Kritische Betrachtungen zur Systematik der Blaualgen : Die Grundlagen der Blaualgen-Systematik

Objekttyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz = Matériaux pour la flore cryptogamique suisse = Contributi per lo studio della flora crittogama svizzera**

Band (Jahr): **9 (1939)**

Heft 3

PDF erstellt am: **28.05.2024**

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

II. Teil

Kritische Betrachtungen zur Systematik der Blaualgen

1. Kapitel

Die Grundlagen der Blaualgen-Systematik

Unter den Besiedlern des nackten Gesteins kommt den Cyanophyceen die größte Bedeutung zu. Sie übertreffen an Arten-, ganz besonders aber an Individuenzahl bei weitem alle übrigen Algenklassen, und sie sind es auch, die in erster Linie die Organismengesellschaft von Felsstandorten verschiedener Art charakterisieren.

Jeder, der mit Blaualgen zu tun hat, weiß, auf welche großen Schwierigkeiten in bestimmten Formenkreisen die zuverlässige Bestimmung von Gattung und Art stößt, Schwierigkeiten, die vornehmlich darin begründet liegen, daß die Systematik der Cyanophyceen auf Merkmale aufgebaut ist, deren Bedeutung, Variabilität und namentlich deren Abhängigkeit von den Umweltbedingungen nur ungenügend bekannt sind und die in mancher Hinsicht sicher auch unrichtig gedeutet und von den einzelnen Forschern verschieden gewertet werden. Je mehr man sich in das Gebiet der Blaualgen hineinarbeitet, um so mehr bekommt man den Eindruck, daß die Systematik, namentlich der Arten, auf schwachen, vielfach noch durchaus ungenügend gesicherten Grundlagen aufgebaut sei.

Wir haben versucht, einige der Merkmale, auf welche die Umgrenzung und Abtrennung von Gattungen und Arten begründet ist, im einzelnen einer Prüfung zu unterziehen. Wenn wir dabei nach mancher Richtung hin zu neuen Anschauungen kamen und diese nunmehr in der vorliegenden Arbeit der Beschreibung und Deutung einer Vegetation zugrunde legen, so sind wir uns wohl bewußt, daß da und dort die Schlüsse, zu denen wir gelangten, eine Arbeitshypothese darstellen, für die der endgültige Beweis noch zu erbringen ist. Unsere Schlußfolgerungen gründen sich ja nur zum geringeren Teil auf das Studium von Reinkulturen auf standardisierten Nährsubstraten. Die Ergebnisse sind also nur in wenigen Fällen experimentell geprüft und stellen, obwohl auf

einem großen Vergleichsmaterial aufbauend, die logische Folgerung aus Beobachtungen am lebenden Material in der Natur, Vergleichen, Verallgemeinerungen usw. dar, deren Richtigkeit vielfach noch experimentell zu beweisen ist. Sie scheinen uns aber mit den Beobachtungen am natürlichen Wuchsort besser im Einklang zu stehen als die bisher vertretenen Auffassungen und dürften als Arbeitshypothesen wohl ihre Berechtigung beanspruchen, nicht zuletzt als Wegweiser und als Anregung zu weiterem, vertieftem Studium der betreffenden Fragen.

a) Die Zellgröße als Artmerkmal

Unter den Merkmalen, welche geeignet sind, bei den Cyanophyceen Arten zu charakterisieren und gegeneinander abzugrenzen, wird im allgemeinen der Zellgröße ein hoher systematischer Wert beigemessen. Geitler (1930 und 1936) und andere Autoren haben auf die Konstanz und damit die Arteigentümlichkeit dieses Faktors hingewiesen, und dies sicher mit gutem Recht. Dabei muß freilich gesagt werden, daß die Überzeugung von der verhältnismäßig geringen Variabilität der Zellgröße weniger auf systematisch durchgeführten Messungen und variationsstatistischen Berechnungen als vielmehr auf einem allgemeinen, durch zahlreiche Einzelmessungen erworbenen Eindruck beruht. Jedenfalls ist es auffallend und für den Stand der Cyanophyceen-Systematik bezeichnend, daß dieses Merkmal, das wie kaum ein anderes für die Artumgrenzung verwendet wird, weder in Lehr- und Bestimmungsbüchern noch in Einzelbearbeitungen mit Mittelwert und Streuung angegeben wird, während in andern Gebieten der Kryptogamenkunde, z. B. bei den Pilzen und z. T. bei den Grünalgen kaum mehr neue Arten beschrieben werden ohne die sorgfältige variationsstatistische Analyse der Zellgröße oder eines andern als Art-charakteristisch betrachteten Merkmals. In einer kürzlich veröffentlichten Arbeit (Jaag, 1941) haben wir, ausgehend von *Oscillatoria rubescens* DC., durch die variationsstatistische Bearbeitung einer Reihe leicht erkennbarer Arten die Richtigkeit dieser Auffassung von der Konstanz der Zellgröße geprüft und weitgehend bestätigen können.

Was ist unter « Zellgröße » zu verstehen? Wir rechnen zur Zelle den durch seine Färbung deutlich begrenzten Protoplasten (Archiplasten) samt der sehr feinen, oft kaum sichtbaren Membran, welche ihn umschließt. Die mehr oder weniger weiten Gallertmassen (Hüllen), in welche die Zellen regellos oder in bestimmter Anordnung eingebettet sind, wie dies bei den *Chroococcales* zumeist der Fall ist, oder die geschichteten und ungeschichteten Scheiden der *Hormogonales* rechnen wir nicht dazu, auch dann nicht, wenn sie nur eine einzige Zelle ein-

schließen. Wir verstehen darunter also mit Geitler « Zellen ohne Hülle » und in Fadenverbänden die Einzelglieder des « Trichoms », im Gegensatz zum « Faden », welcher Zellverbände mitsamt den Scheiden umfaßt.

Dabei ist es weniger die Zellänge als vielmehr die Zellbreite, welche als konstant und darum arttypisch angesehen werden kann. Jene unterliegt naturgemäß einer größeren Variabilität als die Breite, da sie ja durch die Zellteilung einem immerwährenden rhythmischen Wechsel unterworfen ist. Sie kann in ein und demselben Faden durchaus verschiedene Werte annehmen, indem meristematische Zellgruppen Reihen von kurzen, scheibenförmigen Zellen bilden können, während in anderen, nicht oder weniger teilungsfähigen Zonen, die Zellen langgestreckt, zylindrisch sein und bleiben können. Die Zellbreite dagegen, also der (größere) Durchmesser der zur Streckungsrichtung senkrechten Teilungsebene, unterliegt dieser Größenvariabilität nicht oder doch nur in geringem Maße.

aa) Die Variabilität der Zellbreite.

α) Oscillatoria rubescens DC.

Den Anstoß zu der oben zitierten Arbeit hatte die Beobachtung gegeben, daß mehrere, im lebenden Zustande untersuchte Arten von Blaualgen andere als die in den Diagnosen angegebenen Werte aufweisen. So hatten Materialien von *Oscillatoria rubescens,* die in verschiedenen Jahren und Jahreszeiten und in verschiedenen Seen gesammelt worden waren, gegenüber den Angaben in der gebräuchlichen Bestimmungs-Literatur durchwegs zu geringe Zell- und Trichombreite ergeben. Die Ausmessung und variationsstatistische Berechnung von je 200 Trichomen von *Oscillatoria rubescens* ergab (Jaag l. c. S. 18) folgende Werte (M = Mittelwert; σ = Streuung) [1] : Material Nr. 1, am 26. November 1940 im Zürichsee gesammelt und lebend untersucht : $M = 5{,}62\,\mu \pm 0{,}66$; Material Nr. 2, derselben Probe entnommen, aber von einer anderen Person ausgemessen : $M = 5{,}50\mu \pm 0{,}66$.

Aus diesen beiden Meßreihen lassen sich verschiedene Tatsachen erkennen. Einmal geht daraus hervor, daß die Breite der Trichome, und in gleicher Weise der Einzelzellen, innerhalb nur sehr geringer Grenzen

[1] Die Berechnung erfolgte nach den Formeln von Johannsen (1926) :

$$\text{Mittelwert : } M = \frac{\Sigma pa}{n}; \text{ Streuung : } \sigma = \sqrt{\frac{\Sigma p D^2}{n}}$$

a = Klassenwerte,
p = Frequenz der einzelnen Klassenwerte,
n = Gesamtzahl aller Individuen,
D = Abweichung vom Mittelwert.

schwankt, was in den steilen und engen, deutlich eingipfeligen Variationspolygonen bzw. in dem geringen Werte der Streuung zum Ausdruck kommt. Die Zellbreite darf also mit gutem Recht zur Charakterisierung der Art verwendet werden.

Der Mittelwert liegt aber um ein bedeutendes unter dem Wert von 6—8 μ, welcher in der Diagnose (Geitler, 1930, Huber-Pestalozzi 1938 u. a. .a. O.) festgelegt ist, indem in beiden Variationskurven von den je 200 gemessenen Trichomen mehr als die Hälfte nicht einmal die untere Grenze von 6 μ erreicht. Der individuelle Fehler, verursacht durch die von verschiedenen Personen und mit verschiedenen Mikroskopen ausgeführte Messung, ist gering.

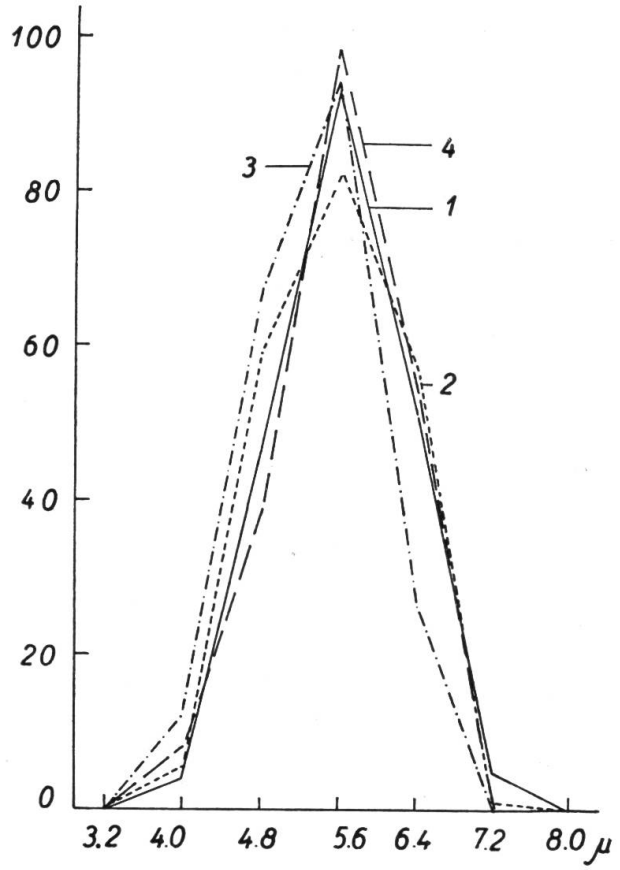

Abb. 24
Oscillatoria rubescens
aus dem Zürichsee; Breitenkurven.
Kurve 1:
lebendes Material am 26. Nov. 1940.
M = 5,62 μ ± 0,66
Kurve 2:
lebendes Material am 26. Nov. 1940.
M = 5,50 μ ± 0,66
Kurve 3:
Formolmaterial vom 10. Sept. 1933.
M = 5,35 μ ± 0,63
Kurve 4:
Formolmaterial vom 16. Juli 1905.
M = 5,60 μ ± 6,63
Aus: Jaag (1941), Zeitschrift für Hydrologie IX, 1—2, S. 20

Sollte die Nichtübereinstimmung unserer Meßergebnisse mit den Angaben in der Literatur durch verschiedene Entwicklungszustände der Alge verursacht sein, so müßte der Vergleich von Materialien, die in verschiedenen Jahren und zu verschiedenen Jahreszeiten gesammelt wurden, dies erweisen. Verf. verglich zu diesem Zwecke Formol-fixierte Algenproben aus dem Zürichsee, welche an folgenden Daten gesammelt worden waren: 16. Juli 1905, 6. März 1930 und 10. September 1933.

Die dabei erhaltenen Kurven sind in Abb. 24 (Kurven 3 und 4) und in Abb. 25 (Kurve 2) dargestellt. Sie zeigen Mittelwerte und

Streuung von 5,60 $\mu \pm 0{,}63$ (Material vom 16. Juli 1905), 5,98 $\mu \pm 0{,}54$ (vom 6. März 1930) und von 5,35 $\mu \pm 0{,}63$ (vom 10. September 1933). Damit bestätigen sie zunächst die aus den Kurven 1 und 2 der Abb. 24 abgeleiteten Ergebnisse, indem sie wiederum eine kleine Streuung und Mittelwerte aufweisen, welche mit den am lebenden Material gewonnenen Werten durchaus übereinstimmen. Darüber hinaus stellte Verf. fest,

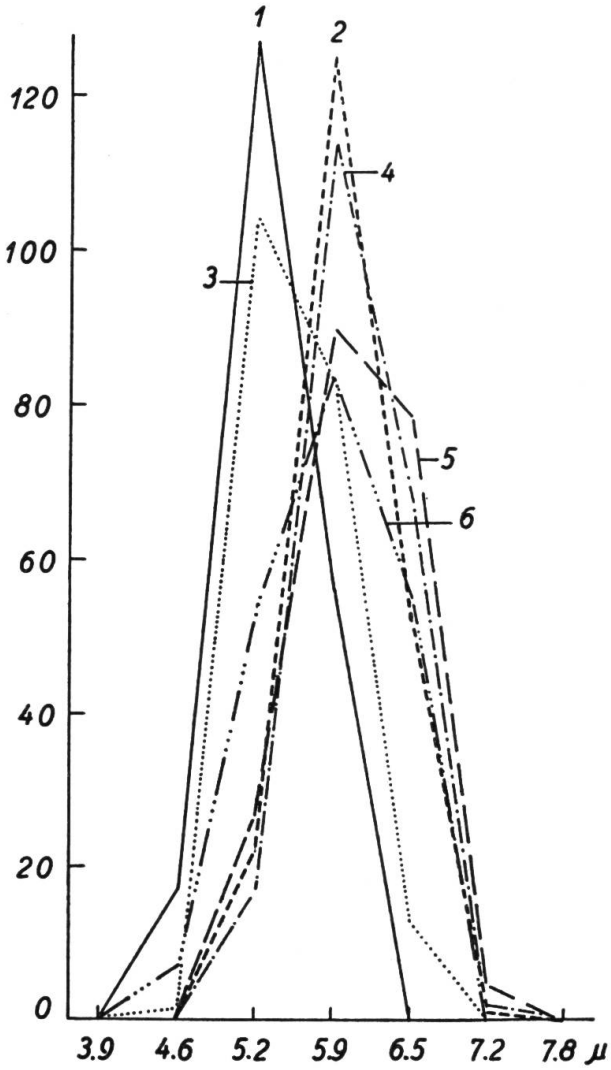

Abb. 25
Oscillatoria rubescens.
Formolmaterial aus verschiedenen Schweizer Seen; Breitenkurven.
Kurve 1:
Murtensee, vom 10. Oktober 1935
M = 5,35 $\mu \pm 0{,}40$
Kurve 2:
Zürichsee, vom 6. März 1930
M = 5,98 $\mu \pm 0{,}54$
Kurve 3:
Hallwiler See, vom 22. Juli 1941
M = 5,56 $\mu \pm 0{,}42$
Kurve 4:
Rotsee, vom 24. Februar 1936
M = 6,07 $\mu \pm 0{,}40$
Kurve 5:
Zuger See, vom 20. März 1941
M = 6,12 $\mu \pm 0{,}43$
Kurve 6:
Baldegger See, vom 4. Juni 1924
M = 5,83 $\mu \pm 0{,}53$
Aus: Jaag (1941), Zeitschrift für Hydrologie IX, 1—2, S. 21

daß die Untersuchung der in verschiedenen Jahren und zu verschiedenen Jahreszeiten gesammelten Materialien auf keinerlei Entwicklungsänderungen schließen läßt, welche in der Veränderlichkeit der Zellgröße zum Ausdruck kämen. Im weiteren zeigt ein Vergleich der Kurven 1—4 in Abb. 24 und der Kurve 2 in Abb. 25, daß die Fixierung des Materials mit dreiprozentigem Formalin die Zell- und Trichomgröße unverändert erhält und daß demgemäß Formol-fixierte Trichome noch nach Jahren ein getreues Bild geben von den Größenverhältnissen im lebenden Zustande.

