

## Zur Physiologie der Spirogyrazelle.

Von

C. van Wisselingh.

Mit Tafel IV—VI.

### Über die Untersuchung abnormer Zellen und Protoplasten. Historisches.

Für unsere Kenntnis der Funktionen des Zellkernes hat die Untersuchung kernloser Zellen und Protoplasten und von Zellen, die ein Übermaß an Kernmasse enthalten oder in anderer Hinsicht von normalen Zellen verschieden sind, eine große Bedeutung erhalten. Auf diese Weise ist man zur Lösung verschiedener Probleme gekommen. Bei der Untersuchung kernloser Zellen und Protoplasten hat es sich gezeigt, wie große Bedeutung der Kern für das Leben hat. Mit mehr oder weniger günstigem Erfolg hat man untersucht, welchen Einfluß der Kern auf verschiedene Lebensprozesse und Symptome ausübt, nämlich auf die Assimilation, insbesondere auf die Stärkebildung, auf das Wachstum der Zellwand, auf die Zellteilung, auf die Chlorophyllbildung, auf die Atmung, auf die Plasmabewegung, auf den Turgor und auf die Dehnbarkeit der Zellwand.

Die Versuche, welche mit dem Zweck, die obengenannten Abnormitäten hervorzurufen, angestellt wurden, führten weiter zu Ergebnissen, die für unsere Kenntnis der Kernteilung Bedeutung hatten.

Auf verschiedene Weise haben die Untersucher gestrebt, ihren Zweck zu erreichen. Die Untersuchungen, welche in der angedeuteten Richtung angestellt worden sind und die bedeutendsten Resultate, welche man dabei erhalten hat, werde ich kurz erwähnen, um zu beweisen, wie wichtig solche Untersuchungen sind für die Kenntnis der verschiedenen Prozesse, welche in den Zellen stattfinden und der Rolle, die der Kern bei denselben spielt.

Mehrere Autoren haben sich mit der Frage beschäftigt, ob zum Wachstum der Zellwand die Anwesenheit eines Kernes in dem Protoplasten ein wesentliches Erfordernis sei. Diese Frage ist von einigen im verneinenden, von andern im bejahenden Sinn beantwortet worden.

Bei den Versuchen, welche angestellt wurden, um die Frage zu lösen, bildeten kernlose Protoplasten und kernlose Zellen das Untersuchungsmaterial. Nach Klebs<sup>1)</sup> können solche Protoplasten einige Wochen leben, während Gerassimoff<sup>2)</sup> und ich<sup>3)</sup> bei kernlosen *Spirogyra*-Zellen zu dem nämlichen Resultate kamen.

Schmitz<sup>4)</sup> fand bei den vielkernigen Zellen der Siphonocladaceen, daß ausgestoßene Plasmamassen nur dann eine Zellwand bildeten, wenn sie mindestens einen Zellkern enthielten, während kernlose Plasmateile immer ohne die Bildung einer Zellwand zu Grunde gingen.

Klebs<sup>5)</sup> untersuchte bei *Zygnema*, *Spirogyra* und *Funaria hygrometrica* kernlose Teile der Protoplasten. Durch Plasmolyse mittels einer Rohrzuckerlösung gelang es ihm, den Zellinhalt in kernhaltige und kernlose Teile zu teilen. Bei den kernhaltigen konnte er Zellwandbildung beobachten, bei den kernlosen dagegen nicht<sup>6)</sup>.

Den Untersuchungen von Ch. O. Townsend<sup>7)</sup>, welche später gemacht worden sind, als die von Klebs, ist zumal großer Wert beigelegt worden. Er stellte plasmolytische Versuche mit Rohrzuckerlösungen an bei den Pollenschläuchen von *Hyacinthus* und anderen Pflanzen, bei den Blatt- und Stengelzellen von *Elodea canadensis*, bei den Blatt und Stengelhaaren und Siebröhren von *Cucurbita* und anderen Pflanzen, bei den Rhizoiden von *Marchantia*, beim Protonema von *Bryum*, beim Prothallium von *Gymnogramme* und bei noch anderen Objekten. Auf Grund seiner Beobachtungen bestreitet er die Ansicht derjenigen, welche bei kernlosen Plasmateilen Zellwandbildung festgestellt zu haben meinen. Er kommt

<sup>1)</sup> Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. (Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen. Bd. 2. 1886–1888. S. 563.) Über den Einfluß des Kernes in der Zelle. (Biolog. Zentralbl. Bd. VII. 1887. Nr. 6. S. 167.)

<sup>2)</sup> Zur Physiologie der Zelle. (Separat-Abdruck aus Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou. 1904. Nr. 1. S. 9.)

<sup>3)</sup> Over wandvorming bij kernlooze cellen. (Overdruk uit het Bot. Jaarb. Dodonaea. 13<sup>e</sup> deel. 1904. S. 5.)

<sup>4)</sup> Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladaceen. (Festschrift der Naturf.-Gesellschaft in Halle a. S. 1879. S. 273.)

<sup>5)</sup> Beiträge z. Phys. d. Pflanzenzelle. (l. c. S. 563.) Über den Einfluß des Kernes in der Zelle. (l. c. S. 165 ff.)

<sup>6)</sup> Die Versuche von Klebs habe ich bei *Spirogyra* wiederholt, nämlich bei einer Art mit langen, dünnen Zellen. Die Dicke dieser Zellen war 30 bis 32  $\mu$  und die Länge 188 bis 940  $\mu$ . Sie enthielten ein Chromatophor und die Scheidewände waren mit einer Falte ausgestattet. In einer 15-prozentigen, mit Grabenwasser bereiteten Zuckerlösung zogen die Protoplasten sich zusammen und zerfielen in mehrere Teile. Nach einigen Tagen hatten viele kernhaltige Protoplasten sich mit einer neuen Zellwand umgeben, die mit Jod und 76-prozentiger Schwefelsäure die Cellulosereaktion zeigte. Bei den kernlosen Protoplasten konnte ich eine derartige Zellwand nicht wahrnehmen. In letzteren hatte sich oft viel Stärke gebildet. Einige kernhaltige Protoplasten hatten nicht nur eine Zellwand bekommen, sondern waren überdies bedeutend in die Länge gewachsen, während Kernteilung und Zellteilung stattgefunden hatten, wobei wieder Scheidewände mit Falten entstanden waren.

<sup>7)</sup> Der Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. (Jahrb. für wissenschaft. Botanik. Bd. XXX. 1897. S. 484–510.)

zu dem folgenden Schluß: „Nach allen Erfahrungen ist zur Zellhautbildung der Einfluß des Zellkerns erforderlich. Dieser Einfluß kann auch nach kernfreien Cytoplasmamassen durch verbindende Plasmafäden übermittelt werden, und es bedarf erst der Zerstörung dieser, um Hautbildung an kernfreien Plasmaportionen zu sistieren.“<sup>1)</sup>

Den negativen Resultaten der obengenannten Autoren gegenüber stehen die positiven von Palla und anderen. In mehreren Fällen konnte Palla<sup>2)</sup> bei Pollenschläuchen, die in einer zehnpromzentigen Rohrzuckerlösung kultiviert wurden und einen Teil ihres Plasmas mit den Kernen ausgestoßen hatten, die Bildung einer Zellwand konstatieren. Durch Plasmolyse mit einer Zuckerlösung gelang es ihm, bei den Blättern von *Elodea canadensis*, den Wurzelhaaren von *Sinapis alba*, den Rhizoiden von *Marchantia polymorpha* und bei *Oedogonium* die Protoplasten in kernhaltige und kernfreie Teile zu sondern. Es zeigte sich, daß auch die kernfreien Teile imstande waren, eine neue Zellwand zu bilden. Veranlaßt durch die kritischen Betrachtungen Townsend's, hat Palla<sup>3)</sup> neue Versuche mit Pollenschläuchen, Rhizoiden von *Marchantia polymorpha* und Brennhaaren von *Urtica dioica* angestellt. Die beiden letzteren Objekte wurden in einer zehnpromzentigen Zuckerlösung durchgeschnitten, und es zeigte sich dann, daß auch die kernfreien Teile imstande waren, eine neue Zellwand zu bilden, während die Untersuchung der Pollenschläuche auch zu einer Bestätigung der früher erhaltenen Resultate führte. Versuche mit Pollenschläuchen sind auch von C. Acqua<sup>4)</sup> angestellt worden, der zu demselben Resultate gelangte, wie Palla.

