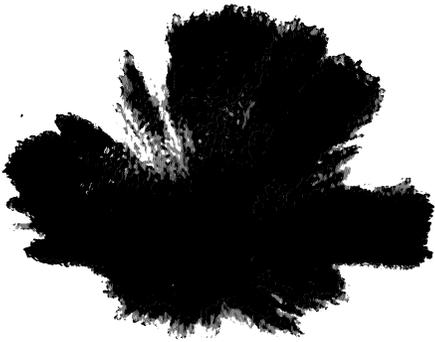
C: mit 10 mg K Cl/1000 ml



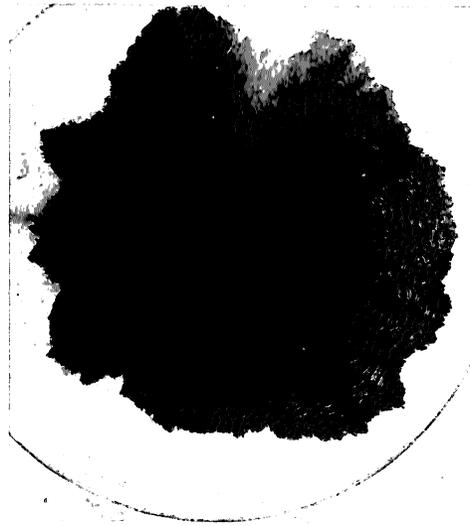
D: mit 100 mg K Cl/1000 ml

Ansatz der Kulturen am 20. 8. 68, Aufnahme 2. 10. 68

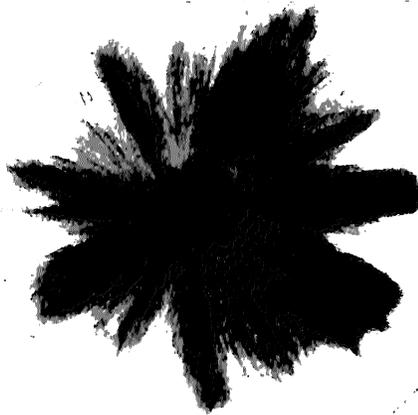
Abb 8: *Nostoe* [0.23]: Lagerstrukturen auf modifiziertem Z-Nährboden (S. 355)



E: mit 1 mg Na Cl/1000 ml



F: mit 10 mg Na Cl/1000 ml



G: mit 100 mg Na Cl/1000 ml

Ansatz der Kulturen am 20. 8. 68, Aufnahme 2. 10. 68

kurzes Glied Klasse	längeres Glied arith. M	n	d	V %
2,5	12,2	51	9,7	55,2
6,5	15,2	40	8,7	44,9
10,5	17,6	46	7,1	25,2
14,5	19,4	33	4,9	25,7
18,5	23,5	21	5,0	17,4
22,5	26,3	5	3,8	14,9

Tabelle 3: Symmetrieverhältnisse in der Hz-bedingten Tr-Gliederung nach einer Stichprobe (n = 196) aus Agarkultur; Zählung Mitte Juni 1959. Den Mittelwerten der je 4 Einheiten umfassenden Zellanzahlklassen (1. Säule) sind die Mittelwerte der zugeordneten längeren (oder gleichzahligen) Glieder angefügt (2. Säule). Dazu werden die jeweiligen Anzahlen (n) der Paare (3.) die Differenz (d) in der Zellanzahl zwischen der 1. und 2. Säule, d. h. die Abweichung von der Symmetrie und schließlich in der letzten Säule der Variationskoeffizient (V) der längeren Glieder (2. Säule) angegeben. Es zeigt sich, daß mit zunehmender Länge (Zellanzahl) der interheterozystalen Strecke die Symmetrie relativ und absolut wächst, (d nimmt ab), während zugleich die Variationskoeffizienten abnehmen.

Die verhältnismäßig eingehende morphologische Beobachtung dieses Stammes wurde vor allem dadurch angeregt, daß schon die ersten Kontrollen Hz-bestimmte Tr-Gliederungen von bemerkenswerter Regelmäßigkeit erkennen ließen. Umso mehr überraschte es, daß etwa um die Jahreswende 1960/61, also nach anderthalbjähriger Kultur die Häufigkeit von iHz sichtbar abnahm, ohne daß sich die Wuchsleistung und -form merklich veränderten. Zweiporige iHz wurden als seltene Ausnahmen letztmalig am 12. Okt. 1965 gefunden (Stammkultur vom 8. 7. 1965). Seit dieser Zeit werden ausschließlich tHz, meistens an beiden Tr-Enden gebildet, so daß eindeutig ein *Cylindrospermum* vorzuliegen scheint, das jedoch mangels D-Bildung unbestimmbar bleibt. Zwei bis vier Hz-benachbarte Tr-Zellen lassen allerdings nicht selten eine Durchmesserschwellung erkennen, wie sie — jedoch auf eine oder höchstens zwei Zellen beschränkt — eine typische D-Entwicklung bei *Cylindrospermum* einleiten kann. Im allgemeinen beginnt die D-Bildung bei *Cylindrospermum* aber nicht mit einer Schwellung als vielmehr mit einer Streckung der Hz-benachbarten Zellen (Teilungshemmung, vgl. Schwabe 1962).