Nun war die weitere Frage zu prüfen, ob im Zürichsee eine Lokalrasse vorliege, die sich durch die geringere Breite ihrer Trichome von *Oscillatoria rubescens* im Murtensee, die *De Candolle* bei der Aufstellung der Art vorgelegen hatte, unterscheide. So ging Verf. daran, *Oscillatoria*-Proben aus verschiedenen Schweizer Seen untereinander zu vergleichen.

Hiefür lagen ihm Formol-Materialien aus sechs Schweizer Seen, dem Zürichsee, Murtensee, Hallwiler See, Rothsee, Zuger See und dem Baldegger See vor. In Abb. 25 sind die Variationspolygone dieser Meßreihen dargestellt. Wie die bereits besprochenen Kurven sind sie der Ausdruck einer geringen Variabilität. Alle Kurvengipfel der 6 verschiedenen Materialien verteilen sich auf die beiden Klassenwerte 5,2 und 5,9 μ, während ihre Mittelwerte um ein geringes weiter auseinander liegen.

Betrachten wir die Meßreihen für die einzelnen Seen. Die Kurve mit dem geringsten Mittelwert, $M = 5{,}35\ \mu \pm 0{,}40$, ergab das Material aus dem Murtensee. Für den Zürichsee hat Verf. in Abb. 25 aus verschiedenen aufgenommenen Messreihen diejenige, welche die größte mittlere Trichombreite ergeben hatte, verwendet, um auf diese Weise die äußersten Grenzen der Größenvariabilität zu erfassen. Dieses Material war am 6. März 1930 gesammelt worden und ergab (Kurve 2) $M = 5{,}98\ \mu \pm 0{,}54$. Den höchsten Mittelwert zeigte das am 20. März 1941 gesammelte Material aus dem Zuger See mit $M = 6{,}12\ \mu \pm 0{,}43$. Zwischen diesen extremen Werten des Murten- und des Zuger Sees liegen diejenigen des Hallwiler Sees (vom 22. Juli 1941; Kurve 3) mit $M = 5{,}56\ \mu \pm 0{,}42$, des Rothsees (24. Februar 1936, Kurve 4) mit $M = 6{,}07\ \mu = 0{,}40$ und des Baldegger Sees (4. Juni 1924, Kurve 6) mit $M = 5{,}83\ \mu \pm 0{,}53$.

Die Mittelwerte sind also im Maximum um 0,77 μ voneinander verschieden. Würden distinkte systematische Einheiten, Arten oder Rassen vorliegen, so müßte ihre mittlere Trichombreite zum mindesten um den drei- bis vierfachen Betrag der mittleren Streuung auseinander gehen. Dies ist aber nicht der Fall, und so müssen wir *Oscillatoria rubescens* aus unsern verschiedenen Schweizer Seen als ein- und derselben Art und Rasse angehörend betrachten. Eine bessere Übereinstimmung in der Zellbreite, als sie zwischen dem am 10. September 1933 im Zürichsee (Abb. 24) und dem am 10. Oktober 1935 im Murtensee (Abb. 25) gesammelten Material besteht, ist ja kaum denkbar.

Da gerade der niedrigste Wert die Alge aus dem Murtensee kennzeichnet, so sah Verf. in diesem Ergebnis seine Vermutung bestärkt, daß in der Art-Diagnose von *Oscillatoria rubescens* DC. der Wert für die Trichombreite den Tatsachen nicht entspreche. So ging er auf

die Quellen, d. h. De Candolles Erstbeschreibung aus dem Jahre 1825 zurück. In dieser wird als Trichombreite 1/360 (= 1/360 Linie) angegeben, was in das heutige Maßsystem umgerechnet einer Trichombreite von 6,2 μ entspricht. Dies stimmt mit den beobachteten Tatsachen sehr weitgehend überein; denn der Wert, den De Candolle mit 6,2 μ angibt, steht den statistisch ermittelten Mittelwerten recht nahe. Wenn also von späteren Autoren eine Erweiterung dieser Zahl auf 6—8 μ in die Diagnose eingesetzt wurde, so wird sie den Tatsachen sicher nicht gerecht. Auf Grund der Messung an lebenden und Formolfixierten Materialien setzt Verf. für die Trichombreite als Mittel aus 10 berechneten Mittelwerten ein: $M = 5{,}7\ \mu$ und als Grenzen der Variabilität 4 — 7,2 μ, entgegen dem in der Literatur angegebenen Wert von 6—8 μ.

Dem Außenstehenden mag diese Korrektur der Trichombreite als geringfügig erscheinen; sie ist aber durchaus notwendig; denn innerhalb dieser Grenzen von 4,0 — 7,2 μ und 6 — 8 μ liegen verschiedene der *Oscillatoria rubescens* nahestehende, distinkte Arten, und die Fehlbestimmungen, welche den Anstoß zu der zitierten Arbeit gegeben hatten, können durch diese richtigere Fassung der Zellbreite vermieden werden.

Untersuchungen an getrocknetem Material.

Angesichts der vielfach vollkommen ungenügenden Artbeschreibungen früherer Autoren, sieht sich der Algologe oft genötigt, zwecks Nachprüfung einer Diagnose, deren Ergänzung oder Berichtigung auf Originalmaterialien zurückzugreifen. Solche liegen, was die Algen anbetrifft, meist als Exsikkata, auf Papier aufgezogen, in getrocknetem Zustande vor. Auch im vorliegenden Falle, der Prüfung der Zellbreite von *Oscillatoria rubescens,* war Verf. bestrebt, auf das Originalmaterial, welches De Candolle 1825 vorgelegen hatte, zurückzugreifen. Dieses lag, auf Papier aufgezogen, in getrocknetem Zustande vor. Es war in frischem Zustande mit Wasser auf einem Stück Papier ausgebreitet worden, so daß beim Vertrocknen des Wassers die Fäden auf dem Papier haften blieben, ohne daß irgendein Klebstoff verwendet wurde; die Benetzung der Exsikkata mit Wasser genügt, damit sich die Lager wieder loslösen.

Unter das Mikroskop gebracht, lassen sich in dieser Weise viele Arten noch nach über hundert Jahren ziemlich deutlich wiedererkennen, so gut sind sie konserviert. Nur die Größenmaße stimmen nicht mehr. Namentlich die Fäden von *Hormogonales,* die ursprünglich zylindrisch (oft mit ellipsoidischem Querschnitt) waren, sind abgeplattet wie Wasserschläuche, die lange Zeit nicht mehr gebraucht wurden; sie zeigen also eine Breit- und eine Schmalseite. Mögen sie nach der Ab-

lösung vom Papier auch beliebig lang im Wasser liegen bleiben, so erlangen sie doch ihre ursprüngliche, natürliche Form nicht wieder. In Abb. 26, die der oben zitierten Arbeit (S. 25) entnommen ist, gibt Verf. in Kurve 5 ein Variationspolygon von solchen getrockneten, losgelösten und in Wasser gelegten, abgeplatteten Trichomen wieder und nennt als errechnete mittlere Trichombreite $M = 8{,}81\ \mu \pm 0{,}45$. Da wir nun wissen, daß dieselben Fäden lebend 6,2 μ breit waren, so will das heißen, daß getrocknetes Material, in Wasser gelegt, nicht geeignet ist, die ursprünglichen, wirklichen Größenverhältnisse wiedererkennen zu lassen. Es ist darum äußerste Vorsicht geboten in Fällen, wo Arten nach getrocknetem Material beschrieben oder wo die Diagnosen früher beschriebener Arten auf Grund getrockneten Materials nachträglich ergänzt wurden.

Nun gibt es ein Mittel, die durch die Trocknung eingetretene Schrumpfung einigermaßen rückgängig zu machen. Die Mykologen verwenden es mit Vorteil bei der Messung alter, geschrumpfter Sporen (z. B. von Uredineen). Es besteht darin, daß die zu prüfenden Materialien auf dem Objektträger in einen Tropfen Milchsäure gelegt und mit dem Deckgläschen zugedeckt werden. Durch die Flamme eines Streichholzes, das darunter gehalten wird, wird die Milchsäure zum Sieden gebracht, wobei die Sporen ihre ursprüngliche, natürliche Größe wieder annehmen.

Auch bei den Blaualgen bleibt dieses Mittel nicht ohne Wirkung. Tatsächlich quellen die Trichome auf, gewinnen ein straffes, turgeszentes Aussehen und haben alle sichtbaren Merkmale der Schrumpfung verloren. Die Struktur der Zellen, namentlich die Spezialbildungen, wie Kalyptra und dergleichen, werden auffallend deutlich, und wo Scheiden vorhanden sind, wie bei *Phormidium* und *Lyngbya,* sind diese leichter zu erkennen als in lebendem Zustande, da vielfach Hormogonien und Trichomstücke aus den Scheiden austreten. In Fällen, wo das Vorhandensein einer Scheide zweifelhaft ist, hilft vielfach das Aufkochen in Milchsäure, um den wirklichen Sachverhalt richtig zu erkennen.

Wie steht es nun aber mit der Wiedergewinnung der ursprünglichen Größenverhältnisse ? Die Variationspolygone solcher aufgekochter Materialien in Abb. 26 geben darauf Antwort.

Das getrocknete Originalmaterial De Candolles, das lebend 6,2 μ breite Trichome gezeigt hatte, und das nach über hundertjährigem Aufenthalt im Herbarium, in Wasser gelegt, $8{,}81\ \mu \pm 0{,}45$ ergeben hatte, zeigt nach Aufkochung in Milchsäure einen Wert von $7{,}60\ \mu \pm 0{,}39$. Die Trichome nähern sich also in Form und Größe wieder dem lebenden Zustande. Die durch die Trocknung und Alterung eingetretene Veränderung kann aber nur teilweise rückgängig gemacht werden, und so

eignet sich für *Oscillatoria* diese Aufkochung in Milchsäure nicht zur Wiedererkennung der ursprünglichen Zellbreite.

Nun stellte sich die Frage, ob die durch die Trocknung und Wiederaufweichung herbeigeführten Veränderungen bei verschiedenen Materialen wenigstens gleichsinnig verlaufen. Der Verfasser zog darum *Oscil-*

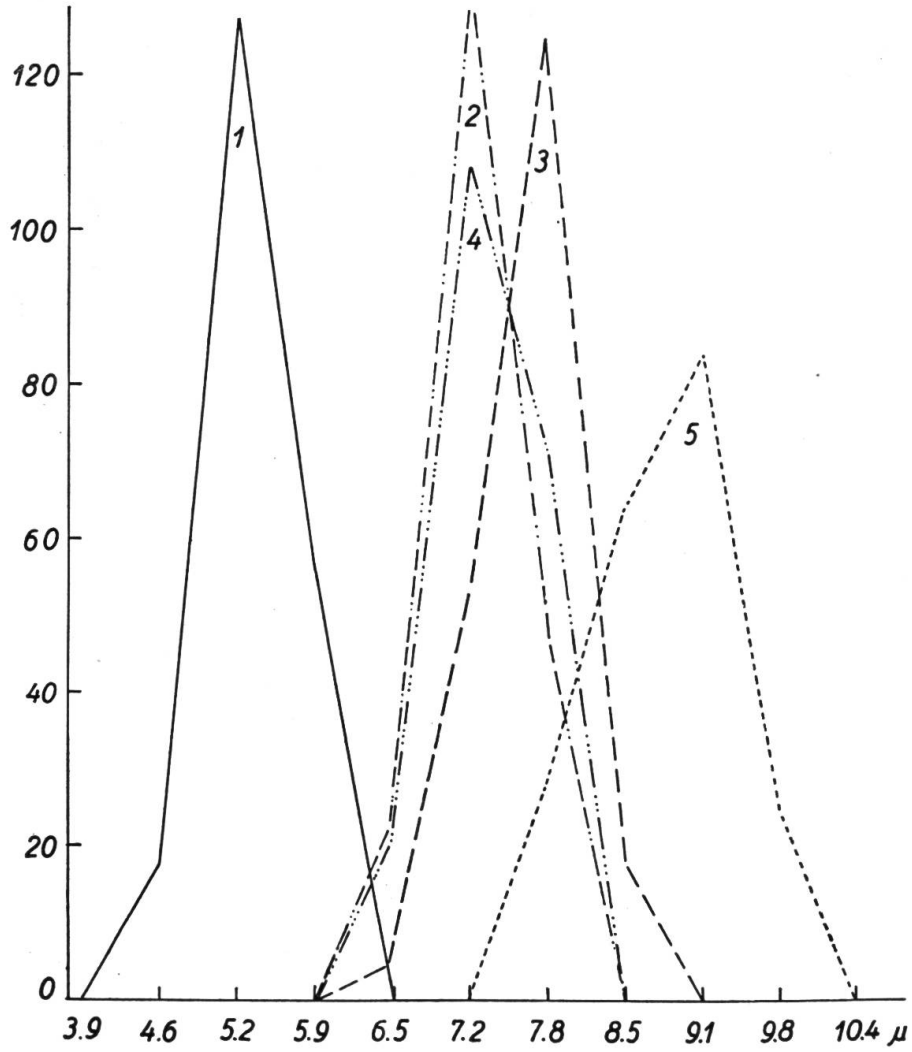

Abb. 26

Oscillatoria rubescens aus dem Murtensee; Breitenkurven

Kurve 1 : Formolmaterial vom 10. Oktober 1935. M = 5,35 μ ± 0,40.
» 2 : getrocknetes Material von 1896, in Milchsäure. M = 7,25 μ ± 0,39.
» 3 : getrocknetes Material (Originalmaterial de Candolles von 1825), in Milchsäure. M = 7,60 μ ± 0,39.
» 4 : getrocknetes Material von 1896, in Wasser. M = 7,33 μ ± 0,30.
» 5 : getrocknetes Material (Originalmaterial de Candolles von 1825), in Wasser. M = 8,81 μ ± 0,45.

Aus : Jaag (1941), Zeitschr. f. Hydrologie IX, 1—2, S. 25

latoria-Proben, die 1896 im Murtensee gesammelt und auf Papier aufgezogen worden waren, zum Vergleich heran.