Gerassimoff<sup>5)</sup> hat Mitteilungen über Zellwandbildung bei kernlosen Zellen gemacht. Er erhielt solche Zellen, als er eine hemmende Einwirkung auf den Kernteilungsprozeß hervorrief. Dieses gelang ihm durch eine plötzliche Abkühlung und auch durch Einwirkung von Anaesthetica. Wenn die Scheidewand sich normal entwickelte, entstand eine kernlose Zelle neben einer Zelle, die zwei Kerne gewöhnlicher Größe, einen zusammengesetzten Kern oder einen einfachen, großen Kern enthielt. Gerassimoff untersuchte also keine kernlosen Teile von Protoplasten, sondern er verfügte über kernlose Zellen. Er kam zum Resultat, daß die kernlosen Zellen ohne Zweifel imstande waren, in die Länge zu wachsen, aber daß das Wachstum im Vergleich mit dem der kernhaltigen Zellen unbedeutend war.<sup>6)</sup>

Fittung<sup>7)</sup> bezweifelt, ob Gerassimoff in der Tat Wachs-

<sup>1)</sup> l. c. S. 506 u. 507.

<sup>2)</sup> Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkernes beraubten Protoplasten. (Flora. 1890. S. 314.)

<sup>3)</sup> Über Zellhautbildung kernloser Plasmateile. (Berichte der deutschen bot. Gesellsch. Jahrg. 24. 1906. Heft 8. S. 408.)

<sup>4)</sup> Contribuzione alla conoscenza della cellula vegetale. (Malpighia. Vol. 5. 1891. — Ref. A. Zimmermann. Die Morph. u. Physiol. des pflanzl. Zellkernes. Jena 1896. S. 92.)

<sup>5)</sup> Über den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle. (Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou. 1901. S. 185 ff.)

<sup>6)</sup> l. c. S. 216.

<sup>7)</sup> Bot. Zeitung. 1902. Abt. 2. S. 36 u. 37.

tum der Zellwand beobachtet hat und ist der Meinung, daß bei den kernlosen Zellen wohl eine Verlängerung der Zellwand lediglich durch Dehnung infolge Erhöhung des Turgors hat eintreten können.

Auch mir<sup>1)</sup> gelang es, bei *Spirogyra* kernlose Zellen zu erhalten, aber auf eine andere Weise als Gerassimoff. Ich brachte die *Spirogyra*-Fäden in eine Chloralhydratlösung von  $\frac{1}{10}$  oder  $\frac{1}{20}$  ‰. Kern- und Zellteilungen fanden dann nicht mehr statt. Nach einem oder mehreren Tagen wurden die Fäden wieder in Grabenwasser gebracht. Nach einiger Zeit traten wieder Kern- und Zellteilungen auf, aber diese zeigten allerlei Abweichungen und bisweilen entstanden dann auch kernlose Zellen. Auch ich<sup>2)</sup> konnte bei den kernlosen Zellen feststellen, daß sie anfangs etwas länger wurden. Um zu prüfen, ob bei den kernlosen Zellen wirklich Zellwandbildung stattfand, studierte ich<sup>3)</sup> bei *Spirogyra* das Wachstum der Zellwand. Ich kam dabei zu dem Resultat, daß nach jeder Zellteilung sich eine neue Zellwand bildet, welche die alte Zellwand und das neue Diaphragma bedeckt, und daß auch in den kernlosen Zellen eine derartige Wandbildung stattfindet.

H. Winkler<sup>4)</sup> ist der Ansicht, daß die Wandbildung bei den kernfreien Zellen durch die Nachbarschaft der kernhaltigen ermöglicht werden kann, weil deren Protoplasten durch feine Plasmaverbindungen mit denen der kernfreien verbunden sein könnten. Gegen diese Behauptung kann man einwenden, daß man gerade bei *Spirogyra* das Vorkommen von Plasmaverbindungen nicht hat beweisen können. In dieser Abhandlung komme ich auf die Wandbildung bei kernlosen Zellen zurück und ich werde dann zeigen, daß man dieselbe auch sehr gut erklären kann, ohne die Anwesenheit von Plasmaverbindungen anzunehmen, selbst wenn man annimmt, daß sie von der Funktion des Kerns abhängig ist.

Die kernlosen *Spirogyra*-Zellen sind nach Gerassimoff<sup>5)</sup> auch ein geeignetes Objekt, um die Bildung der Stärke unter verschiedenen Umständen zu studieren. Unter dem Einfluß des Lichtes findet in diesen Zellen eine Ansammlung von Stärke statt. Auch in den kernlosen Kammern, d. h. in den kernlosen Teilen von Zellen mit unvollkommenen Querwänden, findet eine Vermehrung der Stärke statt, aber in geringerem Grade, als in den kernlosen Zellen. Die Dissimilationsprozesse gehen nach Gerassimoff auch in den kernlosen Zellen vor sich, was sich zeigt, wenn die Kulturen ins Dunkle gestellt wurden. Sie sind aber viel schwächer, als in den kernhaltigen Zellen.

Bei kernlosen Teilen der Protoplasten von *Zygnema* und *Spirogyra*, welche mittelst Plasmolyse erhalten waren, konnte auch

1) Über abnormale Kernteilung. Fünfter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. (Bot. Zeitung. 1903. Abt. 1. S. 209, 211, 214, 222, 223 u. 224.) Over wandv. bij kernl. cellen. S. 3 u. 4.

2) l. c. S. 5 u. 6.

3) l. c. S. 7 ff.

4) Bot. Zeitung. 1907. Nr. 8. S. 138.

5) Zur Physiologie der Zelle. (l. c. S. 7 ff. und S. 76.)

Klebs<sup>1)</sup> im Lichte eine Ansammlung von Stärke konstatieren. Kernfreie Teile der Protoplasten von *Funaria hygrometrica* verbrauchen dagegen nach Klebs im Lichte wohl die anwesende Stärke, sind aber nicht fähig, Stärke zu bilden.

Gerassimoff<sup>2)</sup> beobachtete bei kernlosen Zellen noch eine eigentümliche Erscheinung, nämlich eine anfängliche Erhöhung des Turgors. Anfangs bogen sich bei den kernlosen Zellen die Seitenwände nach außen, während sie später, weil der Turgor minder wurde, als in den benachbarten Zellen, eingedrückt wurden.