In dieser morphologisch verarmten Gestalt wächst seitdem Stamm (0.23) ohne jede erkennbare Leistungsminderung oder Schädigung weiter. Auch am Lagerbild hat sich wenig geändert. Das ursprünglich relativ grob höckerige Relief ist seit Verlust der iHz einer feinwarzigen Oberflächenstruktur gewichen. Der seit je *cylindrospermum*-artig fransige Rand des Bestands auf Agar blieb unverändert erhalten. Auch in Kulturen, die mehr als 3 Monate alt sind, scheinen keinerlei nostocoide Scheiden- oder Hüllenbildungen vorzukommen. Infolgedessen fehlen sowohl ausgeprägt torulöse Tr wie auch Tr-Stauchungen. Für *Cylindrospermum* ungewöhnlich, aber für *Nostoc* nicht aus dem Rahmen fallend, bleibt eine breite Variabilität in Volumen und Gestalt der Hz. Hier wurden als Extremwerte gemessen $3-7,5 \times 4-7 \mu\text{m}$.

Alle Versuche, die morphologische Verarmung dieses Stamms aufzuheben oder rückgängig zu machen, um die morphologischen Eigenschaften der ursprünglichen *Nostoc*-Formation wiederzugewinnen, blieben in dieser Hinsicht bisher ohne den geringsten Erfolg. Das gilt insbesondere für Abwandlungen des Substrats (Agar oder wässrige

Medien verschiedener Konzentrationen, unterschiedliche Nährlösungen, Meerwasserzusätze usw.) wie auch für erheblich variierte Licht- und Temperaturbedingungen (vgl. auch S. 355). Allerdings erbrachten Zusätze von 100 bis 500 mg Na_2SO_4 /1000 ml zu Agarsubstraten eine offenbar durch stärkere Schleimausscheidung bedingte höhere Aufwölbung des Lagers, das dann am ehesten einem Nostoc-Lager ähnelt. Diese Veränderungen gehen jedoch mit sicheren Schädwirkungen einher (Zellteilung gehemmt, deutlich größere Zh: 4—7 μm statt sonst 2,5—5 μm ; Neigung zu Tr-Zerfall und tote Z im Bestände sehr häufig). — Sicher stellt der Stamm für beide Gattungen überdurchschnittlich strenge Ansprüche an den Cl-Gehalt und vielleicht an das Verhältnis Na/K.

Völlig ungeklärt ist bisher, welche Faktoren die auffällige morphologische Veränderung dieses Nostoc unter Kulturbedingungen bewirkt haben und ob und auf welchem Wege eine Rückführung der morphologisch verarmten „Kulturform“ in den Ausgangsstatus möglich ist.

Zusammenfassend ergibt sich, daß das voll entwickelte Nostoc mit tHz, iHz und reichlicher Bildung von D im 3. Jahre der Kultur eine monatelang fortschreitende morphologische Verarmung zeigt. Sie ist gekennzeichnet durch allmählichen Verlust der iHz, der mit völligem Schwund der früher deutlichen Gallerthüllen einhergeht. Zugleich schwindet die Fähigkeit zur D-Bildung und es entstehen keine nostocoid gekrümmten, gewundenen und gestauchten Tr von torulösem Bau mehr. Dabei bleibt das Wachstum der Bestände ungemindert erhalten, wenn auch die Lager nun flächiger und weniger höckerig erscheinen. Etwa seit Beginn des Jahres 1966 verharret der Bestand unverändert in einem Status, der eindeutig als *Cylindrospermum* anzusprechen ist, das allerdings bisher noch keine D hervorgebracht hat und deshalb nicht genauer bestimmt werden kann. Alle bisherigen Versuche, diese Umwandlung durch veränderte Kulturbedingungen (Nährsubstrat, Belichtung, Temperatur) wieder rückgängig zu machen, blieben völlig erfolglos. Weitere Versuche in dieser Richtung sind im Gange.

Nach der mir bekannten Literatur ist bisher noch kein vergleichbarer Fall einer unter Kulturbedingungen eintretenden morphologischen Abwandlung (bzw. Verarmung) beschrieben worden, obwohl mit ihrer Möglichkeit von vielen Autoren gerechnet wird. Unter mehr als 40 Nostoc-Stämmen, die in unserer Kultursammlung länger als 2 Jahre kultiviert werden, ist der beschriebene Fall einer Verarmung bisher einmalig. Dagegen halten wir seit Jahren mehrere *Cylindrospermum*-Stämme, die bisher trotz vielfach veränderter Kulturbedingungen noch nicht zur D-Bildung gebracht werden konnten. Nach vorstehenden Feststellungen ist die Möglichkeit nicht auszuschließen, daß sich unter ihnen tatsächlich verarmte Nostoc-Stämme verbergen könnten. Eine derartige Vermutung wird grundsätzlich gestützt durch Beobachtungen an einem *Cylindrospermum*-Klon, das gleichfalls aus einem ökologisch und biogeographisch isolierten Gebiet in Südamerika (Reliktwälder vom Fray Jorge, N der Mündung des Rio Limari, Chile) stammt, seit 1959 unter Kulturbedingungen steht und gleichfalls eine markante und bisher irreversible Verarmung ihrer ursprünglichen Morphologie aufweist.

Über diesen Stamm und einige Folgerungen aus den nun vorliegenden Befunden wird im nächsten Heft dieser Zeitschrift berichtet. Dort befindet sich auch das Literaturverzeichnis, auf das vorstehend verwiesen wird.

Liste der Abkürzungen

D	Dauerzelle	iHz	interkalare Hz, zweiporig
e/e	optische Differenzierung (Farbe, Struktur) zwischen Chromato- und Centroplasma	tHz	terminale Hz (an Tr ohne sichere Polarisierung)
F	Faden	La	Lager
Ho	Hormogonium	Tr	Trichom
Hz	Heterozyste	Z	Zelle
	bHz basale Hz (= tHz, stets einporig)	Zh	Zellhöhe
		Ø	Durchmesser