In Wasser gelegt ergaben diese das in Abb. 26, Kurve 4, dargestellte Polygon mit M = 7,33 $\mu \pm 0{,}30$, in Milchsäure aufgeweicht dagegen das Kurvenbild 2 der gleichen Abbildung mit M = 7,25 $\mu \pm 0{,}39$. In diesem Falle ist also eine Veränderung der Trichombreite durch Aufkochung

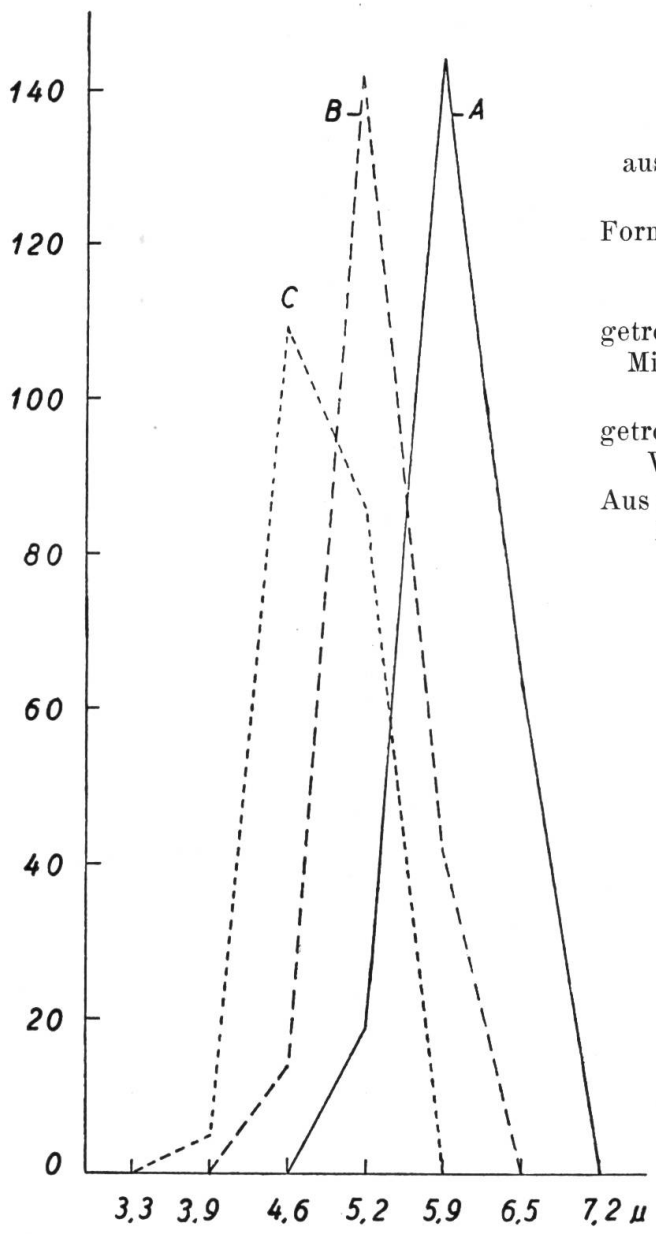

Abb. 27
Oscillatoria rubescens
aus dem Rotsee; Breitenkurven
Kurve A:
Formolmaterial vom 24. Febr. 1936.
M = 6,07 $\mu \pm 0{,}40$
Kurve B:
getrocknetes Material von 1910, in Milchsäure. M = 5,30 $\mu \pm 0{,}35$
Kurve C:
getrocknetes Material von 1910, in Wasser. M = 4,84 $\mu \pm 0{,}33$
Aus: Jaag (1941), Zeitschrift für Hydrologie IX, 1—2, S. 26

nicht eingetreten. Die Betrachtung eines dritten Materials zeigt überdies, daß auf diese Gleichsinnigkeit in der Veränderung der Zellbreite kein Verlaß sein kann. Eine Formolprobe aus dem Rothsee bei Luzern (am 24. Februar 1936 gesammelt), ergab einen Mittelwert von M = 6,07 $\mu \pm 0{,}40$ (Abb. 25, Kurve 4 und Abb. 27, Kurve A), während ein getrocknetes Material vom 6. September 1910 in Milchsäure aufgekocht eine solche von M = 5,30 $\mu \pm 0{,}35$, in Wasser gelegt dagegen eine mittlere

Breite von 4,84 $\mu \pm 0{,}33$ ergab. Die Veränderungen verlaufen also, verglichen mit den Proben aus dem Murtensee, gerade in umgekehrter Richtung, womit die Aufweichung in Milchsäure, als Methode, um in getrocknetem Material die ursprünglichen Maße wiederzuerkennen, außer Betracht fallen muß.

β) *Oscillatoria Borneti* Zukal

Jaag (l. c. S. 28) prüfte die Konstanz der Zellgröße noch an einer weiteren Art der Gattung *Oscillatoria*. Er wählte hiefür wiederum eine Spezies, die dank auffallender morphologischer Merkmale, namentlich der ihr eigentümlichen Erscheinung der Keritomie (Wabenzerschneidung) des Protoplasten mit keiner andern verwechselt werden kann. Das Material stammte aus dem Lunzer See (Niederdonau).

Schon bei der ersten Durchsicht des lebenden Materials fiel dem Verfasser die für den Typus der Art zu geringe Breite der Trichome auf. Er hob das Material in Formol fixiert auf. Die statistische Bearbeitung ergab einen Mittelwert von 7,94 $\mu \pm 0{,}46$. Die äußersten beobachteten Werte liegen zwischen 7,2 und 9,1 μ, sind also viel zu gering für den Typus der Art, für welche Zukal eine Breite von 12—16 μ angibt. Dagegen stimmt die Breite der untersuchten Alge einigermaßen überein mit var. *intermedia*, die Woronich aus Bächen des Urals beschrieb. Sie ist aber auch mit dieser nicht identisch, denn bei einem Mittelwert von 7,9 μ liegt die Zellbreite der Alge aus dem Lunzer See immer noch unterhalb der Grenze des Diagnosenwertes von 8—10 μ; sie ist auch, im Gegensatz zu var. *intermedia* an den Querwänden nicht eingeschnürt. Die fa. *tenuis* Skuja (1929) mit 5,5—7 μ Breite ist für unser Material wiederum zu schmal.

γ) Andere Vertreter aus der Reihe der *Hormogonales*

Nicht weniger einförmig erweist sich die Trichom- bzw. Zellbreite bei manchen andern Vertretern aus der Reihe der *Hormogonales*. So ergab die Ausmessung von 200 Trichomen eines in Kultur auf Erdagar gewachsenen *Nostoc*-Materials (die Art muß noch beschrieben werden) das in Abb. 28, Kurve A, dargestellte Variationspolygon mit Mittelwert und Streuung von 4,95 $\mu \pm 0{,}28$. Die gemessenen Werte liegen zwischen 4 und 6 μ, der Mittelwert kann also mit 5,0 μ angegeben werden.

Ein in derselben Weise bearbeitetes Material von *Tolypothrix sp.* aus einer Agar-Kultur ergab die Kurve B der genannten Abb. 28, mit den Werten $M = 9{,}93\ \mu \pm 0{,}61$. Das Ausgangsmaterial, das am natürlichen Wuchsort gesammelt wurde, und von dem aus die vorgenannte Kultur angelegt worden war, zeigte, im lebenden Zustand ausgemessen,

mit einem Wert von M = 9,90 $\mu \pm$ 0,73 ein praktisch vollkommen übereinstimmendes Bild der Größenverhältnisse wie das Kulturmaterial.

Aus diesen beiden Bearbeitungen geht also hervor, daß auch bei den untersuchten Vertretern von *Nostocaceen* und *Scytonemataceen* aus der Reihe der *Hormogonales* die Zell- bzw. Trichombreite nur geringe Schwankungen aufweist. Aus dem Beispiel von *Tolypothrix sp.* ergibt sich überdies, daß diese Werte von dem am natürlichen Standort

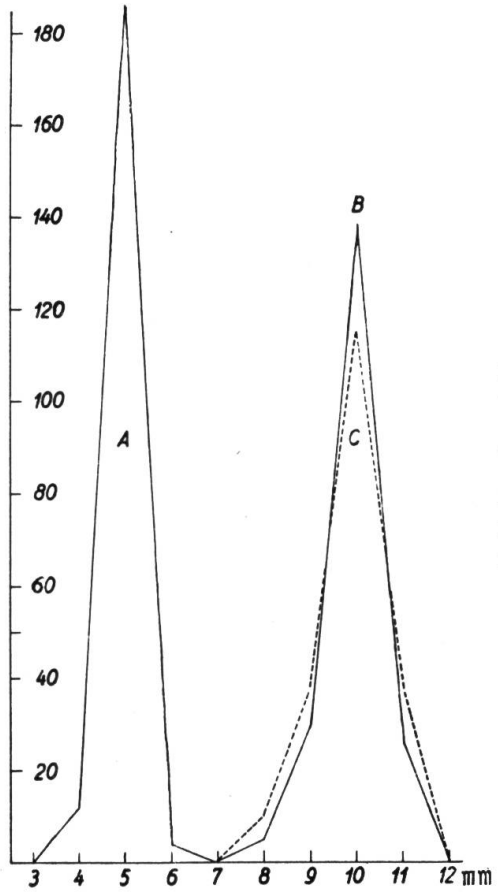

Abb. 28
Nostoc sp. (aus dem Tropengebiet). Lebendes Material auf Knop-Agar: Kurve A (Trichombreite); M = 4,95 ± 0,28. *Tolypothrix sp.* (vom Südhang der Churfirsten). Lebendes Material auf Knop-Agar: Kurve B; M = 9,93 ± 0,61. Dieselbe Art an ihrem natürlichen Wuchsort: Kurve C; M = 9,90 ± 0,73

gewachsenen und dem davon in Kultur auf künstlichem Nährboden untersuchten Material praktisch keine Abweichungen zeigen.

Die Ausmessung verschiedener Kultur-Materialien aus anderen Formenkreisen wie *Phormidium, Schizothrix, Plectonema* und *Stigonema,* ergaben dasselbe Resultat. Die diesbezüglichen Untersuchungen, die von einem unserer Schüler, *H. Kuhn,* ausgeführt und zurzeit weiter verfolgt werden, sollen im Zusammenhang mit der Behandlung anderer Blaualgenprobleme in einem spätern Zeitpunkt im einzelnen dargestellt werden.

δ) Synechococcus of. *maior* Schröter

Die Erfahrung lehrt, daß sich auch bei den *Chroococcales* die Zellgröße als Artmerkmal gut verwenden läßt. Doch sind die Verhältnisse

in manchen Formenkreisen erheblich komplizierter als bei den *Hormogonales,* insbesondere bei denjenigen Arten, welche verschiedene Entwicklungszustände, vegetative und Dauerstadien, durchlaufen, wie dies bei den eigentlichen Felsalgen *Gloeocapsa* u. a. der Fall ist. Diese sollen weiter unten kurz Erwähnung finden.

Synechococcus gehört zu den einfachsten Formen unter den *Chroococcales.* Er tritt stets in derselben vegetativen Form der dünnbehäuteten Einzelzellen in Erscheinung, nie in eigentlichen Massenentwicklungen wie die oben besprochenen *Oscillatoria*-Arten, sondern zumeist ziemlich

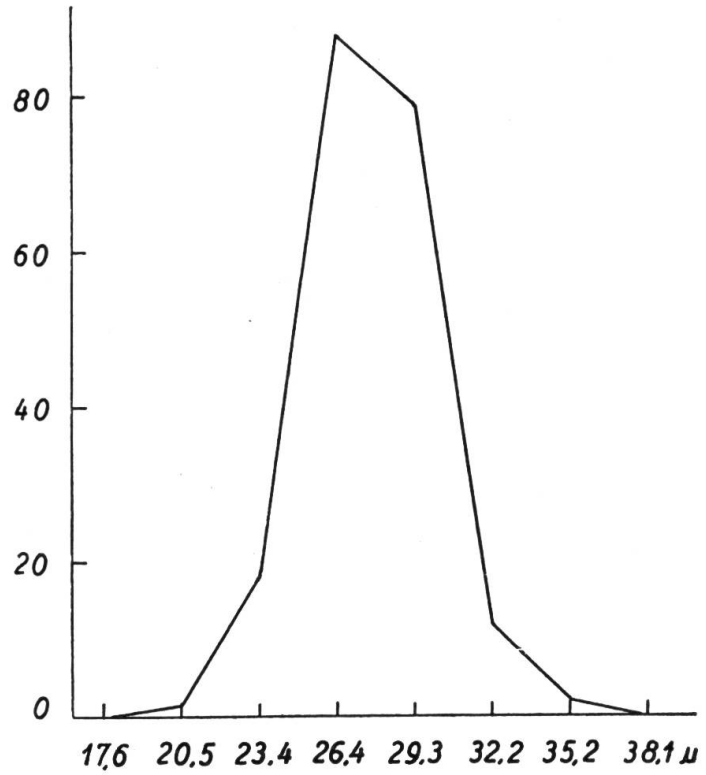

Abb. 29
Synechococcus cf. *maior; Breitenkurve.* Formolmaterial von Cevio, 16. Okt. 1940. M = 27,68 ± 0,73

spärlich anderen Algen untermischt. Wir finden die Alge im verhältnismäßig sauren Wasser von Seen, Mooren und Tümpeln, doch ist sie auch häufig im Algenbewuchs nackter Felswände vertreten.

Das Variationspolygon, welches J a a g (l. c., S. 30) aus der Messung der Breite von 200 Einzelzellen erhielt, ist in Abb. 29 dargestellt. Die gemessenen Zellbreiten liegen zwischen 20,5 und 30,2 μ und gruppieren sich um den Mittelwert $M = 27{,}68\ \mu \pm 0{,}73$. Auch hier erweist sich die Variabilität als gering, und die Zellbreite kann als Artmerkmal sehr wohl verwendet werden. Wie notwendig die genaue variationsstatistische Aufnahme einer Art ist, zeigt dieses Beispiel wiederum mit besonderer Deutlichkeit. Nach der heutigen Literatur ist es nämlich unmöglich, die Alge einer bisher beschriebenen Art einzugliedern, und doch stellt sie sicher

keine Neuentdeckung dar, sondern gehört mit größter Wahrscheinlichkeit dem Formenkreis der ungenau beschriebenen Arten *Synechococcus maior* und *S. crassus* Archer bzw. deren Varietäten und Formen an.

Für *S. maior* ist (nach Geitler, 1930) als Zellgröße mehr oder weniger 20 μ angegeben; die von Jaag untersuchte Alge ist größer. Die für *S. crassus* von West mit 20, 26,6 und 17 μ und von Elenkin mit 19—23 μ angegebenen Werte sind noch immer zu klein, da ja der Mittelwert ihrer Zellbreite noch über der oberen Grenze der genannten Arten liegt. Unter fa. *crassior* beschrieb Nordstedt eine Alge, deren Zellbreite zwischen 29—38,3 μ schwankt, Werte, die oberhalb derjenigen unseres Materials liegen, wie dies auch für die Zellbreite von *S. maior* var. *maxima* Lemm. der Fall ist.

Alle diese Beispiele zeigen, daß die Zellgröße der Blaualgen weitgehend konstant ist und darum als Artmerkmal wohl zu verwenden ist. Damit man sie aber wirklich gebrauchen kann, muß sie für jede Art und Varietät so weitgehend als möglich in ihrer gesamten Variationsbreite statistisch erfaßt werden. Wäre bei der Erstbeschreibung von Arten, Varietäten und Formen der Zellgröße mehr Beachtung geschenkt worden, so ließen sich die einzelnen Formenkreise sicher viel deutlicher gegeneinander abgrenzen, als dies zurzeit möglich ist, und die heute noch sehr unsichere Artsystematik der Blaualgen wäre wenigstens in diesem Punkte auf eine solidere Basis gestellt worden.

Wesentlich komplizierter liegen die Verhältnisse bei Arten, welche, in Abhängigkeit von ökologischen Verhältnissen des Standortes, verschiedene Entwicklungszustände durchlaufen. Besonders auffällig erweist sich in dieser Hinsicht *Gloeocapsa*, eine Gattung, deren Arten in vegetativen und Dauerzuständen, im Zustande enger und weiter, farbloser und intensiv gefärbter, homogener und deutlich geschichteter Hüllen anzutreffen sind. Wohl zeigen die einzelnen Stadien eine weitgehende Konstanz der Zellgröße. Verschiedene Entwicklungszustände aber weisen untereinander große Unterschiede auf. So können z. B. Dauerzellen von *Gloeocapsa alpina* Näg. den zwei- bis dreifachen Durchmesser von Zellen derselben Art im vegetativen Zustande und gar den fünf- bis sechsfachen Betrag von Zellen im Nannozytenstadium erreichen. In solchen Fällen muß bei der Artbeschreibung auf einen jeden dieser Zustände besonders eingegangen werden. Die Zellgröße unterliegt in einem jeden derselben einer gewissen, wenn auch geringen Variabilität, während die Zellgröße der Art innerhalb weiter Grenzen schwankt. Sollen solche vielgestaltigen Arten gegeneinander abgegrenzt werden, so müssen stets die entsprechenden Entwicklungszustände, also Dauer-, vegetative, Nannozyten-Stadien usw. miteinander verglichen werden.