Mit Hilfe seiner Methoden, nämlich Abkühlung und Einwirkung von Anaesthetica während der Karyokinese, erhielt Gerassimoff<sup>3)</sup> nicht nur kernlose Zellen und Zellen mit zwei Kernen oder einem großen Kern, sondern, was die Kerne anbetrifft, überdies noch allerlei andere Abnormitäten. Er verfügte nicht allein über Zellen mit einem Überfluß an Kernmasse in Gestalt eines großen oder zusammengesetzten Kernes oder von zwei oder mehreren Kernen, sondern auch über Zellen, die eine geringere Menge an Kernsubstanz enthielten, als normale Zellen in Gestalt eines oder mehrerer kleinen Kerne, und bei unvollkommener Querwandbildung verfügte er auch über kernlose Kammern. Gerassimoff<sup>4)</sup> betont die Bedeutung physiologischer Versuche mit Fäden, bei welchen die obenerwähnten Abweichungen vorkommen. Umfangreiche und mannigfaltige Experimente an solchen Fäden würden nach Gerassimoff<sup>5)</sup> ein reichhaltiges Material zur genaueren Aufklärung der Wechselbeziehungen zwischen dem Kern und den übrigen Bestandteilen der pflanzlichen Zelle liefern. Selbst hat er eine große Anzahl derartiger Experimente angestellt und sich mit der Lösung verschiedener Probleme beschäftigt.

Was die Lage der Zellkerne bei *Spirogyra* anbetrifft, so kam Gerassimoff<sup>6)</sup> zu dem Resultat, daß sie nach einer symmetrischen Anordnung streben, die durch zwei konstante Momente bestimmt wird, nämlich durch die Wechselwirkung zwischen dem Kern und den übrigen Bestandteilen der Zelle und durch die Wechselwirkung zwischen den Kernen. In den zwei- und dreikernigen Zellen lagern sich die Kerne gewöhnlich in die Medianebene in gleicher Entfernung voneinander und vom Zentrum. Deutlichkeitshalber bemerke ich, daß Gerassimoff unter Medianebene die Ebene versteht, welche die *Spirogyra*-Zelle in zwei gleiche zylinderförmige Teile teilt. In den zweikernigen Zellen bekommen die Kerne bisweilen eine Stelle in der Zellachse. In Einzelheiten studierte Gerassimoff<sup>7)</sup> den Einfluß des Kernes auf das Wachs-

1) Über den Einfluß des Kernes in der Zelle. (l. c. S. 167.)

2) Über den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle. (l. c. S. 194 und 195.) Zur Physiol. der Zelle. (l. c. S. 7.)

3) Über die Lage und die Funktion des Zellkerns. (Bull. des Natur. de Moscou. 1899. Nr. 2 und 3. S. 222 ff.)

4) Über den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle. (l. c. S. 190.)

5) l. c. S. 191.

6) Über die Lage und die Funktion des Zellkernes. (l. c. S. 256.)

7) Zur Physiologie der Zelle. (l. c. S. 14 u. 16.)

tum der Zelle. Er erhielt dabei einige merkwürdige Resultate. So fand er, daß bei günstigen Kulturbedingungen ein relativer Überfluß an Kernmasse zu einer Steigerung des allgemeinen Wachstums führen kann und daß um die Kerne herum das Wachstum der Membran nicht nur in der Längsrichtung, sondern auch in der Querrichtung stattfindet, so daß die Zellen dicker werden. Es zeigte sich, daß die kernlosen Kammern, welche unter dem Einfluß der Kerne in benachbarten Kammern standen, längere Zeit wachsen und energischer, als die kernlosen Zellen<sup>1)</sup>. Auf Grund seiner Wahrnehmungen bei kernlosen Zellen und Zellen mit einem Überfluß an Kernmasse nimmt Gerassimoff<sup>2)</sup> an, daß die Dehnbarkeit der Zellwand unter dem Einfluß des Zellkerns steht.

Eine Frage, die mit der obenerwähnten zusammenhängt, betrifft die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Gerassimoff<sup>3)</sup> fand, daß die erste Kern- und Zellteilung in Zellen mit einem Überfluß an Kernmasse später stattfindet, als in Zellen gleichen Alters ohne Überfluß an Kernmasse, was zusammenhängt mit den größeren Dimensionen, welche die Zellen mit solchem Überfluß erhalten. Nach Gerassimoff<sup>4)</sup> findet die Vergrößerung der Kernmasse hauptsächlich während des Teilungsprozesses statt. Die Masse des Protoplasmas und der Chlorophyllbänder wächst stärker als die Kernmasse, und deswegen muß ein Moment eintreten, wo die Wirkung der Kerne für die vergrößerte Masse des Zellkörpers ungenügend geworden ist. Dieser Zustand der Zelle führt nach Gerassimoff wahrscheinlich zur Kern- und Zellteilung. Während beim Überfluß an Kernmasse eine Verspätung der Teilung stattfindet, treten beim Mangel an Kernmasse die Teilungen früher auf<sup>5)</sup>.

Gerassimoff<sup>6)</sup> erwähnt, daß der Kern auch einen Einfluß auf die Entwicklung der Chlorophyllbänder und auf die Chlorophyllbildung ausübt.

Der genannte Autor<sup>7)</sup> hat nachgewiesen, daß zweikernige Zellen fähig sind, durch Teilung Fäden hervorzubringen, welche aus ähnlichen Zellen zusammengesetzt sind. Dasselbe gilt für Zellen mit primär, d. h. zweifach, vergrößerten Kernen. Die Zellen dieser Fäden können selbst miteinander kopulieren und Zygoten bilden, welche zu Fäden auswachsen, die aus großkernigen Zellen bestehen<sup>8)</sup>. Sekundär,

<sup>1)</sup> Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. (l. c. S. 216.)

<sup>2)</sup> Zur Physiologie der Zelle. S. 17.

<sup>3)</sup> Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. (Zeitschr. f. allg. Physiologie. Bd. 1. 1902. Heft 3. S. 253.) Zur Physiol. der Zelle. (l. c. S. 18.)

<sup>4)</sup> l. c. S. 255 und 256.

<sup>5)</sup> Zur Physiologie der Zelle. (l. c. S. 77.)

<sup>6)</sup> Über die Lage und die Funktion des Zellkerns. (l. c. S. 247.) Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. (l. c. S. 248.) Zur Physiol. d. Zelle. (l. c. S. 9.)

<sup>7)</sup> Über die Größe des Zellkerns. (Beihefte zum Bot. Centralblatt. Bd. XVIII. Abt. 1. Heft 1. 1904. S. 65.)

<sup>8)</sup> Über die Kopulation der zweikernigen Zellen bei *Spirogyra*. (Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou. 1897. S. 484.) Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. (l. c. S. 205 ff.)

d. h. vierfach, vergrößerte Kerne zerfallen gewöhnlich in eine größere Zahl von Fragmenten. Kein einziges Mal gelang es Gerassimoff, Reihen von Zellen mit solchen Kernen zu erhalten. Zellen mit zwei Kernen halber Größe können sich durch Teilung vermehren; Zellen mit kleineren Kernen jedoch nicht. Sowohl eine übermäßige Vergrößerung, als auch eine übermäßige Verkleinerung der Kerne ruft krankhafte Zustände der Zellen hervor und führt zu ihrem Untergang. In einigen Fällen sah Gerassimoff<sup>1)</sup> bisweilen zwei oder selbst drei Querwände entstehen, was eine simultane Teilung in drei oder vier Tochterzellen zur Folge hatte.