Hält man aber in dieser Weise rechte Ordnung, so läßt sich auch bei ihnen die Zellgröße als gutes Artmerkmal verwenden.

Was soll man nun mit Materialien, die in keine Diagnose genau hineinpassen, anfangen ? Neue Arten möglichst vollständig und genau zu beschreiben, wäre wohl das sauberste Vorgehen im Hinblick auf die Schaffung einer sicheren Grundlage für die Cyanophyceen-Systematik. Damit würden aber längst bekannte, wenn auch ungenügend beschriebene Arten neu geschaffen, was gegenüber früheren Autoren ungerecht wäre und die Nomenklatur noch unübersichtlicher gestalten würde, als sie es bisher schon war. Überdies muß noch eine ganze Reihe von systematischen Merkmalen, wie Färbung, Weite und Schichtung der Hüllen und Scheiden in ihrer Bedeutung, Variabilität und Abhängigkeit von den Umweltbedingungen abgeklärt werden, bevor es möglich ist, sie mit gutem Grunde zur Charakterisierung von Arten zu verwenden, bzw. diesbezügliche Angaben älterer Diagnosen zu berichtigen. So möchten wir uns in der vorliegenden Arbeit vorläufig damit begnügen, kleinere, mit der Diagnose in Widerspruch stehende Artmerkmale in Kauf zu nehmen, diese aber überall aufzuzeigen, in der Hoffnung, dadurch von den verschiedenen Formenkreisen und deren Umgrenzung allmählich ein klareres Bild zu gewinnen. Dagegen verzichten wir in dieser Arbeit mit Absicht auf die Aufstellung neuer Arten. Dies soll in einem späteren Zeitpunkt unsere Aufgabe sein, wenn einmal auf Grund von Kulturversuchen für die betreffenden, als eventuell neu erachteten Formen die Amplitude ihrer morphologischen Veränderlichkeit und deren Abhängigkeit von den Wachstumsbedingungen abgeklärt ist.

ε) Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse über die Variabilität der Zellgröße

1. Variationsstatistische Untersuchungen an verschiedenen lebenden und Formol-fixierten Materialien (Proben aus Agarkulturen und vom natürlichen Wuchsort) von *Oscillatoria rubescens, Osc. Borneti* und *Synechococcus* cf. *maior,* von *Nostoc sp., Tolypothrix sp.* und anderen Arten haben ergeben, daß die Breite der Zellen und Trichome der untersuchten Algen nur sehr geringen Schwankungen unterliegt. Sie kann deshalb als arttypisch betrachtet und in der Systematik zur Charakterisierung und Umgrenzung der Arten als gutes Merkmal verwendet werden.
2. Getrocknete Materialien von *Oscillatoria rubescens* zeigen, im Vergleich zu lebendem Material, zu große oder zu geringe Zell- und Trichombreite und sind daher nicht geeignet, zur Beschreibung von Arten bzw. zur Nachprüfung und Ergänzung der ungenauen oder unvollständigen Diagnosen früherer Autoren herangezogen

zu werden. Auch durch Aufkochung in Milchsäure lassen sich getrocknete Materialien nur unvollständig in den ursprünglichen Zustand zurückführen. Fixierung mit 3prozentigem Formalin erhält dagegen Form und Größe der Trichome während beliebig langer Zeit in weitgehend natürlichem Zustande.

3. Die in verschiedenen Schweizer Seen (Murtensee, Züricher See, Zuger See, Hallwiler See, Baldegger See und Rothsee) zu regelmäßigen Massenentwicklungen gelangende *Oscillatoria rubescens* (Burgunderblut-Alge) zeigt eine nur geringfügige Variabilität der Trichombreite. Alle untersuchten Proben gehören daher derselben Art und Rasse an, welche De Candolle im Jahre 1825 aus dem Murtensee beschrieb.
4. Der in der Cyanophyceen-Literatur angegebene Wert für die Trichombreite von 6—8 μ für *Oscillatoria rubescens* entspricht nicht den Tatsachen. Die Trichombreite steht dem von De Candolle angegebenen Wert von $^1/_{360}''' = 6{,}25\ \mu$ wesentlich näher. Aus der variationsstatistischen Bearbeitung von 10 verschiedenen Materialien ergab sich ein Mittel aus 10 Mittelwerten von 5,7 μ und eine Gesamt-Variationsbreite von 4,0—7,2 μ.

Schlußfolgerung

Aus den im vorliegenden Kapitel « Die Grundlagen der Blaualgen-Systematik » dargestellten Beobachtungen und Überlegungen geht mit eindrücklicher Deutlichkeit hervor, daß bei den Blaualgen die Systematik der Gattungen und Arten heute noch vielfach auf durchaus ungenügende Grundlagen aufgebaut ist. In manchen Formenkreisen müssen die Arten neu gefaßt werden auf Grund von Merkmalen, deren Variabilität und Abhängigkeit von den Umweltfaktoren bekannt sind.

Die Erfahrungen, die uns während der Durchführung der vorliegenden Arbeit erwuchsen und die uns hinsichtlich der Umgrenzung von Gattungen und Arten zu neuen Auffassungen führten, haben wir in den nachfolgenden Kapiteln verwendet, namentlich in den Gattungen *Gloeocapsa-Aphanocapsa, Scytonema-Petalonema, Rivularia-Sacconema* usw. In anderen Gattungen, bei denen unsere Untersuchungen weniger in die Tiefe geführt werden konnten, haben wir uns dagegen, so gut als dies möglich war, an die hergebrachte Umgrenzung der Arten gehalten, selbst dann, wenn wir zur Überzeugung gelangt waren, daß auch dort mit den beobachteten Tatsachen noch manches im Widerspruch steht.

Eine Tatsache ist uns bei der Durchführung vieler Hunderte von Blaualgen-Bestimmungen klar geworden : Alle Artmerkmale müssen auf ihre Konstanz bzw. Veränderlichkeit hin und, so weit als möglich, experimentell geprüft werden, bevor wir sie mit gutem Recht zur Cha-

rakterisierung und Umgrenzung systematischer Einheiten verwenden können. Die heutige Artsystematik der Cyanophyceen besitzt nur provisorischen Wert. Beobachtung und Vergleich an möglichst vielen natürlichen Standorten können in dieser Hinsicht wertvolle Vertiefung bringen. Das Ziel aber muß in der experimentellen Erforschung jeder einzelnen Art mittels Reinkulturen gesehen werden.

b) Die Farbe der Blaualgen und ihre Abhängigkeit von Außenfaktoren

In den meisten Fällen kann der geübte Algologe Lager von Cyanophyceen schon makroskopisch an ihrer Farbe als solche erkennen; denn, obschon diese letztere eine sehr breite Skala von Nuancen umfaßt, ist ihr doch stets ein ganz bestimmter Ton eigen, der bei andern Algenklassen nicht vorkommt. Nie zeigen die Cyanophyceen ein reines Grün wie die Chlorophyceen, sondern meist matte, abgestumpfte, schmutzige Farbtöne, die von dunklem Schwarzblau oder -braun zu Grünblau oder Braungrün und zu helleren, rötlichen, braunen bis gelben Tönen hin variieren. Bei manchen Formen ist diese Lagerfarbe charakteristisch und vielfach nur geringen Schwankungen unterworfen. In diesen Fällen ist es möglich, mit einiger Sicherheit aus der Lagerfarbe makroskopisch auf die vorliegende Spezies zu schließen. Im Mikroskop läßt sich alsdann die Farbe der Zellen, Trichome usw. in beträchtlich erweitertem Maße zur Erkennung der Art auswerten. In zahlreichen andern Formenkreisen ist dagegen die Färbung sowohl des Lagers als auch der Einzelindividuen weitgehend von Außenfaktoren abhängig und verändert sich mit diesen.

Dieser Farbenwechsel kann verursacht sein durch verschiedene Faktoren physikalischer, chemischer oder physiologischer Art, und zwar zeigen diese Faktoren eine verschiedene, ja oft entgegengesetzte Wirkung auf die Farbe einerseits des Gesamtlagers oder der einzelnen Zellen und Trichome und anderseits deren Hüllen und Scheiden. Diese Abhängigkeit muß daher für die verschiedenen Fälle getrennt betrachtet werden.

aa) Der Einfluß der Lichtintensität

Nadson (1909) konnte nachweisen, daß die Fäden von *Oscillatoria amphibia* Ag. und *Phormidium laminosum* Gom. bei der Bestrahlung mit direktem Sonnenlicht allmählich ihre normale grüne Farbe verlieren und dafür eine goldig-braune oder schließlich eine gelb-braune Farbe annehmen; an einen schattigen Ort verbracht, gewinnen sie wieder ihren ursprünglichen Farbton. In dieser Weise konnte durch mehrmaliges Versetzen aus stark in schwach belichtete Standorte und umgekehrt die Abhängigkeit der Trichomfarbe mehrmals experimentell verändert werden. In derselben Richtung weisen Beobachtungen, welche F. Brand

(1900) an den Zellen von *Gloeocapsa alpina* am natürlichen Standort machte. Dieser Farbenwechsel läßt sich unschwer verstehen durch den Abbau des Chlorophylls und zum Teil wohl auch des Phycocyans in den Zellen, wobei die gelben Farbstoffe, insbesondere die Carotinoide erhalten bleiben und in den Vordergrund treten. Die Erscheinung stimmt weitgehend überein mit der allgemeinen Erfahrung, daß auch Grünalgen, welche, auf künstlichen Substraten gezogen und in verhältnismäßig starkes Licht verbracht, nach wenigen Tagen ihre grüne Farbe verlieren und mehr oder weniger schnell völlig ausbleichen. Diese Entfärbung ist nach Nadson bei Blaualgen, ähnlich wie bei Grünalgen, die Folge der Zerstörung von Farbstoffen, die im Chromatoplasma, also innerhalb der Zellmembran gelegen sind.

Ganz entgegengesetzt verhält es sich mit dem Einfluß der Belichtungsintensität auf die an die Gallerthüllen und -scheiden, also aus dem Chromatoplasma heraus abgegebenen Farbstoffe, das Gloeocapsin und das Scytonemin. In allen unsern Untersuchungen zeigte es sich, daß diese, den Felsenalgen par excellence eigenen Farbstoffe um so ausgiebiger ausgebildet werden, je stärkerer Besonnung jene ausgesetzt sind, während dieselben Algen an weniger lichtexponierten oder gar lichtschwachen Standorten den Farbstoff nur angedeutet aufweisen oder seiner völlig entbehren. Diese Abhängigkeit ist dermassen ausgeprägt, daß es bei den betreffenden Arten ohne weiteres möglich ist, aus der Intensität der Hüllenfärbung auf den Belichtungsgrad des Standortes zu schließen. In diesem Falle handelt es sich nicht um die Zerstörung bestimmter Farbstoffe, sondern um deren Neubildung unter dem Einfluß der Belichtung. Diese Abhängigkeit, auf die Geitler verschiedenenorts (1930, 1936 und 1942) und auch andere Autoren mit Nachdruck hinweisen, fand beim vorliegenden Studium der Felsvegetation neue, sichere Stützen, und zwar in sämtlichen Gattungen und Arten, welche die genannten Hüllenfarbstoffe auszubilden vermögen.

Rothüllige *Gloeocapsa* (z. B. *Gl. sanguinea* [Ag.] Kütz.) kann an lichtarmen Wuchsorten mit völlig ungefärbten Hüllen auftreten, ebenso violetthüllige (z. B. *Gl. alpina* Näg.) oder gelbhüllige *Gloeocapsa* (*Gl. Kützingiana* Näg.). An stark belichteten Stellen dagegen kann der rote, violette oder gelbe Farbstoff so reichlich in den Hüllenschichten eingelagert sein, daß im Innern derselben die Zellen kaum mehr zu erkennen sind. Eine ähnliche Abhängigkeit zeigt die Scheidenfärbung bei vielen *Hormogonales,* insbesondere bei den lichtliebenden Aerophyten, die in der Felsvegetation außerordentlich reichlich vertreten sind, wie *Stigonema, Scytonema, Tolypothrix, Calothrix* usw.

Da an mittelstark oder stark belichteten Standorten keine der genannten Blaualgen in Arten mit farblosen Hüllen oder Scheiden zu fin-

den sind, sind Zweifel berechtigt, ob die Farblosigkeit der Gallerte wirklich als Art-konstantes Merkmal anerkannt werden darf, m. a. W., ob es *Gloeocapsa-*, *Scytonema-*, *Calothrix-* usw. -Arten gibt, die durch hyaline Hüllen charakterisiert sind, oder ob « Arten » mit farblosen Hüllen nicht samt und sonders Schattenformen von bestimmten systematischen Einheiten darstellen, deren Hüllen sich unter genügendem Lichtgenuß mehr oder weniger intensiv pigmentieren. In der Art-Systematik der Cyanophyceen ist aber — und sicher vielfach zu Unrecht — die Farblosigkeit der Hüllen noch weitgehend als Artmerkmal verwendet.

Der Einfluß der Lichtfarbe

Daß die Qualität des Lichtes, d. h. die unter verschiedener Wellenlänge strahlende Lichtenergie, einen Einfluß auf die Färbung der Blaualgen ausüben kann, steht heute wohl außer Zweifel. Die Untersuchungen von Engelmann (1883) und Gaidukow (1904), auf deren Ergebnissen der Begriff der komplementären chromatischen Adaptation begründet und um die Jahrhundertwende eingehend diskutiert wurde, haben gezeigt, daß bestimmte Arten von Blaualgen unter dem Einfluß der Bestrahlung mit rotem Licht grüne, bei Bestrahlung mit grünem Licht dagegen rote Farbtöne annehmen. Diese Erscheinung wurde erklärt durch die Ausbildung verschiedener Modifikationen von Phycocyanin (Boresch 1919). Weder die von Gaidukow mitgeteilten Tatsachen noch die von Engelmann u. a. Autoren darauf aufgebauten Theorien blieben indes unwidersprochen. So zeigten namentlich Berthold-Oltmanns, daß entgegen der Auffassung Engelmanns nicht die Lichtfarbe, sondern die Intensität des Lichtes die Tiefenverteilung der Algen im Meere bedingt. Magnus und Schindler und auch Pringsheim setzten sogar die experimentellen Beobachtungen Gaidukows in Zweifel, während Boresch (1913) Ergebnisse aus Kulturversuchen mitteilt, welche über die Existenz einer chromatischen Adaptation für *Phormidium foveolarum* doch wohl kaum einen Zweifel offen lassen. Mehrere andere *Phormidium*-Arten zeigten freilich die Erscheinung nicht.

In neuerer Zeit haben Geitler und Ruttner (1935) bei der Beschreibung der « rotbunten Tiefenbiozönose » in tropischen Seen mit Nachdruck wiederum auf das wirkliche Vorhandensein einer « chromatischen Adaptation » bei einer Reihe von Cyanophyceen hingewiesen. Sonst ist es um diesen eigenartigen Farbenwechsel eher still geworden. Jedenfalls konnte sichergestellt werden, — und unsere eigenen Untersuchungen weisen nach der nämlichen Richtung —, daß es sich dabei keineswegs um eine allgemeine Erscheinung unter den Blaualgen handelt, sondern daß eine nur geringe Zahl von Arten, insbesondere aus der

Familie der *Oscillatoriaceen*, seiner fähig ist. Sollte die Mitteilung Engelmanns, wonach z. B. grünbestrahlte Blaualgen, in weisses Licht zurückversetzt, ihre Komplementärfarbe noch monatelang beibehalten, zutreffen, so käme ihr in der Frage der Verwertungsmöglichkeit der Algenfarbe als systematischem Merkmal eine besondere Bedeutung zu. Sie wurde aber seither durch keinerlei neue Beobachtungen gestützt.

Für die Bestimmung unserer Blaualgen des Gesteins spielt die Beeinflussung ihrer Farbe durch die Qualität des Lichtes kaum eine Rolle; denn, wenn auch an manchen Wuchsorten das Licht beim Durchgang durch das grüne Laubwerk von Bäumen und Sträuchern verändert wird, so treten solche Fälle doch an Zahl weit in den Hintergrund gegenüber all jenen, wo der Standort der untersuchten Algen von unfiltriertem, weißem Licht bestrahlt wird.

bb) Die Farbänderung durch Stickstoffmangel

Auch die Zusammensetzung des Nährsubstrates kann die Farbe der Blaualgen verändern. So berichtet Boresch, daß Rohkulturen von *Phormidium Corium* auf Agarböden in ein und derselben Nährlösung allmählich ihre grüne Lagerfarbe verloren und immer mehr gelbbraune Farbtöne annahmen. Diese Farbänderung wird durch die Erschöpfung des Nährbodens an Nitraten verursacht. Bringt man nämlich in derart verfärbte Kulturen Stickstoff in Form von Nitraten oder organischen Verbindungen, so nehmen sie schon im Verlaufe weniger Tage ihre frühere grüne Farbe wieder an. Dieser Farbumschlag beruht, in ähnlicher Weise wie derjenige, der durch starke Belichtung verursacht wird, auf einem Abbau des Chlorophylls und des Phycocyans, so daß die im wesentlichen allein zurückbleibenden Carotinoide die gelbbraune Färbung der Alge bestimmen. Bei Darreichung von Nitraten kommt es zu einer sofortigen Wiederbildung und Anhäufung der zerstörten Farbstoffe, die in dem alsbald sichtbaren Ergrünen der Alge in Erscheinung tritt. Dieses Ergrünen ist im wesentlichen unabhängig vom Licht. Die braun gewordenen *Phormidium*-Rasen ergrünen auch im Dunkeln in stickstoffreichen Lösungen, wenn auch die so zustande gekommene Färbung an Intensität der am Licht erreichten etwas nachsteht. An Wasserkulturen von *Gloeocapsa alpina* beobachtete F. Brand (1900) ähnliche Verfärbungen, die auf Stickstoffmangel der Nährlösung zurückzuführen sein dürften.

Solche stickstoffchlorotische Cyanophyceen können in der Natur sehr häufig beobachtet werden, namentlich an Lagern, welche den nackten Fels besiedeln und wo ein stickstoffarmes Sicker- oder Tropfwasser den Wuchsort benetzt. Es ist deshalb in allen diesen Fällen bei Art-

bestimmungen, in denen die Lager- oder Zellfarbe als diagnostisches Merkmal verwendet wird, größte Vorsicht geboten. In den vorliegenden Untersuchungen wurden solche Verfärbungen namentlich in den Gattungen *Chroococcus, Plectonema, Phormidium, Lyngbya* und *Schizothrix* beobachtet. Sie betreffen sowohl die Farbe des Gesamtlagers als auch diejenige der Zellen und Zellverbände. Ob auch die Ausbildung der Hüllenfarbstoffe durch Stickstoffmangel beeinflußt wird, entzieht sich vorläufig unserer Kenntnis.

Indessen brauchen Lagerverfärbungen von der Art, wie sie Boresch für *Phormidium Corium* beschreibt, keineswegs immer mit Stickstoffmangel im Zusammenhang zu stehen. So beobachteten wir in unsern Blaualgen*kulturen* derartige Farbänderungen hauptsächlich von blaugrünen nach gelben, gelbbraunen und gelbroten Farbtönen. Manche Arten, insbesondere diejenigen aus dem Formenkreise von *Plectonema,* zeigten auf Erdagar diese Veränderungen schon sehr bald nach dem Aufgehen der Kultur, und diese wiederholen sich bei jeder Überimpfung schon beim Anwachsen auf dem neuen Nährboden. Stickstoffmangel allein kann in diesen Fällen also für die Farbänderung nicht verantwortlich gemacht werden. Ihre Ursachen dürften verwickelterer Art sein. Jedenfalls verhalten sich die verschiedenen Arten mit Hinsicht auf den Stickstoffgehalt des Substrats in ihrer Färbung weitgehend verschieden.

Auch braucht Stickstoffmangel keineswegs notwendigerweise eine Verfärbung des Lagers oder einzelner Zellen herbeizuführen. So beobachteten wir bei *Nostoc, Anabaena* und manchen Phormidien nie eine solche Abhängigkeit. Auch in alten, vertrocknenden Kulturen, bei denen der Nährboden von einem dichten Pelz des Algenlagers über- und z. T. durchwuchert war, zeigte dieses keinerlei Anzeichen von Verfärbung. Ja wir konnten an einem Beispiel experimentell nachweisen, daß der Stickstoffgehalt des Substrats keinerlei Einfluß auf die Farbe des sich entwickelnden Lagers ausübt.

Die Gonidienalge der tropischen Flechte *Sticta Tjibodensis* wurde anläßlich unseres Tropenaufenthaltes in Westjava in den Jahren 1937/38 isoliert und während vier Jahren auf Knopagar in Reinkultur gezogen. Nie zeigte sie sich in ihrer Koloniefarbe verändert, gleichviel, ob wir sie dem Sonnenlicht oder dem diffusen Licht des Laboratoriums aussetzten.

Zu Beginn des Jahres 1943 impften wir sie wiederum in Erlenmeyerkölbchen, die mit je 50 cm^3 Nähragar beschickt waren, aus, indem wir die Nährlösung in der Weise variierten, daß die verwendeten Salze in einheitlicher Zusammensetzung und Konzentration verwendet wurden, mit Ausnahme des Kalziumnitrats, das in verschiedenen Verdünnungen beigegeben wurde.

Als Grund-Nährlösung verwendeten wir wiederum diejenige nach Knop, die vom Zeitpunkt der Isolierung an, stets dem Agar beigegeben worden war. Sie hat bekanntlich die folgende Zusammensetzung :

H_2O	1000
$Ca(NO_3)_2$ . .	1
$MgSO_4$ . . .	0,25
KCl	0,25
KH_2PO_4 . . .	0,25
$FeCl_3$ (1%) .	1 Tropfen

Nun stellten wir, außer dieser einen, fünf weitere Serien her, in denen statt 1 g/l folgende Mengen $Ca(NO_3)_2$ beigegeben waren : 1. 5 g/l, 2. 0,5 g/l, 3. 0,1 g/l, 4. 0,05 g/l und 5. 0,01 g/l. Mit diesen sechs Nährlösungen wurden je 10 Erlenmeyerkölbchen beschickt, mit 1,5 % Agar versteift, mit der *Nostoc*-Alge beimpft und in einem, durch weißen Baumwollstoff vor direkter Besonnung geschützten Raum des Glashauses ausgesetzt.

Die Versuchsergebnisse wurden während der Dauer von etwas mehr als einem Jahr, d. h. so lange, bis der Nährboden völlig vertrocknet war, jeden Monat einmal abgelesen.

In allen Serien gelangte die Alge zu guter und normaler Entwicklung und bildete Kolonien von 1,2—3,1 cm im Durchmesser. Dabei zeigte es sich, daß die Versuchspflanze in allen Reihen tief dunkel-blaugrüne Kolonien ausbildete, die nur in der Menge der entwickelten Zellen Unterschiede zeigten. Die Koloniefarbe und die Farbe der Einzeltrichome erwies — und dies bis zum Ende der Versuchsdauer — keinerlei Unterschiede.

Der außerordentlich geringe Stickstoffgehalt der unter 5. angeführten Nährbodenserie, der schon bei der Aussaat der Kultur nur dem hundertsten Teil des Gehaltes einer normalen Nährlösung entsprach, vermochte also die Färbung der Zellen und der ganzen Kolonie in keiner Weise zu beeinflussen. Eine andere, in einem Material vom Felsentälchen bei Schaffhausen gesammelte *Nostoc*-Art — es handelt sich wahrscheinlich um *Nostoc sphaericum* — zeigte im stickstoffarmen Substrat eine deutliche Verfärbung nach Gelb hin, während im stickstoffreichen Medium die Kolonien die ihnen bekannte dunkel-blaugrüne Farbe aufwiesen. Im Verhalten dem Stickstoff gegenüber bestehen zwischen den einzelnen Arten offenbar weitgehende Unterschiede.

cc) Die Farbänderung durch Eisenmangel

Ähnliche wie die durch Stickstoffmangel verursachten Verfärbungen können durch den Mangel an Eisen im Nährsubstrat herbeigeführt werden. Boresch wies diese Erscheinung nach an Kulturen von *Phormidium Retzii* (Ag.) Gom. var. *nigro-violacea* Wille, bei denen sich die normalerweise olivgrüne bis oliv- oder sepiabraune Farbe mit dem Alter nach violetten, rotvioletten, braunroten, rotbraunen, mitunter auch gelbbraunen Tönen hin verfärbte. Wurde diesen Agarkulturen ein Eisensalz zugegeben, so gewannen sie schon nach wenigen Tagen die frühere, normale olivgrüne Farbe, zeigten aber bei abermals eintretendem Eisenmangel wiederum die genannte Verfärbung. Dabei ist natürlich Voraussetzung, daß der Stickstoffgehalt genügend sei, ansonst er selbst als Minimumfaktor wirken und seinerseits die in Verfärbungen zutage tretenden Mangelerscheinungen verursachen würde. Ähnlich wie bei Stickstoffmangel sind die bei *Phormidium Retzii* auf Eisenmangel beruhenden Verfärbungen auf den fortschreitenden Abbau des Chlorophylls und der wasserlöslichen Farbstoffe (Phykochromoproteide Kylins) zurückzuführen. Es handelt sich hier also, ähnlich wie dies für die höheren Pflanzen bekannt ist, um eine Eisenchlorose.

dd) Die Farbänderung durch die Reaktion des den Wuchsort benetzenden Wassers

In diesem Kapitel sind wir in der Lage, einen bisher völlig außer acht gelassenen Faktor einzuführen, der wohl die auffallendsten und bedeutungsvollsten Farbänderungen an Blaualgen hervorruft. Es betrifft dies die Reaktion des Standortes, d. h. die Wasserstoffionen-Konzentration, den pH-Wert des Wassers, welches den Standort befeuchtet und die Felsoberfläche den Algen bewohnbar macht. Dabei sind es gerade die repräsentativsten und zahlenmäßig am reichlichsten vertretenen Felsenalgen, insbesondere eine Reihe von Arten aus der Gattung *Gloeocapsa*, welche auf diesen Faktor reagieren, nämlich die mit roten bzw. violetten Hüllen versehenen Arten aus den Untergattungen *Rhodocapsa* und *Cyanocapsa*.

Die bisher gebräuchliche Artsystematik innerhalb der Gattung *Gloeocapsa* ist auf die Auffassung gegründet, daß die Farbe der Gallerthüllen für die verschiedenen Arten spezifisch, erblich festgelegt, also Artkonstant und von den Umweltfaktoren, wie sie in der Natur gegeben sind, unveränderlich sei. Diese Auffassung erlaubte, Arten mit rotgefärbten Hüllen in einer Untergattung *Rhodocapsa*, in entsprechender Weise die Arten mit violetten und blauen Hüllen in der Untergattung *Cyanocapsa*, und diejenigen mit gelben Hüllen in der Untergattung *Chryso-*

capsa zusammenzufassen. Auch die Arten, deren Hüllen keine Färbung zeigen, wurden, als unter sich näher verwandt, in der Untergattung *Hyalocapsa* zusammengezogen.

Auf dieser Anschauungsweise fußen alle bisherigen Arbeiten systematischer, floristischer, pflanzengeographischer und soziologischer Art, wenn dabei auch gelegentlich zugegeben wird, daß manche Formenkreise, namentlich diejenigen mit stahlblau gefärbten Hüllen, noch der eingehenderen Untersuchung dringend bedürfen (Geitler, 1930).

Unsere Untersuchungen am natürlichen Wuchsort der Algen führten uns zu der Auffassung, daß die Hüllenfärbung der *Gloeocapsa*-Arten, namentlich soweit es sich um rote und violette Farbtöne handelt, keineswegs unveränderlich festgelegte Eigenschaften einzelner Arten darstellen, sondern daß diese Färbungen sehr weitgehend von der Reaktion des Substrats abhängen und darum zur Charakterisierung von Arten nur bedingt verwendet werden dürfen.

Betrachten wir zunächst die dreierlei Hüllenfärbungen der *Gloeocapsa*-Arten. Wir wissen darüber freilich recht wenig, und das wenige Bekannte geht auf Nägeli und Schwendener (1877) zurück; die damaligen Kenntnisse sind in der nachfolgenden Mitteilung dieser Autoren zusammengefaßt (l. c. S. 505): «Farbstoffe, welche nur eingelagert in die Membranen vorkommen. Von den hierher gehörenden Farbstoffen wurde bis jetzt keiner genau untersucht. Alle unsere Kenntnisse hierüber beschränken sich auf gelegentliche Beobachtungen über Löslichkeit und Veränderung des Farbtones unter dem Einflusse der Reagentien. Als Beispiele von Farbstoffen, welche uns als Einlagerungen in Membranen bekannt sind, führen wir zunächst diejenigen an, welche bei den Nostochinen (Chroococcaceen und Nostochaceen) vorkommen. Sie zeigen die verschiedensten Nuancen zwischen Gelb und Blau, kommen aber namentlich einerseits in braungelben, anderseits in roten und blauvioletten Tönen vor. Sie gehören zwei Verbindungen an: Das Gloeocapsin ist rot bis blau; durch Salzsäure wird es rot (schön rosenrot, rotorange oder bläulichrot), durch Kali blau oder blauviolett; es findet sich vorzüglich bei *Gloeocapsa,* doch auch bei einigen Fadenalgen.

Das Scytonemin ist gelb bis dunkelbraun; es wird durch Salzsäure spangrün und durch Kali wieder gelb, oft fast goldgelb. Es kommt bei vielen fadenförmigen Nostochaceen (*Scytonema, Schizosiphon* usw.), selten bei Chroococcaceen vor.»

Seit dieser Mitteilung Nägelis ist über die Natur und die Bedeutung dieser Farbstoffe an neuen Erkenntnissen kaum etwas zutage

gefördert worden. Dabei ist es erstaunlich, daß der Hinweis, wonach unter dem Deckglas das Gloeocapsin durch Zusatz von Säuren bzw. Laugen die Farbe wechselt, sich also ähnlich den Anthocyanen, dem Lakmus und andern Farbstoffen, wie ein Indikator auf die Reaktion des umgebenden Mediums verhält, weder von Nägeli und Schwendener noch von neueren Autoren in irgendeiner Weise ausgenützt wurde. Über den spezifischen systematischen Wert des roten bzw. violetten Hüllenfarbstoffes äußern sich deren Entdecker nicht, und an eine mögliche Beeinflussung der Hüllenfärbung durch Faktoren des natürlichen Standortes haben sie offenbar nicht gedacht. Dagegen schlagen sie in einer Fußnote (S. 505) vor, Arten mit gelben Hüllen als eigene Gattung, *Xanthocapsa,* von den rot- bzw. violetthülligen Arten abzutrennen. Damit wird die von Nägeli (1849) aufgestellte Art *Gloeocapsa ambigua,* in welcher er gelbe *(Gl. ambigua* a. *fuscolutea)* und violetthüllige (b. *violacea*) Formen zusammenfaßt, hinfällig.