Wie oben schon erwähnt, gelang es auch mir, bei *Spirogyra* kernlose Zellen und Zellen mit allerlei abnormalen Kernen zu erhalten, als ich die Fäden einen oder mehrere Tage in einer Chloralhydratlösung von  $\frac{1}{10}$  oder  $\frac{1}{20}$  ‰ verweilen ließ und dann wieder in Grabenwasser brachte. Beim Studium dieser Abnormalitäten kam ich<sup>2)</sup> zu dem Resultat, daß in sehr abnormen Zellen nur ein paar Teilungen stattfinden können. Solche Zellen sterben gewöhnlich nach dem zweiten Teilungsprozeß. Andere weniger abnormale Zellen bringen auch Zellen hervor, die ein normales Ansehen haben und unter günstigen Kulturbedingungen sich vermehren können. Fäden, die ausschließlich aus sehr abnormen Zellen bestehen, gehen zugrunde, während aus anderen Fäden die Abnormalitäten allmählich verschwinden. Nie gelang es mir, Teilungen wahrzunehmen in Zellen, die keine Kerne mit normalen Nukleolen enthielten, d. h. Nukleolen mit deutlich entwickelten Nukleolusfäden.

Wie sich's mir gezeigt hat, kommen ähnliche Abweichungen, wie ich sie mittelst Chloralhydratlösungen hervorrufen konnte, bisweilen auch in der Natur vor; selbst fand ich ganze Fäden, welche ausschließlich aus zwei- und dreikernigen Zellen zusammengesetzt waren<sup>3)</sup>. Man braucht sich darüber nicht zu wundern, da eine zeitweilige Vernachlässigung der Kulturen schon genügt, verschiedene Abweichungen hervorzurufen. Auch darf man erwarten, daß man in der Natur selten abnormale Zellen antreffen wird, da solche Zellen meistens keine Nachkommenschaft erzeugen können und zugrunde gehen. Zwei- und dreikernige Zellen und Zellen mit einem großen Kern machen jedoch in dieser Hinsicht eine Ausnahme.

Wie aus obigem hervorgeht, haben meine Untersuchungen viele Berührungspunkte mit denen von Gerassimoff, obgleich es der eigentliche Zweck meiner Versuche mit Chloralhydratlösungen war, die abnormalen Kernteilungsprozesse zu studieren.

Oft hat man bei fixiertem Material abnormale karyokinetische Zustände beobachtet, und man meinte dann, daß Amitosen vorlagen, aber selten hatte man die Gelegenheit, abnormale Kernteilungs-

<sup>1)</sup> Über die kernlosen Zellen bei einigen Konjugaten. (Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou. 1892. Nr. 1. S. 122 u. 123.)

<sup>2)</sup> Über abnormale Kernteilung. (l. c. S. 218 ff.)

<sup>3)</sup> l. c. S. 235.

prozesse vom Anfang bis zum Ende beim lebenden Objekt zu verfolgen<sup>1)</sup>. Gerassimoff<sup>2)</sup> hat bei *Spirogyra* beim Leben ein paar Mal Prozesse wahrgenommen, die er als Amitosen betrachtet hat, und Nathansohn<sup>3)</sup> meint, nachgewiesen zu haben, daß in Ätherlösungen von  $\frac{1}{2}$  und 1% bei *Spirogyra* ausschließlich Amitosen stattfinden. Die verschiedenen abnormalen Kernteilungen, die ich bei *Spirogyra* mittelst Chloralhydratlösungen hervorrief, und auch die Kernteilungen in Ätherlösungen studierte ich am lebenden Objekt vom Anfang bis zum Ende und die dabei erhaltenen Resultate wurden durch Beobachtungen an fixiertem Material soviel wie möglich ergänzt. Auf Grund meiner Beobachtungen kam ich<sup>4)</sup> zum Schluß, daß keine genügenden Gründe vorlagen, um zwei Arten der Kernteilung, die Mitose und die Amitose, anzunehmen und daß, wo man gemeint hatte, Amitosen zu untersuchen, man sehr wahrscheinlich nur Produkte abnormaler und unvollkommener Karyokinesen untersucht hatte.

Gerassimoff<sup>5)</sup> hat die Einwendungen, welche ich gegen seine Ansicht, daß einige von ihm beobachtete Prozesse als Amitosen zu betrachten wären, gemacht habe, einer Kritik unterworfen, deren Konklusion also lautet: „Da ich meine Beobachtungen ausschließlich an lebendigen Kernen machte, ohne bei ihrer Erforschung zur Hilfe der Reagentien zu greifen, so kann ich die Angaben von van Wisselingh weder bestätigen noch verneinen.“ Dieses ist also in Übereinstimmung mit meiner Behauptung, daß der Beweis, daß die fraglichen Prozesse Amitosen sind, nicht geliefert ist.

Daß in Ätherlösungen keine Amitosen, sondern nur Karyokinesen stattfinden, davon kann man sich am lebenden Material leicht überzeugen, wenn man sich die Mühe gibt, die Prozesse vom Anfang bis zum Ende zu beobachten. Ich<sup>6)</sup> habe gezeigt, daß die Untersuchung Nathansohn's unvollständig war und daß er demzufolge zu einem unrichtigen Schluß gekommen ist. Nathansohn<sup>7)</sup> gibt solches aber nicht zu; sogleich nach der Veröffentlichung meiner Abhandlung über abnormale Karyokinese hat er zu verstehen gegeben, daß er meinen Untersuchungen keinen Wert beilegt, ohne aber stichhaltige Gründe dafür anzuführen. Er bleibt bei seiner Meinung, daß er den unumstößlichen Beweis für das Vorkommen von Amitosen geliefert hat.

Von den vielen Einzelheiten, welche beim Studieren der abnormalen Karyokinese ans Licht kamen, erwähne ich<sup>8)</sup> nur, daß die primären karyokinetischen Prozesse, welche nach dem Ver-

<sup>1)</sup> van Wisselingh, l. c. S. 201 ff.

<sup>2)</sup> Über die kernlosen Zellen bei einigen Konjugaten. (l. c. S. 114.) Über die Lage und die Funktion des Zellkerns. (l. c. S. 232 u. 238.)

<sup>3)</sup> Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. (Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 35. 1900. Heft 1. S. 48.)

<sup>4)</sup> l. c. S. 240.

<sup>5)</sup> Über die Größe des Zellkerns. (l. c. S. 48.)

<sup>6)</sup> l. c. S. 236 ff.

<sup>7)</sup> Bot. Zeitung. 1904. Nr. 2. S. 17.

<sup>8)</sup> l. c. S. 219, 220, 225, 226 und 234.



weilen in der Chloralhydratlösung auftraten, bisweilen zu einer primären Vergrößerung der Kerne führten und die sekundären Prozesse zu einer sekundären Vergrößerung, und daß die Chromosomenzahl während der Karyokinese bei den primär vergrößerten Kernen das Doppelte und bei den sekundär vergrößerten das Vierfache der normalen Zahl war.