Kirchner (1900) schlug hinsichtlich der rot- bzw. violetthülligen Formen einen klaren, aber, nach unserer Auffassung, unrichtigen Weg ein, wenn er durch die Schaffung der Untergattung *Cyanocapsa* die Formen mit violetten Hüllen von den in der Untergattung *Rhodocapsa* zusammengefaßten Arten mit roten Hüllen abtrennte. Aber die Auffassung von der Artkonstanz der roten bzw. violetten Hüllenfarbe gewann in neuerer Zeit immer mehr an Raum. Geitler (1930) drückt diese Auffassung aus (S. 179) in den Worten : « Es scheint zwar sicher, daß rot-, violett- und braungefärbte Formen *nicht* ineinander übergehen », und (1936, S. 31) : « Das Auftreten der Membranfarbstoffe ist spezifisch; so können z. B. *Gloeocapsa*-Arten mit roten Hüllen keine blau- oder braungefärbten Hüllen bilden, Arten mit braunen Hüllen keine roten oder blauen Hüllen usw.»

Frémy (1929—1933, 1930), Ercegowič (1932), Nováček (1929 und 1934), Marchesoni (1939), Geitler und Ruttner (1935), Messikommer (1942) und andere Autoren, welche Blaualgen in ihren natürlichen Gesellschaften untersuchten, nahmen diese Auffassung ebenfalls als Grundlage, und Nováček kam in seinen Aufnahmen in Mohelno zu der Auffassung, daß die rothülligen Formen, wie *Gloeocapsa sanguinea* und *Gl. Ralfsiana,* auf Silikatfels, die violetthülligen Arten, vorab *Gl. alpina,* auf Kalkgestein angewiesen seien.

Der Verfasser selbst (1936) neigte auf Grund seiner ersten Untersuchungen dieser Auffassung zu, wenn auch nicht mit ganz gutem Gewissen, weil eine Reihe von Standorten eine Vegetation zeigte, die mit dieser Auffassung nicht leicht in Übereinstimmung gebracht werden

konnte. Er drückte sich damals (Jaag, 1936, S. 58) in folgenden Worten aus : « Die Algenflora des Silikatgesteins ist in ihrer Zusammensetzung von der charakteristischen Algenflora des Kalksubstrates deutlich verschieden. Tatsächlich wird man ohne Kenntnis der Herkunft eines Materials bei der Betrachtung im Mikroskop nie im Zweifel sein, ob es sich um eine Silikat- oder eine Kalkflora handelt. Auf einem Silikatfelsen dominiert wohl immer *Gloeocapsa Ralfsiana* neben *Scytonema myochrous* und *Stigonema minutum. Gloeocapsa alpina* ist oft beigemischt. Sie scheint in ihren Ansprüchen an das Substrat weniger spezifisch zu sein. Dagegen wird man *Gloeocapsa Ralfsiana* auf Kalk nie dominierend finden; einzelne Vorkommnisse auf Kalk müssen noch genau abgeklärt werden. Diese werden wahrscheinlich durch das Vorhandensein einer Quarzader oder eines noch nicht bekannten Faktors (pH-Wert durch irgendeine Ursache beeinflußt) bedingt.»

Die seither weitergeführten Untersuchungen brachten in diese, damals noch nicht klar durchschauten Fragen Gewißheit, indem der vermutete Faktor, die Reaktion des Standortes, in seiner ganzen Bedeutung erkannt wurde, wodurch die erwähnten, weil der Theorie widersprechenden, undurchsichtigen Fälle erklärt werden konnten.

Ein Material, welches der Verfasser am Hörnli bei Arosa sammelte und in welchem rot- und violetthüllige Kolonien von *Gloeocapsa* ungefähr in gleicher Zahl nebeneinander lagen, brachte den ersten Anstoß zur Lösung des Problems. Insbesondere war es ein mikroskopisches Präparat, in welchem Kolonien nebeneinander lagen, die, abgesehen von der Farbe ihrer Gallerthüllen, einander derart glichen, daß mit Sicherheit angenommen werden mußte, daß sie Schwesterkolonien darstellten. Jedenfalls wurde uns dabei klar, daß diese Zellen, die nach der geltenden Systematik, wegen ihrer Hüllenfarbe im einen Falle zu *Gloeocapsa sanguinea,* im andern Falle zu *Gl. alpina* gestellt werden mußten, obschon sie sich in keinem einzigen anderen Punkte unterschieden, genetisch zusammengehörten. Überdies waren die beiderlei gefärbten Typen von Kolonien verbunden durch Kolonien, die alle Übergänge in der Farbennuance von Rot zu Violett zeigten, so daß es unmöglich war, sie mit gutem Grund der einen oder der andern Art zuzuweisen. Nachdem wir (ohne damals noch die Mitteilungen von Nägeli und Schwendener zu kennen) alsbald die Möglichkeit einer Beeinflussung des Farbstoffes durch Säuren und Laugen festgestellt hatten, indem nach Zusatz von Salzsäure sämtliche Kolonien eine lebhaft rote Farbe annahmen, während sie nach Zusatz von Ammoniak einheitlich nach der violetten Seite hin umschlugen, drängte sich der Gedanke auf, daß die Reaktion des Stand-

ortes, also der pH-Wert des Sickerwassers, das den Fels benetzte, einen ähnlichen Einfluß auf die Hüllenfarbe ausüben könnte.

So prüften wir in der Folge eine große Zahl von Standorten auf die Reaktion des sie benetzenden Wassers und kamen dabei zu dem ganz eindeutigen Ergebnis, daß überall da, wo die Reaktion sauer war, d. h. unterhalb einem pH-Wert von zirka 6,5 lag, rotgefärbte Formen, dagegen überall da, wo dieser Wert höher lag, violett gefärbte Formen vorhanden waren. Nun war es gegeben, auch die Reaktion jener oben erwähnten Standorte, wo, entgegen der Erwartung, auf Silikatgestein violette Arten gefunden worden waren, zu prüfen. Das Ergebnis war ebenfalls eindeutig, indem sich in allen diesen Fällen Werte von über pH 6,5 ergaben. Dies ist ja leicht möglich im Gebiete des Serpentins, des Prasinits usw., die zu den basischen Silikatgesteinen gehören und deshalb verhältnismäßig hohe pH-Werte ergeben; überdies erwies sich der Serpentin nicht kalkfrei, was aus der Tatsache hervorging, daß er bei Zusatz von Salzsäure leicht aufschäumte. Wir haben späterhin auch auf Kalk rotgefärbte Formen beobachtet und dabei in Übereinstimmung mit den übrigen Messungen pH-Werte unter 6,5 beobachtet. Auch dieser Tatbestand läßt sich leicht erklären, wenn das Wasser Stellen mit saurer Reaktion wie Moorboden und dergleichen durchfließt.

In anderen Fällen, wo rot- und violetthüllige *Gloeocapsa* auf kleinstem Raum vermischt vorlag, wie dies z. B. bei dem erwähnten Material vom Hörnli bei Arosa und bei noch manchen anderen Sammelproben zutraf, konnte eine Reaktion des benetzenden Wassers im Bereiche von pH 6,3—6,8 festgestellt werden. Dies ist die Spanne, innerhalb deren das Gloeocapsin von Rot nach Violett umschlägt. Die gleichzeitige Rotfärbung in den Hüllen der einen *Gloeocapsa*-Lager, die Violettfärbung in den Hüllen der andern und das Auftreten von Farbtönen, die mit Sicherheit weder zum einen noch zum andern dieser beiden Typen gezählt werden konnten, hatte damit eine Erklärung gefunden. Damit soll nicht gesagt sein, daß die Beeinflussung des Hüllenfarbstoffes durch die Reaktion des Wassers eine unmittelbare sei. Sie kann auf indirektem Wege erfolgen und andere Faktoren können dabei mitbeteiligt sein; der Anstoß zur speziellen Farbgebung des Pigments aber dürfte auf die Reaktion des Substrats zurückzuführen sein.

In einem folgenden Kapitel werden wir die Konsequenzen, die sich aus dieser Beeinflussung des Hüllenpigments durch die Reaktion des Wuchsortes ergeben, im speziellen besprechen.

Wenn sich auch der gelbe Farbstoff in den Hüllen verschiedener *Gloeocapsa*-Arten bei Zusatz von Salzsäure nach Grün umfärbt, so hat dieser Umstand doch auf die natürliche Färbung der Algen an ihrem Standorte kaum eine Bedeutung. Nie sieht man eine charakteristische grüne Färbung der Hüllen, was wohl damit erklärt werden kann, daß die Reaktion am natürlichen Standort nicht so tiefe Werte erreicht, wie dies für die Umfärbung notwendig wäre. Eines aber ist sicher: daß, wie Nägeli und Schwendener (l. c.) mit aller Deutlichkeit hervorhoben, der gelbe Hüllenfarbstoff, das Scytonemin, grundverschieden ist von dem rot-violetten Farbstoff, und daß deshalb die Zusammenfassung und Abtrennung der gelbhülligen Formen von den rot-violetthülligen vollkommen zu Recht besteht.

Betrachtet man in dieser Weise die Färbung der Blaualgen (Lager, Zellen, Hüllen und Scheiden) in ihrer weitgehenden Abhängigkeit von den Außenfaktoren, so wird einem klar, wie vorsichtig man vorgehen muß in ihrer Verwertung zur Charakterisierung, Umgrenzung und Trennung von Arten. Die heutige Systematik ist zweifellos noch viel zu stark auf mehr zufällige Farbmerkmale begründet, wenn auch Geitler manchenorts auf die Gefahr von Falschbestimmungen als Folge allzu weitgehender Verwendung der Lager- und Zellenfarbe hinweist.

Für diese auf Grund der Beobachtung in der Natur gewonnene Auffassung gilt es nun, auf experimentellem Wege den Beweis zu erbringen. Dies ist aber eine keineswegs einfache Aufgabe, da sich die in Frage stehenden *Gloeocapsa*-Arten der Kultur auf künstlichen Nährböden vorläufig widersetzen. Hingegen ließ sich eine Teilfrage, diejenige der Identität des Pigments in der roten und der violetten Modifikation der *Gloeocapsa*-Algen bereits abklären. Dieser Aufgabe unterzog sich unser Schüler N. Gemsch (1943), der eine Methode zur Extraktion des Gloeocapsins ausarbeitete und unter der Kontrolle von Prof. P. Karrer auf spektrometrischem Wege diesen Nachweis einwandfrei erbrachte. Wir fügen unsern eigenen Befunden aus der Arbeit Gemschs 6 Tabellen (20—25) mit den dazugehörigen Kurven (Abb. 31—33) der Lichtabsorption des aus rothülliger *Gloeocapsa sanguinea* und violetthülliger *Gloeocapsa alpina* extrahierten Pigments innerhalb des Spektralbereiches von 3900—5700 Å bei. Aus dieser Gegenüberstellung geht die Identität der beiderlei Pigmentextrakte eindeutig hervor.

Absorption des Farbstoffextraktes aus *Gloeocapsa sanguinea* und *Gloeocapsa alpina*. (Auszug mit 2 %igem HCl-Aceton *nach* Vorextraktion des Chlorophylls und seiner Begleitfarbstoffe. Spektrographische Aufnahme sofort nach Herstellung des Extraktes.) Nach *N. Gemsch* (1943), S. 158.

Tabelle 20
Gloeocapsa sanguinea

λ in Å-Einheiten	Extinktion log ε
3058	(x+1),3010
4046	(x+1),000
4180, 4510, 4785	x,699
4395, 4890	x,524
4967	x,398
5195	x,222
5681	x,096
—	x,000

Tabelle 21
Gloeocapsa alpina

λ in Å-Einheiten	Extinktion log ε
3958	(x+1),3010
4054	(x+1),000
4223, 4500, 4830	x,699
4390, 4900	x,524
4967	x,398
5235	x,222
5681	x,096

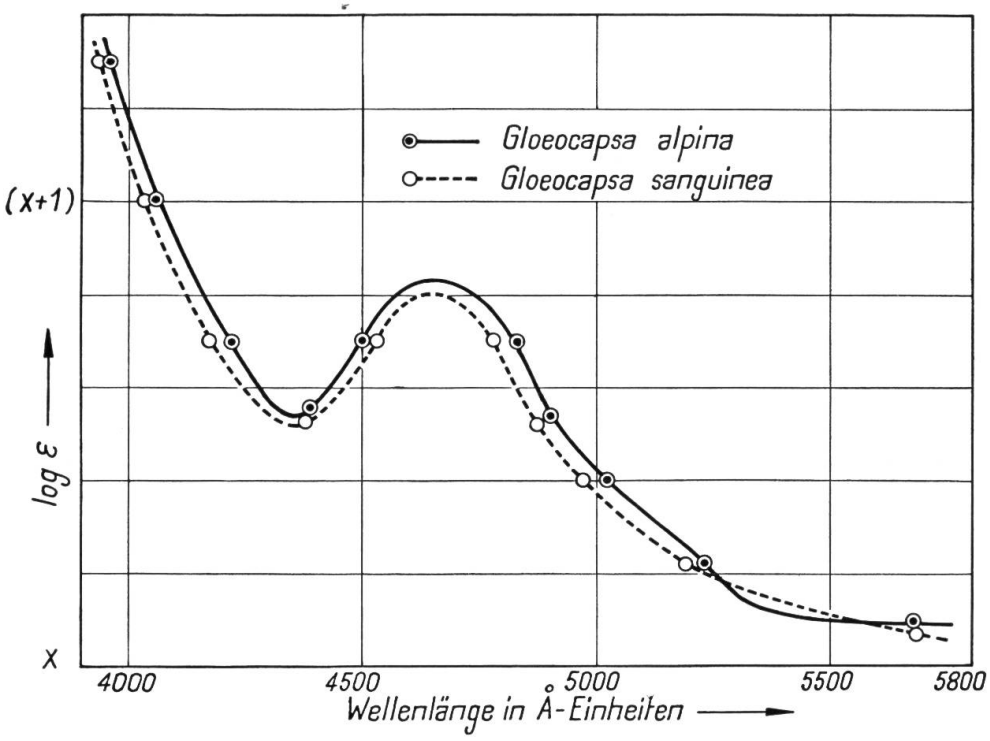

Abb. 30
Graphische Darstellung der Meßwerte von Tabellen 20 und 21

Absorption des Farbstoffextraktes aus *Gloeocapsa sanguinea* und *Gloeocapsa alpina*. (Auszug mit 2 %igem HCl-Aceton *nach* Vorextraktion des Chlorophylls und seiner Begleitfarbstoffe. Spektrographische Aufnahme 24 Stunden nach Herstellung des Extraktes.)

Tabelle 22

Gloeocapsa sanguinea

λ in Å-Einheiten	Extinktion log ε
4098	(x+1),000
4963, 4500, 4903	x,699
4400	x,524
5085	x,398
5222	x,222
5301	x,000

Tabelle 23

Gloeocapsa alpina

λ in Å-Einheiten	Extinktion log ε
4048	(x+1),000
4194, 4523, 4820	x,699
4390	x,524
5020	x,398
5117	x,222
5189	x,096
—	x,000

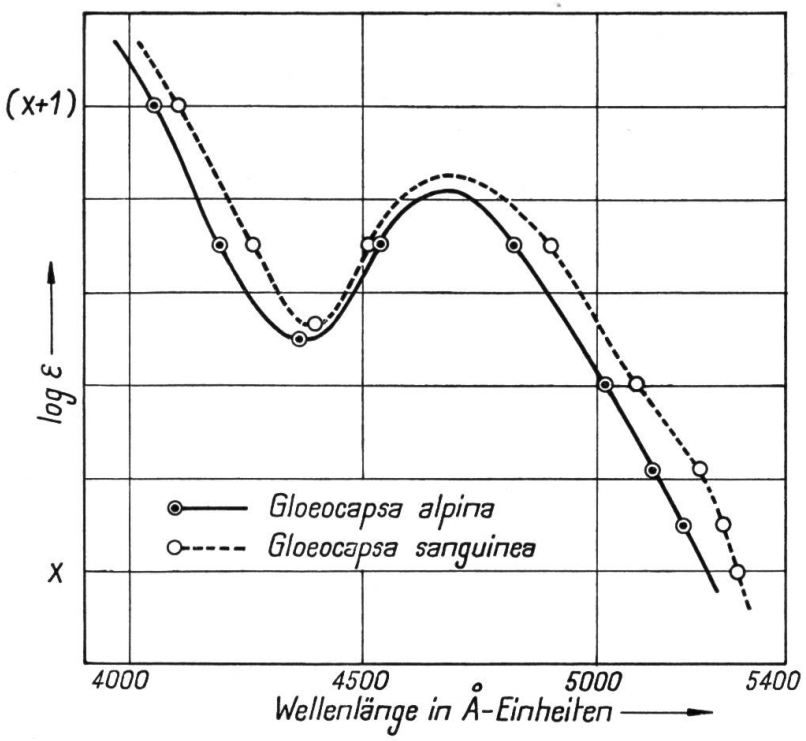

Abb. 31

Graphische Darstellung der Meßwerte von Tabellen 22 und 23

Absorption des Farbstoffextraktes aus *Gloeocapsa sanguinea* und *Gloeocapsa alpina.* (Auszug mit 2 %igem HCl-Aceton *nach* Vorextraktion des Chlorophylls samt Begleitfarbstoffen. Spektrographische Aufnahme 111 Stunden nach Herstellung des Extraktes.)

Tabelle 24

Gloeocapsa sanguinea

λ in Å-Einheiten	Extinktion log ε
4123	(x+1),000
4250, 4550, 4912	x,699
5058	x,456
5160	x,301
5224	x,154
5341	x,000

Tabelle 25

Gloeocapsa alpina

λ in Å-Einheiten	Extinktion log ε
4070	(x+1),000
4211, 4572, 4870	x,699
4921	x,524
5000	x,398
5036	x,301
5124	x,154
5226	x,000

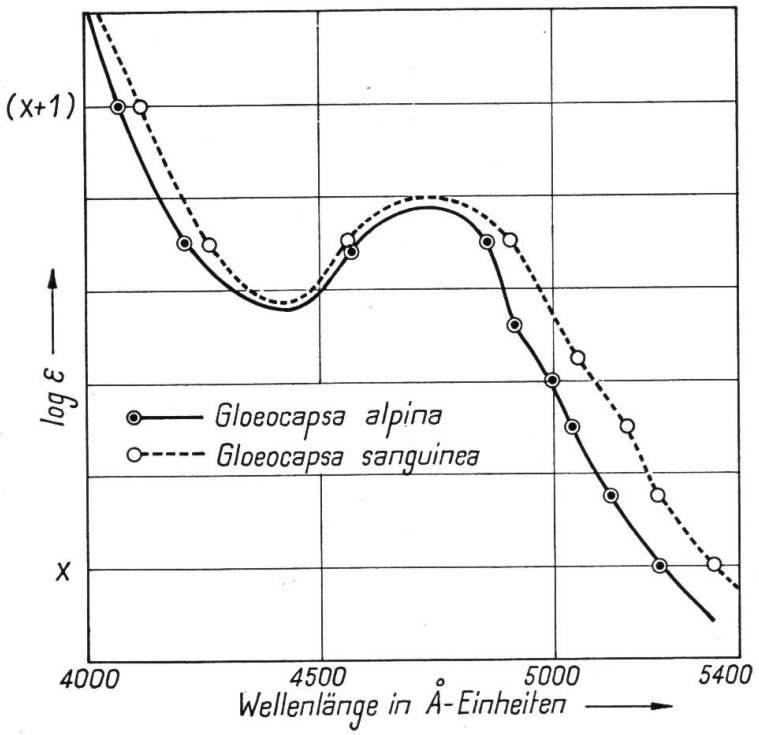

Abb. 32

Graphische Darstellung der Meßwerte von Tabellen 24 und 25

Nachdem also die Identität des roten Farbstoffs in den Hüllen von *Gloeocapsa sanguinea* (Ag.) Kütz. und des violetten Pigments in denjenigen von *Gloeocapsa alpina* Näg. bewiesen werden konnte, und angesichts der Tatsache, daß die beiderlei Formen sich durch keinerlei andere wirklich konstante Merkmale unterscheiden, fällt für die genannten « Arten » der sie trennende Faktor dahin. Damit ergibt sich aber als logische Forderung, daß sie systematisch zusammengelegt und in einer einzigen Art vereinigt werden. Bei der weiteren Besprechung unserer Untersuchungsergebnisse werden wir nachweisen, daß auch andere rot- bzw. violetthüllige *Gloeocapsa*-Formen in diese Spezies miteinbezogen werden müssen.

c) Die Weite der Hüllen und Scheiden

Ein systematisches Merkmal, auf das die Abgrenzung und Charakterisierung von Gattungen (z. B. *Petalonema-Scytonema, Sacconema-Rivularia*) und Arten (z. B. *Gloeocapsa Ralfsiana — Gloeocapsa sanguinea — Gloeocapsa magma)* aufgebaut ist, liegt in der Ausbildung, Konsistenz und Weite farbloser oder pigmentierter Hüllen und Scheiden. Diese spielen als Merkmale bei der Bestimmung der Blaualgen eine wichtige Rolle. Wir finden sie vor als dünne, kaum sichtbare Hülle über Einzelzellen und Zellverbänden, bald fest und bleibend (*Lyngbya*), bald verschleimend und eine formlose, oft kaum erkennbare, verklebte Masse bildend, in welcher die Protoplasten eingebettet liegen (*Phormidium*). In andern Fällen werden diese Gallerthüllen dick, so daß sie die Zellen und Trichome mit einer Schicht umhüllen, welche die Dicke der Protoplasten erreicht (Arten von *Scytonema, Tolypothrix, Gloeocapsa* u. a.), ja sie können, als weitabstehende Hüllen und Fadenscheiden, die Zellen an Dicke um ein Mehrfaches übertreffen *(Gloeocapsa Ralfsiana, Petalonema, Sacconema* u. a.).

Alle diese Eigenschaften werden in der heutigen Systematik als Artmerkmale verwendet. Dabei liegt, wie wir dies für die Hüllenfärbung bereits entwickelt haben, die Auffassung zugrunde, daß sie arteigen und konstant seien.

Unsere Untersuchungen haben uns zu einer anderen Ansicht geführt. Sie haben uns eindrücklich und überzeugend gezeigt, daß die Dicke bzw. Weite der Hüllen in vielen Fällen nicht arteigen, sondern von den Umweltbedingungen, insbesondere vom Feuchtigkeitsgrad des Standortes sehr weitgehend abhängig und daher als arttrennende Merkmale nur mit größter Vorsicht zu verwenden sind. Die Verhältnisse, wie sie in der Gattung *Gloeocapsa* vorliegen, mögen dabei als Beispiel dienen. Unter den rotgefärbten Arten dieser Gattung unterscheiden sich *Gloeocapsa*

Ralfsiana, Gloeocapsa sanguinea und *Gloeocapsa magma* in allererster Linie durch die Weite ihrer Hüllen. *Gloeocapsa Ralfsiana* ist bekannt als auffallend weithüllig. *Gloeocapsa sanguinea* zeigt mittelweite Hüllen, und seit den Untersuchungen Hollerbachs (1924) ist *Gloeocapsa magma* gekennzeichnet durch eine eng anliegende, dünne, zähe Gallertschicht.

Was an solchen Unterscheidungen an manchen Einzelmaterialien deutlich erscheinen mag, wird alsbald unscharf und vielfach zweifelhaft, sobald man zahlreiche Materialien von vielen ökologisch gleichen, ähnlichen und verschiedenen Standorten untereinander vergleicht. Jedenfalls hatten wir bei der Durchsicht solcher Algenproben oft größte Mühe, einzelne *Gloeocapsa*-Lager einem dieser Formenkreise einzufügen, denn sie zeigten in der Weite ihrer Hüllen alle Übergangsstufen von den weiten Gallerten der scheinbar typischen *Gloeocapsa Ralfsiana,* zu denen von *Gloeocapsa sanguinea* und von diesen wiederum zu den enghülligen *Gloeocapsa magma.* Dabei waren diese unsicheren Fälle ebenso häufig wie die anderen, bei denen sich über die Zugehörigkeit keinerlei Zweifel aufdrängten.

Ralfsiana-Formen wurden immer auf stark und während langer Dauer benetzten Standorten gefunden, während *Gloeocapsa magma* immer von ausgesprochen trockensten Standorten stammte. An mittelstark benetzten Stellen herrschten stets Formen mit mittelweiten Hüllen der typischen *Gloeocapsa sanguinea* vor. Auf Grund dieser Beobachtung lag es nahe, den Grad der Benetzung für die Weite der Hüllen verantwortlich zu machen. Eine unter diesem Gesichtswinkel durchgeführte Nachuntersuchung des gesamten Materials und die Untersuchung sehr zahlreicher Herbarbelege erhob die Vermutung zur Gewißheit. Dabei sprach als gewichtiges Moment für die Richtigkeit unserer Schlußfolgerung die Tatsache, daß an stark benetzten Standorten nicht nur die eine oder andere *Gloeocapsa*-Art in weiten Hüllen vertreten war, sondern diese Weithülligkeit zeigte sich als ganz allgemeines Merkmal bei Arten aus verschiedenen Gattungen, die an dem betreffenden Standort beisammen waren. Besonders interessant (und überdies für die Beweisführung über die Identität rot bzw. violett gefärbter *Gloeocapsen* von speziellem Interesse) war die Tatsache, daß an solchen stark benetzten Standorten auf basischem Substrat die der weithülligen, rotgefärbten *Gloeocapsa Ralfsiana* entsprechende weithüllige Form in violetter Färbung immer gefunden wurde. Solche weithüllige, violett gefärbte Kolonien stellen keine Neuentdeckungen dar; sie sind längst bekannt und auch bei Geitler (1930) abgebildet; sie wurden aber nicht, wie dies mit der rothülligen Form, *Gloeocapsa Ralfsiana* gehandhabt wurde, als eigene Art von *Gloeocapsa alpina* abgetrennt. Auch die Scytonemataceen zeigen an den

genannten Standorten auffallend weite Hüllen, und es ist sicher kein Zufall, daß *Petalonema* nur an Standorten angetroffen wird, wo die weitesthülligen Gloeocapsen reichlich vertreten sind.

Über die Dicke der Fadenscheiden äußert sich Correns in seiner Arbeit über das Dickenwachstum verschiedener Algenmembranen (1889, S. 332) : « Entstehen die Trichter [der Scheiden] bei starkem Längenwachstum des Fadens, dann fallen sie gewöhnlich dick aus; werden sie bei schwachem oder sistiertem Längenwachstum gebildet, so werden sie dünner.» Es hält nicht schwer, diese Äußerung mit unserer Auffassung in Einklang zu bringen; denn es ist zu erwarten, daß an stark feuchten Standorten das Wachstum der Fäden intensiver und die Wasser- und Stoffeinlagerung in die Trichter der Fadenscheiden ausgiebiger vor sich geht als an trockenen Standorten. Auf die Schlußfolgerung, die sich daraus für *Petalonema* selbst ergibt, werden wir später näher eintreten.

Von Wichtigkeit ist in diesem Zusammenhang auch die immer wieder gemachte Beobachtung, daß innerhalb eines, durch Sickerwasser-Austritt begünstigten, eng begrenzten Algen-Wuchsortes die *Gloeocapsa*-Lager immer engere Hüllen zeigten, je mehr sie nach der Seite der geringeren Benetzung des Wuchsortes zu gefaßt wurden. So zeigten sich im Gebiet von Rieselwasserstreifen auf dem nackten Gestein die betreffenden Algen mit ausgesprochen weiten Hüllen (*Gloeocapsa Ralfsiana* oder die entsprechende Form mit violetten Hüllen) in der Zone höchster Feuchtigkeit, d. h. längster Benetzungsdauer. Nach dem Rande der befeuchteten Stelle zu, d. h. in Zonen mit fortschreitend geringerer Benetzungsdauer, wurden die Hüllen und Scheiden immer enger und dünner, dafür um so zäher, entsprechend ihrem langsameren Wachstum.

Solange wir in solchen Fällen in der Bezeichnung der Arten nach der bisher üblichen Weise vorgingen, notierten wir meist alle durch die Hüllenweite sich unterscheidenden bisherigen Arten, auf saurem Gestein also *Gloeocapsa Ralfsiana, Gl. sanguinea* und *Gl. magma,* auf basischem Gestein die entsprechenden Formen mit violetter Hüllenfärbung. Dann blieben aber immer Formen übrig, deren Hüllenweite zwischen derjenigen der genannten Arten lag, und die sich darum stets einer sauberen Bestimmung widersetzten.

Einem solchen Tatsachenbestand können zweierlei Ursachen zugrunde liegen : Entweder überschneiden sich die in Frage stehenden Arten in der Variabilitätsamplitude des in Betracht gezogenen Merkmals, oder aber es sind in den Diagnosen nicht zwei genotypisch distinkte Arten, sondern die Endzustände einer Entwicklungsreihe ein und derselben Art erfaßt. Unter diesen beiden Möglichkeiten kommt nach unserer Auffassung für den Fall der oben genannten drei *Gloeocapsa*-Arten nur die letztere in Betracht.

Ähnlichen Verhältnissen wie bei *Gloeocapsa* begegnen wir bei der Durchsicht von Sammelmaterialien des nackten Gesteins auch immer wieder im Formenkreise *Scytonema-Petalonema*. Wir haben diesen in einer eigenen Studie (J a a g, 1943) eingehend untersucht und dabei gefunden, daß die Ausgestaltung der Fadenscheiden bei *Scytonema-Petalonema* in derselben Weise von den Umweltbedingungen abhängig sei, und daß dieselben Faktoren, die die Weite, Pigmentierung und Schichtung der Gallerthüllen von *Gloeocapsa* steuern, bei *Scytonema-Petalonema* auf die Ausbildung der Fadenscheiden eine entsprechende Wirkung ausüben.

Dies läßt sich besonders eindrücklich nachweisen in Materialien von Wuchsorten, deren ökologische Verhältnisse sich periodisch verändern, so daß z. B. auf eine Periode intensiver Benetzung eine solche schwacher Benetzung, einer Zeitspanne intensiver Belichtung eine solche schwacher Belichtung folgt.

Welcher Art nun auch (innerhalb eines bestimmten Umfanges) die Umweltbedingungen sein mögen, die Fäden unserer *Scytonema-Petalonema*-Lager wachsen weiter. Jedes, während einer bestimmten Periode entwickelte Fadenstück aber trägt die Merkmale der Umweltbedingungen, unter denen es heranwuchs : weite, abstehende Scheiden (*Petalonema*-artig) unter der Einwirkung hoher Benetzung, eng anliegende Scheiden aus der Zeit geringer Benetzung, intensiv gefärbt als Indizium einer Zeit starker, farblose Hüllen als eines einer Zeit schwacher Belichtung.

Diese Abhängigkeit in der Ausgestaltung der Scheiden von den Umweltbedingungen tritt deutlich in Erscheinung in Abb. 30. Das Fadenstück *a* besteht aus mehreren Zonen, in denen die Gallertscheiden verschieden ausgestaltet sind. Der eine Schenkel des Fadens, von unten nach links oben verlaufend, zeigt zunächst eine Zone, deren Scheiden eng anliegen und weder pigmentiert noch geschichtet sind. Wir können von diesem Fadenstück mit Sicherheit annehmen, daß es sich unter dem Einfluß eines mittleren Benetzungsgrades und gleichzeitig sehr geringer Belichtung entwickelt. Gipfelwärts folgt am gleichen Fadenschenkel eine weitere Zone mit ungefähr gleich weiten, diesmal aber intensiv braun gefärbten (darum in der Abbildung punktierten) und gleichzeitig deutlich geschichteten Hüllen. Pigmentierung und Schichtung sind die Folge des höhern Lichtgenusses. Schließlich folgt am Gipfel des Fadens eine letzte Zone starker Hüllenausweitung und -auflockerung. Jede Pigmentierung und jede Schichtung fehlt. Es läßt sich mit Sicherheit aussagen, daß dieses Endstück unter starker Benetzung und schwacher Belichtung heranwuchs.