Das Mitgeteilte genügt, um zu beweisen, daß die Untersuchung von Zellen, welche bei abnormalen Kernteilungsprozessen entstehen, wie von kernlosen Zellen, zweikernigen Zellen, Zellen mit primär vergrößerten Kernen usw., zur Lösung vieler bedeutender Probleme beitragen kann. Wie oben erwähnt, sind die Methoden, welche die Untersucher angewandt haben, verschieden. Die von Gerassimoff<sup>1)</sup> angewendete Abkühlungsmethode hat über der plasmolytischen Methode den Vorteil, daß die Fäden in einem normalen Medium kultiviert werden können. Nach Gerassimoff muß man physische und mechanische Einwirkungen den chemischen vorziehen, weil bei den letzteren die Menge des in die Zelle eingeführten Stoffes und die Dauer seiner Wirkung in derselben nicht genau bestimmt werden können. Der Abkühlung muß man deshalb über der Einwirkung von Anästhetica den Vorzug geben. Doch schreibt Gerassimoff<sup>2)</sup> beiden einen nachteiligen Einfluß zu, besonders wenn die Einwirkung stark und lange dauernd ist. Über die mechanische Einwirkung äußert Gerassimoff<sup>3)</sup> sich folgendermaßen: „Eine ideale Weise des Erhaltens kernloser Zellen wäre eine solche, bei welcher es möglich wäre, ohne die Bildung der Querscheidewand zu stören, mit Sicherheit eine mehr oder weniger bedeutende Verrückung des sich teilenden Kerns nach der Seite einer der schon angedeuteten Tochterzellen zu erreichen.“ Soviel ich weiß, hat man bis jetzt noch keine Versuche angestellt mit dem Zweck, auf mechanischem Wege kernlose Zellen zu erhalten. Zwar studierten einige Untersucher, Mottier, Andrews und Miehle, bei verschiedenen Pflanzen den Einfluß des Zentrifugierens auf die Zellen, doch sie beabsichtigten nicht den Zweck, kernlose Zellen zu erhalten und ihre Versuche führten auch nicht zur Bildung solcher Zellen. Weil ihre Publikationen einige Berührungspunkte mit der vorliegenden Abhandlung haben, so werde ich ihre wichtigsten Beobachtungen kurz erwähnen.

Es gelang D. M. Mottier<sup>4)</sup>, bei *Cladophora*, *Spirogyra*, den Staubfadenhaaren von *Tradescantia* und anderen Objekten verschiedene Verschiebungen im Zellinnern hervorzurufen, die im allgemeinen darin bestanden, daß die Hauptmasse des Inhalts nach der der Achse der Zentrifuge abgewandten Seite geschleudert wurde. So wurden z. B. bei *Cladophora* die Kerne und Chromatophoren in das eine Ende der Zelle getrieben, falls die Kraft parallel der Längsachse

<sup>1)</sup> Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. (l. c. S. 188 u. 190.)

<sup>2)</sup> Über die Größe des Zellkerns. (l. c. S. 60.)

<sup>3)</sup> Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. (l. c. S. 188.)

<sup>4)</sup> The effect of centrifugal force upon the cells. (Ann. of Bot. 13. S. 325—360.)

der Zelle wirkte; wirkte sie senkrecht dazu, so sammelte sich der Inhalt an einer Seite der Längswand an. Die Hautschicht des Plasmas bei den verschiedenen untersuchten Objekten, sowie die Plasmalamellen bei *Cladophora* behielten ihre ursprüngliche Lage. Bemerkenswert ist auch die Beobachtung, daß unvollendete Querwände durch das Zentrifugieren die Fähigkeit, sich weiter zu entwickeln, einbüßten. Sie blieben dauernd unvollständig und es wurden also keine kernlosen Zellen gebildet. Nach dem Zentrifugieren trat wieder allmähliche Rückkehr zur ursprünglichen Lagerung ein. Ehe solches stattgefunden hatte, teilten bisweilen die Zellen sich. Dabei entstanden Tochterzellen ungleicher Größe und fand eine ungleiche Verteilung der Chromatophoren statt. In Wurzelspitzen wurden durch das Zentrifugieren die Nukleolen bisweilen aus den Kernen heraus ins Plasma geschleudert.

F. M. Andrews<sup>1)</sup> stellte, wie Mottier, auch bei verschiedenen Objekten Zentrifugalversuche an und erhielt dabei ähnliche Resultate. So konnte er z. B. aus Siebröhren und Milchsaftbehältern den Inhalt ziemlich vollständig herausschleudern.

H. Mieh e<sup>2)</sup> hat bei Untersuchungen über Polarität das Zentrifugieren angewendet. Auf diese Weise gelang es ihm, die polare Anordnung der Anlagen der Spaltöffnungsmutterzellen in den Epidermiszellen an dem der Blattspitze zugewandten Ende umzukehren. Die Kern- und Zellteilung, welche die Bildung der Spaltöffnungsmutterzellen veranlaßte, fand dann am basalen Ende der Epidermiszellen statt.

Bei der Scheitelzelle von *Scoparia* gelang es Mieh e<sup>3)</sup>, indem er zentrifugierte, die eigentümlichen Körnchen in das basale Zellende zu treiben. Bei der darauf einsetzenden Zellteilung bildete sich eine vollkommene Querwand, welche eine helle, mit durchsichtigen Plasmaschaum gefüllte Scheitelzelle von einer undurchsichtigen, mit dem körnigen Stoff vollgepfropften Basalzelle trennte. Die beiden Zellen zeigten in ihrem weiteren Verhalten jedoch nichts Besonderes. Die Scheitelzelle wuchs normal weiter und erhielt allmählich wieder Körnchen. Der Versuch hatte also keinen Einfluß auf die Polarität der Scheitelzelle.

Wie aus obigem hervorgeht, sahen die drei genannten Autoren keine kernlose Zellen entstehen. Im Gegensatz mit ihren Resultaten, ist es mir jetzt, indem ich die *Spyrogyra*-Fäden zentrifugierte, also auf mechanischem Wege, gelungen, solche Zellen zu erhalten, nebst allerlei andern abnormalen Zellen. Es ist der Zweck der vorliegenden Abhandlung, die Resultate solcher Versuche zu beschreiben.

<sup>1)</sup> Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. (Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 38. 1902. S. 1—40.)

<sup>2)</sup> Über Wanderungen des pflanzlichen Zellkerns. (Flora. Bd. 88. 1901. S. 105 ff.)

<sup>3)</sup> Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen. (Berichte der deutschen botan. Gesellsch. Bd. XXIII. 1905. S. 264.)

### Methode.

In den folgenden Seiten werde ich die von mir befolgte Methode angeben, um bei *Spirogyra* durch mechanische Einwirkung Zellen zu bekommen, welche allerlei Abweichungen zeigen. Die mechanische Einwirkung wurde von mir mittelst einer Hand-Zentrifuge hervorgebracht. Die herumdrehenden Objekte befanden sich in einer Entfernung von 14 bis 14,5 cm von der Achse. Die Zahl der Drehungen konnte bis ungefähr 3000 in der Minute gesteigert werden. Wie bei anderen Methoden muß man über gesunde kräftig wachsende *Spirogyra*-Fäden verfügen, aber es ist nicht erforderlich, daß die Zellen im Moment der Einwirkung sich teilen, wie es bei den von Gerassimoff angewendeten Methoden der Fall ist.

Die zur Zentrifuge gehörigen Glasröhren sind unten abgerundet, ungefähr wie ein Reagensglas. Während des Zentrifugierens werden die Fädchen nach dem unteren Ende der Glasröhre getrieben, deren Achse eine senkrechte Stellung zu der Achse der Zentrifuge einnimmt. Die Zellen kommen in eine verschiedene Lage zu dieser Achse. Wenn die Zellenachse und die Achse der Glasröhre parallel sind oder zusammenfallen, so werden der Kern und die Chromatophoren gegen eine der Querwände getrieben. Wenn die Zellenachse und die Achse der Zentrifuge in gleiche Richtung gestellt sind, so sammeln der Kern und die Chromatophoren sich an einer Seite der Längswand an. Falls die Zellenachse einen schiefen Stand bekommt, so bilden der Kern und die Chromatophoren eine zusammengeballte Masse zwischen der Querwand und der Längswand.

Wenn die Zellen in Teilung begriffen sind und das Diaphragma sich schon mehr oder weniger entwickelt hat, so werden die Kernfigur und die Chlorophyllbänder, falls nämlich die Achse der Zelle und die der Glasröhre zusammenfallen oder parallel sind, oft vollständig durch die Öffnung getrieben. Solches kann selbst noch stattfinden, wenn die Öffnung schon ziemlich klein geworden ist. Bei schiefem Stande der Achse der sich teilenden Zelle findet man einen Teil der Chlorophyllbänder gegen das sich bildende Diaphragma gedrückt.

Auf die oben erwähnte Weise erhält man bald allerlei Zustände. Wenn man aber verschiedene Zustände ausschließen und die Aussicht auf das Erhalten chromatophorenfreier Zellen vergrößern will, so müssen die Zellen derartig aufgestellt werden, daß die Zellenachse und die Achse der Glasröhre ungefähr zusammenfallen. Für diesen Zweck verfertigte ich Glasröhrchen mit langen, eng zulaufenden Enden, in welche ich Stückchen von *Spirogyra*-Fäden hineinsenken ließ. Derartige Glasröhrchen zeigten sich sehr geeignet. Die Chlorophyllbänder und die Kernfigur wurden immer gegen die Querwand getrieben, welche der Spitze des Röhrchens am nächsten war.

Wie ich schon erwähnt habe, zieht Gerassimoff<sup>1)</sup> physische und mechanische Einwirkungen den chemischen vor, und er gibt deshalb der Abkühlung den Vorzug vor der Einwirkung von Anä-

<sup>1)</sup> Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. (l. c. S. 188.)

sthetica. Doch bemerkte er, daß auch die Abkühlung direkt einen nachteiligen Einfluß ausübte, zumal wenn sie stark war und lange dauerte. Die besten Erwartungen hatte Gerassimoff von einer mechanischen Einwirkung. Doch konnte ich konstatieren, daß auch diese oft einen nachteiligen Einfluß hatte. Einige Zellen, welche vor dem Zentrifugieren vollkommen gesund waren, überstanden den nachteiligen Einfluß nicht. In dieser Hinsicht ist also die neue Methode den andern gleichwertig. Dieser nachteilige Einfluß ist jedoch kein Hindernis, das Studium verschiedener physiologischer Probleme zu unternehmen. In einer andern Hinsicht aber hat die neue Methode vor den schon angewendeten einen großen Vorteil, weil man eine viel größere Verschiedenheit an Abweichungen erhält.

Das Zentrifugieren liefert nicht nur alle möglichen Abweichungen, die man bis jetzt bei den Kernen beobachtet hat, wie z. B. kernlose Zellen, zweikernige Zellen und Zellen mit großen Kernen, sondern auch viele andere Abweichungen, nämlich Zellen, welche weder Kerne noch Chlorophyllbänder besitzen, kernlose Zellen mit einer sehr kleinen Chromatophorenmasse, einkernige Zellen mit einer größeren und kleineren Chromatophorenmasse als die normale, und Zellen mit zwei Kernen und mit Kernen doppelter Größe, die doppelt soviel Chromatophoren enthalten als normale Zellen. Einzelne Male kommt es vor, daß eine Zelle mit einem Kern, aber ohne Chromatophoren, gebildet wird. Bei unvollkommener Querwandbildung bilden sich auch kernlose Kammern. Wie aus Obigem hervorgeht, erhält man verschiedene Zustände, die man mit Hilfe der Abkühlung und Einwirkung von Anästhetica nicht hat hervorbringen können und die man bis jetzt auch nie in der Natur beobachtet hat, wie z. B. die chromatophorenfreien Zellen.

Nach meiner Meinung kann ein ausgebreitetes Studium der biologischen Prozesse, welche sich in den obengenannten abnormalen Zellen abspielen, sehr viel beitragen zur Lösung und Aufklärung verschiedener physiologischer Probleme. Zu diesem Zweck müssen, wie Gerassimoff es schon bei verschiedenen abnormalen Zellen ausgeführt hat, eine sehr große Anzahl Beobachtungen und Messungen gemacht werden und deren Ergebnisse sorgfältig geordnet und verglichen werden.

### Material.

Mit verschiedenen *Spirogyra*-Spezies habe ich Versuche angestellt. Die eine Art zeigte sich für die Untersuchung viel geeigneter als die andere. Bei einigen Arten genügt eine Drehung während einiger Minuten, um den Kern und alle Chlorophyllbänder nach einer Seite der Zelle zu treiben. Bei anderen war eine viel längere Drehung erforderlich und bisweilen mußte ich die Zahl der Drehungen soviel wie möglich steigern, um eine geringe Verrückung der Kernfigur zu erhalten. Ich kann nicht mit Bestimmtheit angeben, was die Ursache dieser Verschiedenheit ist.

Sehr geeignet für den angegebenen Zweck zeigte sich eine ziemlich dicke Art mit platten Kernen und hellgrünen Chlorophyll-

bändern, welche einigermaßen unregelmäßige Spiralen bildeten. Dieselbe wurde denn auch fast ausschließlich für die Untersuchung benutzt. Ich war nicht in der Lage, die Sporen zu untersuchen, weshalb ich nicht mit Bestimmtheit sagen kann, welche Art ich untersucht habe. Sie ist der früher von mir<sup>1)</sup> beschriebenen *Spirogyra triformis* sehr ähnlich und ist vielleicht wohl dieselbe, aber die Fäden waren etwas dünner, als die der früher untersuchten Art; die Fäden hatten nämlich eine Dicke von 100 bis 125  $\mu$ , während sie bei *Spirogyra triformis* eine Dicke von 105 bis 135  $\mu$  hatten. Von den in mehreren Handbüchern genannten Arten stimmt sie am meisten mit *Spirogyra jugalis* überein, aber sie ist dicker als diese Art, deren Fäden nach den verschiedenen Angaben eine Dicke von 75 bis 100  $\mu$  haben. Die Karyokinese der untersuchten Art verlief ohne Chromosomenbildung<sup>2)</sup>.

### Über den Einfluß des Zentrifugierens auf die Zellen.

Versuche mit in Teilung begriffenen Zellen.