Der von unten nach rechts oben verlaufende Fadenschenkel entwickelte sich unter etwas einheitlicheren Verhältnissen. Es fehlt ihm die erste Zone geringer Belichtung, die wir am andern Schenkel des Fadens beobachtet hatten. Die Ausbildung seiner Scheiden verrät ein Wachstum

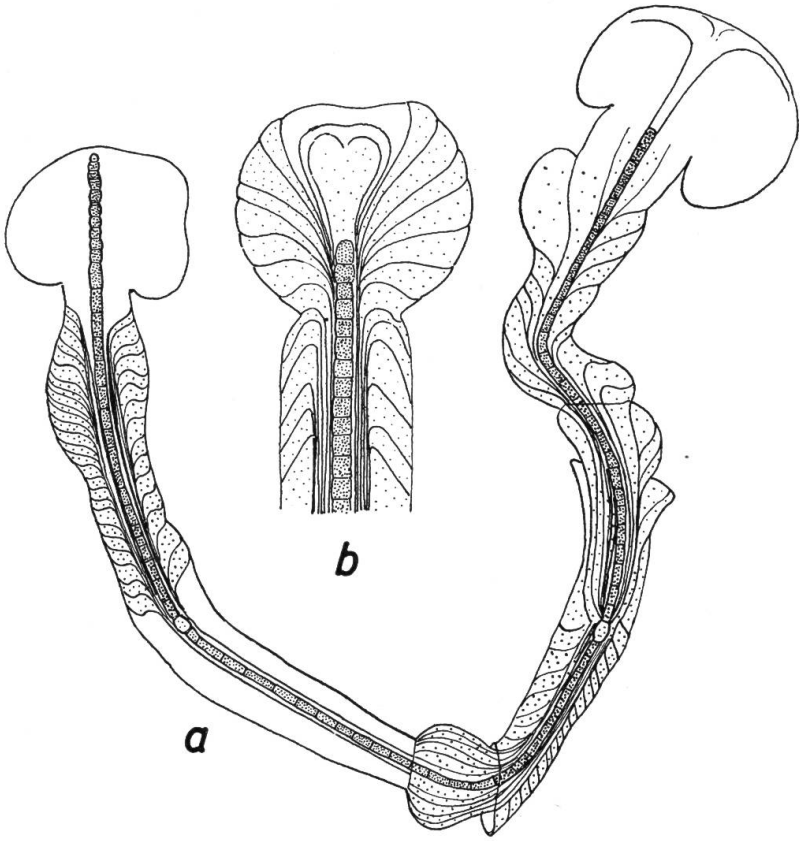

Abb. 33
Scytonema myochrous status *Petalonema*. *a)* Der Faden zeigt verschiedene Stadien der Scheidenweite und -Auflockerung. Die Dichte der Punktierung zeigt die Intensität der Scheidenfärbung an. Bei farblosen (unpunktierten) Fadenstücken fehlt die Schichtung der Scheidengallerte. *b)* Endstück eines Fadens mit typisch petalonemoider Ausbildung der Scheide. Vergr. ca. 150.
Aus : J a a g , 1943, Boissiera VII, S. 448

unter einem mittleren Benetzungsgrad und intensiver Belichtung bis in die letzte Phase des Wachstums hinein, in der der Fadenscheitel wie derjenige des anderen Astes die Ausweitung der pigmentarmen, wenig geschichteten Hüllen zeigt. Das Fadenstück *b* weist ebenfalls eine Ausweitung der Hüllen am Endsproß auf; diese sind aber pigmentiert und deutlich geschichtet, entsprechend einer stärkeren Belichtung, unter der sie heranwuchsen.

Solche Fälle lassen sich häufig nachweisen. Dabei brauchen sich die speziellen Verhältnisse der Benetzung und der Belichtung nicht über

dem gesamten *Scytonema-Petalonema*-Rasen in der beschriebenen Weise zu verändern; die Änderung kann unter Umständen nur einzelne Fäden betreffen, die in der Tiefe des Rasens zurückbleiben (verringerte Belichtung), oder die aus irgendeinem Grunde vom Nachschub des Wassers mehr oder weniger abgeschlossen sind.

Diese Übereinstimmung von Hüllenweite und Benetzungsgrad des Standortes ist dermaßen augenfällig, daß man ohne weiteres berechtigt ist, aus dem Bild, das die Hüllen der genannten Algen im Mikroskop darbieten, auf den Benetzungsgrad des Wuchsortes zurückzuschließen.

Daraus geht hervor, daß auch die Weite der Hüllen und Scheiden in der Systematik nur mit größter Vorsicht verwendet werden darf. Sie unterliegt sehr großen Schwankungen, die bei verschiedenen Formenkreisen verschieden weit sein können; vielfach und ganz besonders bei den Gattungen *Gloeocapsa*, *Gloeothece*, *Aphanocapsa* und *Aphanothece* ist die Weite der Hüllen der deutliche Ausdruck des Benetzungsgrades des Standortes. Da die drei genannten Arten *Gloeocapsa Ralfsiana*, *Gloeocapsa sanguinea* und *Gloeocapsa magma* sich durch keine wesentlichen Merkmale voneinander unterscheiden als durch die Weite der Hüllen, so ergibt sich, wie wir später noch im einzelnen ausführen werden, die logische Folgerung, daß sie als Standortsformen oder Entwicklungszustände in einer einzigen Art, *Gloeocapsa sanguinea*, zusammengezogen werden. Bei den gelbhülligen *Gloeocapsen* ist dasselbe der Fall. Dort sind freilich ganz weithüllige Formen wesentlich spärlicher anzutreffen, was damit zusammenhängt, daß gelbe Arten die höchste Feuchtigkeitsstufe, in der *Gloeocapsa Ralfsiana* und die entsprechende violettgefärbte Form angetroffen werden, nicht ertragen.

Auf den Fall *Scytonema-Petalonema* werden wir weiter unten eingehend zurückkommen; doch mag schon hier vermerkt sein, daß wir sämtliche in dieser Gattung *Petalonema* zusammengefaßten untersuchten Formen als die durch hohe Feuchtigkeit des Standortes bedingten Entwicklungszustände von *Scytonema*-Arten auffassen.

d) Die Schichtung der Hüllen und Scheiden

Sowohl bei den *Chroococcales* als auch bei den *Hormogonales* wird der Schichtung der Hüllen und Scheiden ebenfalls weitgehende systematische Bedeutung beigemessen. So liegt in ihr das wesentliche Merkmal, durch das *Gloeocapsa dermochroa* von *Gloeocapsa fusco-lutea* und *Gloeocapsa Shuttleworthiana* von *Gloeocapsa Itzigsohnii* abgetrennt werden. Bei den *Hormogonales* wird überdies noch die Art der Schichtung, ob parallel oder trichterförmig, unterschieden.

Im Laufe unserer Untersuchungen kamen wir zu dem Schluß, daß auch dieses Merkmal nur bedingt und nur mit großer Vorsicht Artsystematisch verwendet werden kann. In allen unseren Durchmusterungen von Materialien verschiedenster Herkunft gelangten wir zu der Auffassung, daß innerhalb der uns vorliegenden Formenkreise (vielleicht mit Ausschluß der Gattung *Chroococcus*) die Intensität der Schichtung mit der Intensität der Färbung, also auch mit der Intensität der Belichtung parallel geht. Wo die Hüllen intensiv gefärbt sind, da ist im allgemeinen auch die Schichtung der Hüllen deutlicher.

Es ist wohl kaum ein Zufall, daß die Gattungen *Microcystis*, *Aphanocapsa* und *Aphanothece*, also jene Formenkreise, die nach Definition ausgezeichnet sind durch das Fehlen von distinkten Hüllenschichten, keine gefärbthülligen Arten umfassen. Geitler sagt (1930, S. 149) : « Auffallend ist, daß sich innerhalb der Gattung *Aphanocapsa* keine Arten mit gefärbten Hüllen finden, obwohl es zahlreiche terrestrische Formen gibt. »

Diese Bemerkung stimmt sehr gut mit unserer Auffassung überein. Dasselbe gilt auch für die Gattung *Aphanothece*, unter deren Arten nur *Aphanothece pallida* (Kütz.) Rabenh. an der Oberfläche des Lagers Färbung zeigt. Diese Lagerpartien sind es dann auch, die gleichzeitig deutliche Hüllenschichtung zeigen, welche Tatsache Geitler zu der richtigen Bemerkung veranlaßt, daß die Art möglicherweise mit *Gloeothece rupestris* identisch sei.

Dies ist ja auch unsere Ansicht. Die genannten Beispiele zeichnen sich gleichzeitig durch den Mangel an Hüllenfarbstoffen und das Fehlen einer Hüllenschichtung aus. Beides ist auf das Fehlen intensiver Belichtung zurückzuführen, und in den dermaßen, auf Grund ungeschichteter Hüllen zusammengefaßten und begründeten Gattungen liegen eben wohl zumeist einfach die Schattenformen von Vertretern der Gattung *Gloeocapsa* und *Gloeothece* vor.

Demgegenüber besitzen die Gattungen mit ineinandergeschachtelten, also sichtbar geschichteten Hüllensystemen *Gloeocapsa* und *Gloeothece* zahlreiche gefärbthüllige Arten. Für die farblosen Arten dieser Gattungen ist in der Literatur eine im allgemeinen schwache bis kaum erkennbare Hüllenschichtung angegeben. In mehrern Fällen stünde nichts im Wege, diese Arten den entsprechenden Gattungen mit homogenen Hüllen zuzuführen.

Nach unserer Auffassung bezeichnen die einzelnen Hüllenschichten Perioden intensiverer Lebensäußerung, die auf Zeiten der Wachstumsruhe folgen. Eine solche Periodizität dürfte mit den Umweltbedingungen, insbesondere mit dem Vorhandensein oder Fehlen von genügend Wasser, eventuell gleichzeitig mit stärkerer Besonnung zusammenhängen. Die

intensivere Lebenstätigkeit würde sich nach dieser Auffassung in einer gesteigerten Ausscheidung von Gallertsubstanz und in der Volumzunahme derselben durch Intususzeption von Wasser und « Stoff » und gleichzeitig auch in der Ausbildung von Pigment zeigen. Dieses ist ja, wie jede mikroskopische Betrachtung lehrt, in der unmittelbaren Nähe der Innenseite eines Hüllensystems am konzentriertesten und verdünnt sich durch die Auseinanderschiebung der einzelnen Pigmentkörnchen infolge der Zwischenlagerung neu ausgeschiedener Mizellen in zunehmendem Maße, so daß gegen die äußere Grenze der betreffenden Hüllenschicht vom Farbstoff kaum mehr etwas zu erkennen ist.

Diese Überlegungen befinden sich in voller Übereinstimmung mit den klassischen Befunden von Correns über das Wachstum der Gallerthüllen von *Gloeocapsa* und *Petalonema,* nach welcher Auffassung alle Hüllen andauernd an den Wachtsumsvorgängen Anteil nehmen, wenn auch die Einlagerung neuer Substanz in den jüngeren, also zentraler gelegenen Schichten verhältnismäßig größer ist als in den äußeren.

Eine Periodizität des Wachstums, wie sie sich in der unterschiedlichen Hüllenweite verschiedener Fadenstücke von *Petalonema alatum* ausdrückt, wird von Correns ebenfalls als ein Beweis für die Intususzeption betrachtet. Für unsere Auffassung spricht aus seinen Beobachtungen an *Petalonema* weiterhin die Tatsache, daß gleichalterige Fadenstücke eines *Petalonema*-Rasens dieselbe Hüllenweite aufweisen, d. h. daß gleich weite Hüllen sich an verschiedenen Fäden eines Rasens gleichzeitig bilden. Das heißt aber nichts anderes, als daß die auf alle Fadenstücke gleichzeitig und in derselben Weise einwirkenden Umweltfaktoren, insbesondere der Wasserhaushalt und die Belichtung, sich in derselben Weise auf die Hüllenbildung auswirken.

Sehr schön zeigt sich die Korrelation von Hüllenfärbung und Hüllenschichtung an einseitig belichteten Kolonien verschiedener Arten von *Gloeocapsa:* die einer intensiveren Belichtung ausgesetzte Seite des Lagers zeigt bei stärkerer Färbung gleichzeitig deutliche Hüllenschichtung, während die dem Licht abgekehrte Lagerseite weder Färbung noch Hüllenschichtung aufweist.

Nun übersehen wir freilich nicht besondere Fälle, die vielleicht unserer Auffassung widersprechen. Es betrifft dies insbesondere jene Arten aus der Gattung *Chroococcus,* welche, ohne sichtbare Hüllenfärbung, eine deutliche Schichtung zeigen *(Chroococcus tenax, Chroococcus Westii).* Wenn aber die von uns dargestellte Korrelation bei den von uns untersuchten *Gloeocapsa*-Arten immer in Erscheinung tritt, so braucht sie deshalb nicht in allen anderen Formenkreisen in derselben Weise verwirklicht zu sein. Überdies ließe sich ja auch daran denken, daß als Folge intensiver Belichtung Färbung und Schichtung sich ein-

stellten, daß aber durch Verschwemmung an einen weniger stark belichteten Standort der Farbstoff nachträglich abgebaut wurde, die Schichtung der Hüllen dagegen erhalten blieb. Beweise für die Gültigkeit dieses Erklärungsversuches besitzen wir freilich bisher nicht.

Schlußfolgerung

Aus den im vorliegenden Kapitel dargestellten Beobachtungen und Überlegungen geht mit eindrucksvoller Deutlichkeit hervor, daß bei den Blaualgen die Systematik der Gattungen und Arten heute auf noch vielfach durchaus ungenügende Grundlagen aufgebaut ist. In vielen Formenkreisen müssen die Arten neu gefaßt werden auf Grund von Merkmalen, deren Variabilität und Abhängigkeit von den Umweltfaktoren bekannt sind. Soweit die Erfahrungen, die uns während der Durchführung der vorliegenden Arbeit erwuchsen, reichen, haben wir bei der Bestimmung der Arten die neuen Erkenntnisse in der Artsystematik berücksichtigt und aus ihnen die in systematischer Hinsicht notwendigen Konsequenzen gezogen, so namentlich in den Gattungen *Gloeocapsa-Aphanocapsa, Scytonema-Petalonema, Rivularia-Sacconema* usw. Bei anderen Gattungen, deren speziellen Verhältnissen wir weniger auf den Grund gehen konnten, haben wir uns dagegen, so gut als dies möglich war, an die hergebrachte Umgrenzung der Arten gehalten.

2. Kapitel

Die Gattung *Gloeocapsa*

Gloeocapsa-Algen bestreiten den weitaus größten Anteil der Felsvegetation. Keine andere Gattung irgendeiner Algengruppe ist derart allgemein und individuenreich auf dem nackten Gestein vertreten wie *Gloeocapsa*. Die Algologen wurden denn auch verhältnismäßig früh auf sie aufmerksam. Kützing (1843) begründete die Gattung mit der gleichzeitigen Beschreibung von 17 Arten, und im Laufe eines Jahrhunderts kam noch eine große Anzahl neu hinzu. Ihre Beschreibung ist zumeist auf Einzelmaterialien gegründet und auf die Verwendung von Merkmalen aufgebaut, von deren Bedeutung, Variabilität und Standortsabhängigkeit die meisten Autoren kaum eine Ahnung hatten. So wurden vielfach Entwicklungszustände, Standortsmodifikationen bestimmter Arten unter verschiedenen Namen beschrieben und damit systematisch voneinander getrennt. Umgekehrt wurden in Unkenntnis der Bedeutung der verwendeten Merkmale Arten, von denen wir heute wissen, daß sie nichts miteinander zu tun haben, zusammengezogen.