Die ersten Versuche stellte ich mit Zellen an, in welchen die Karyokinese und die Bildung der Querscheidewand angefangen hatten. Ich meinte, daß die karyokinetische Figur und möglichenfalls auch die Chromatophoren durch die Öffnung des Diaphragmas getrieben werden könnten, und hoffte, daß nach dem Zentrifugieren die Querwandbildung sich vollenden würde. Diese Hoffnung stand also im Widerspruch zu den Beobachtungen von Mottier, der gefunden hatte, daß die durch das Zentrifugieren in ihrer Entwicklung gestörten Querwände sich nicht weiter ausbildeten. Dem gegenüber steht aber der Befund Gerassimoff's, der feststellte, daß die Querwände, als er ihre Entwicklung durch Abkühlung oder Anästhetica störte, sich später vollständig ausbildeten. Weil also nach einer physischen oder chemischen Einwirkung die angelegten Querwände noch zur vollständigen Entwicklung kommen können, so meinte ich, daß solches auch nach einer mechanischen Einwirkung stattfinden könnte. Das Resultat meiner Versuche entsprach vollkommen der Erwartung. Wenn ich nach dem Zentrifugieren die Zellen untersuchte, sah ich, daß die Chlorophyllbänder mit der Kernfigur nach dem einen Ende der Zelle getrieben waren (Fig. 1). Die Kernfigur befand sich gewöhnlich in der Mitte der angehäuften Chlorophyllbänder und war demzufolge bisweilen nicht zu unterscheiden. Überall konnte ich an der Zellwand, deshalb auch in der kernlosen Hälfte der Zelle und an der neuen Querwand, ein dünnes Plasmaschichtchen beobachten (Figur 1, b). Mit Interesse erwartete ich jetzt, was in den Zellen stattfinden würde und insbesondere war meine Aufmerksamkeit auf die unvollendete Querwand gerichtet, welche in der Mitte der Zelle besonders gut zu beobachten war, weil die

<sup>1)</sup> Über Kernteilung bei *Spirogyra*. Dritter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. (Flora. Bd. 87. 1900. Heft 4. S. 356.)

<sup>2)</sup> van Wisselingh, Über den Nucleolus von *Spirogyra*. (Bot. Zeitung. 1898. Abt. 1. S. 203 u. 218 ff.)

Kernfigur und die Chlorophyllbänder, die sie unter normalen Umständen hätte durchschneiden müssen, entfernt waren. Es dauerte nicht lange, bis im Protoplasma eine lebhafte Bewegung zu beobachten war. Es strömte die Längswand entlang nach der Querwand und häufte sich an den innern Rand derselben an, wo es einen dicken Ring bildete, in welchem zahlreiche Mikrosomen in einer fortwährenden Bewegung waren (Fig. 1, *p*). Man erhielt den Eindruck, daß sobald die Kraft, welche fast alles weggefegt hatte, aufgehört hatte zu wirken, ein kräftiger Versuch in der Zelle gemacht wurde, um die angefangene Arbeit, die Bildung der Querwand, zu vollenden. Mit Aufmerksamkeit beobachtete ich den Prozeß. Allmählich wurde die Öffnung in der Querwand kleiner und der Plasmaring enger. Zuletzt schmolz der Plasmaring zusammen zu einer im Durchschnitt ovalen oder runden Masse (Fig. 2, *p* und Fig. 3, *p*). Was in dieser Masse vorging, war wohl einigermaßen zu vermuten, aber nicht deutlich wahrzunehmen. Nach einiger Zeit erlitt die Masse eine Veränderung, welche anzeigte, daß die Querwandbildung aufgehört hatte. Es entstanden Plasmaströme in entgegengesetzter Richtung von der, in welcher ich die Ströme vor der Fortsetzung der Querwandbildung beobachtete. Zuletzt hatte sich alles Plasma bis auf ein dünnes Schichtchen von der Querwand entfernt (Fig. 4, *b*), während es an anderen Stellen in der Zelle kleine Ansammlungen bildete. Was in der Plasmamasse an der Querwand stattgefunden hatte, konnte jetzt gesehen werden. In der Mitte der Zelle befand sich die vollständig ausgebildete Querwand (Fig. 4, *q*), die nun keine ähnlichen Protoplasten trennte, sondern zwei, welche einen scharfen Kontrast bildeten, der eine mit zwei Kernen oder der ganzen Kernmasse und allen Chlorophyllbändern, der andere dieser wichtigen Organe beraubt, aber Interesse erregend wegen der Unbekanntheit seines weiteren Schicksals.

Daß die Querwand sich vollständig entwickelt hatte, geht aus verschiedenen Beobachtungen hervor. Infolge des ungleichen Turgors in den beiden Tochterzellen ist sie gewöhnlich gekrümmt. Bisweilen gelang es mir, die Nachbarzellen der kernlosen Zelle mit einer Nadel zu töten und letztere während einiger Zeit am Leben zu erhalten. Die Querwände derselben waren dann nach außen gekrümmt.

Während in der Mitte der Zelle die neue Querscheidewand ausgebildet wird, wird mitten in der Chromatophorenmasse (Fig. 1, *c*), welche sich am einen Ende der Zelle befindet; ein anderer wichtiger Prozeß vollendet, nämlich die Karyokinese. Der Kern durchläuft alle karyokinetischen Stadien und das Resultat des ganzen Prozesses ist, daß sich zwei Tochterkerne bilden, jeder mit seinem Nukleolus. Was am meisten die Aufmerksamkeit erregt, ist die schöne Entwicklung der Kernspindel (Fig. 1, *s*). Je nachdem diese sich entwickelt, weichen die Tochterkerne weiter auseinander. Während der eine Tochterkern in der Chromatophorenmasse mehr oder weniger versteckt bleibt, kommt der andere mit einem Teil der Spindel aus derselben zum Vorschein (Fig. 1, *k*). Wenn die Karyokinese vollendet ist, wird die Kernspindel wieder ins Cytoplasma aufge-

nommen und der aus der Chromatophorenmasse hervorragende Tochterkern geht wieder nach derselben zurück.

Das oben erwähnte Verhalten der Kernspindel beweist, daß dieser Körper während der Karyokinese eine gewisse Selbständigkeit besitzt. Obgleich sie von ihrer Stelle gerissen wird, fährt sie fort, sich kräftig zu entwickeln, während sie die um sie angehäuften Chlorophyllbänder auf die Seite drängt. Schon früher habe ich gesagt, daß nach meiner Meinung die Funktion der Kernspindel sehr wahrscheinlich darin besteht, daß sie das Auseinanderweichen der Kernplattenhälften und Tochterkerne befördert und regelt<sup>1)</sup>. Die jetzt von mir mitgeteilten Beobachtungen bestätigen diese Hypothese. Die Kernspindel verhält sich wie ein elastischer Körper, der zuletzt aus einer Anzahl Plasmastränge zusammengesetzt ist, die durch die Spindelfasern, welche sie einschließen, bogenförmig gespannt sind und bei den Kernen zusammenkommen<sup>2)</sup>. Durch die Entwicklung der Kernspindel weichen die Tochterkerne schnell auseinander. Das ist jetzt nach meiner Meinung hinreichend bewiesen, denn unmöglich kann das schnelle Auseinanderweichen der Tochterkerne mitten in der zusammengepackten Chromatophorenmasse einer andern Ursache zugeschrieben werden.

Wenn die Karyokinese abnormal verläuft und die Spindelbildung mangelhaft ist und demzufolge die Tochterkerne einander berühren, so weichen dieselben zuletzt zwar auch auseinander, aber solches geht dann sehr langsam<sup>3)</sup>, im Gegensatz zu den Fällen, in welchen die Spindel sich normal und kräftig entwickelt und die Tochterkerne schnell auseinanderweichen.

Oben habe ich kurz angegeben, was man nach dem Zentrifugieren gewöhnlich in einer Zelle beobachtet, in welcher die Kern- und Zellteilung angefangen haben. Bisweilen weicht der Prozeß in der einen oder andern Hinsicht von der obigen Beschreibung ab; so können z. B. Teile der Chlorophyllbänder in dem kernlosen Teil der Zelle zurückbleiben, was die Bildung kernloser Zellen veranlaßt, die arm an Chlorophyllbändern sind und bisweilen nur ein oder ein paar kleine Stückchen derselben enthalten (Fig. 34 und Fig. 35).

Auf eine sehr eigentümliche Weise sah ich bisweilen chromatophorenfreie Zellen mit einem Kern entstehen. Wie ich oben erwähnt habe, ragte gewöhnlich während der Karyokinese aus der Chromatophorenmasse, welche an einer der Querwände lag, die Spindel mit einem der Tochterkerne hervor (Fig. 1, *s* und *k*). Bisweilen konnte ich beobachten, daß dieser Tochterkern (Fig. 7, *k*; und Fig. 8, *k*) durch die Öffnung des Diaphragmas ging, das fortfuhr, sich zu entwickeln (Fig. 7, *q* und Fig. 8, *q*) und dabei den Rest der Spindel (Fig. 7, *s* und Fig. 8, *s*) durchschnitt, so daß eine chromatophorenfreie, kernhaltige Zelle entstand.

<sup>1)</sup> Unters. über *Spirogyra*. (Bot. Zeitung. 1902. S. 135.)

<sup>2)</sup> l. c. S. 130.

<sup>3)</sup> van Wisselingh, Über abnormale Kernteilung. (Bot. Zeitung. 1903. S. 219, 237 u. 239.)

Teilungen, welche bald nach dem Zentrifugieren auftreten.

Es zeigte sich bald; daß es durchaus nicht erforderlich war, daß ich bei meinen Versuchen von sich teilenden Zellen ausging, um kernlose und chromatophorenfreie Zellen zu erhalten. Am Abend des 11. Juni 1905 machte ich einen Versuch mit einem Fadenstück, in dem drei sich teilende Zellen vorkamen. In einer dieser Zellen hatte die Querwandbildung gerade angefangen; in den beiden andern Zellen waren schon gut entwickelte Kernspindeln sichtbar. In den übrigen Zellen war nichts wahrzunehmen, was auf eine künftige Teilung hinwies. Als ich am folgenden Morgen das Fädchen wieder untersuchte, zählte ich 7 kernlose Zellen ohne Chlorophyllbänder oder mit nur Stückchen derselben. Über Nacht hatten sich also noch vier andere Zellen geteilt. Das Zentrifugieren hatte also bei diesen vier Zellen ein baldiges Auftreten der Karyokinese und der Querscheidewandbildung nicht verhindert. Bei späteren Versuchen, auch mit Fädchen ohne Karyokinesen, wurden mehrmals ähnliche Resultate erhalten. Kernlose und sogar chromatophorenfreie Zellen kann man deshalb auch bekommen, wenn das Zentrifugieren kurz vor der Kern- und Zellteilung stattfindet.

In diesem Fall fängt die Bildung der Querscheidewand mit einer überflüssigen Ansammlung von Plasma und Mikrosomen an der Längswand an. Die Erscheinungen, welche während ihrer weiteren Entwicklung auftreten, stimmen mit den oben beschriebenen überein. Während des zentripetalen Wachstums der Querwand bildet nämlich das Plasma am inneren Rande einen dicken Ring, der zu einer ellipsoidischen Masse zusammenfließt.

#### Über Eigentümlichkeiten, welche man bei der Querwandbildung beobachtet.

Bei genauer Beobachtung der neu gebildeten Querwände, sowohl der in ihrer Entwicklung gestörten als auch der nach dem Zentrifugieren entstandenen, zeigte es sich, daß sie den normalen Querwänden nicht vollkommen ähnlich waren. Sie zeigten nämlich eine Eigentümlichkeit, die ich nie bei normalen angetroffen hatte. Wenn ich Gelegenheit hatte, sie mehr oder weniger von der Seite zu sehen, so konnte ich in einiger Entfernung von der Längswand an denselben einen Ring wahrnehmen (Fig. 5, *r* und Fig. 6, *r*). Dieser Ring hatte eine sehr verschiedene Weite. Es schien aber, daß er nie fehlte. Er bestand aus einer geringen lokalen Verdickung der Querwand (Fig. 4, *r*). Der innerhalb des Ringes gelegene Teil der Querwand (Fig. 4, *t*) war dünner als der Teil, der sich außerhalb des Ringes befand. Bisweilen konnte ich wahrnehmen, daß der mittlere Teil der Querwand durch die Bewegungen des zurückströmenden Plasmas hin und her bewegt wurde (Fig. 49, *t*). Wenn die Querwand einem Turgorunterschied zufolge gebogen war, so war solches oft insbesondere mit dem mittleren Teil der Fall. Bei älteren Querwänden war der Unterschied der Dicke infolge des Dickewachstums weniger auffallend.



Zuerst meinte ich, daß der Ring die Stelle anwies, wo die Querwandbildung unterbrochen war. Als es bei der weiteren Untersuchung sich zeigte, daß auch die Querwände, welche nach dem Zentrifugieren entstanden waren, bei denen also von einer derartigen Unterbrechung nicht die Rede sein konnte, mit einem ähnlichen Ring ausgestattet waren, so mußte ich diese Hypothese fallen lassen. Darauf legte ich mir die Frage vor, ob die Entstehung des Ringes vielleicht mit dem Zusammenfließen des Protoplasmas, das sich am inneren Rande der sich bildenden Querwand befand, zu einer ellipsoidischen oder kugelförmigen Masse in Verbindung stehen könnte. Das veranlaßte mich, einige darauf bezügliche Beobachtungen zu machen.

Es zeigte sich, daß der Ring größer war, je nachdem das Zusammenfließen des Plasmas früher stattgefunden hatte. Er entstand bald nach dem Zusammenfließen, denn, wenn ich bei derselben Querwand die Entfernung des Ringes zur Längswand und unmittelbar nach dem Zusammenfließen des Plasmas die Entfernung des inneren Randes der noch in Entwicklung begriffenen Querwand zur Längswand bestimmte, so zeigte es sich immer, daß erstere nur wenig größer war.

Auch zeigte es sich, daß, je nachdem das Zentrifugieren früher eingetreten war, die Querwandbildung im Moment des Zusammenfließens weniger fortgeschritten war. In vier Fällen, in welchen nach dem Zentrifugieren der Anfang der Querwandbildung nur durch eine Plasmaansammlung an der Längswand angedeutet war, erhielt der Ring einen Diameter von 60 bis 76  $\mu$ ; in andern Fällen war der Diameter kleiner, je nachdem die Entwicklung der Querwand vor dem Zentrifugieren mehr fortgeschritten war. In einigen Fällen waren die Ringe sehr klein (Fig. 6, *r*), z. B. 16  $\mu$  im Durchmesser; bisweilen zeigte die Querscheidewand in der Mitte nur eine kleine Verdickung.

Wenn die Querwandbildung schon einigermaßen fortgeschritten war, bildete nach dem Zentrifugieren das zusammenströmende Plasma nicht erst einen Ring (Fig. 1, *p*), sondern sogleich eine ellipsoidische oder kugelförmige Masse (Fig. 2, *p* und Fig. 3, *p*). In einem Faden, der 110  $\mu$  dick war, sah ich, daß das Plasma in zwei Zellen am inneren Rande des Diaphragmas, welches eine Breite von 20 und 26  $\mu$  hatte, einen Ring bildete. In einer anderen Zelle, in welcher die Entwicklung des Diaphragmas schon 30  $\mu$  fortgeschritten war, entstand eine ellipsoidische Plasmamasse und in noch einer anderen Zelle, in welcher der innere Rand des Diaphragmas schon 44  $\mu$  von der Längswand entfernt war, strömte es zu einer kugelförmigen Masse zusammen.

Es ist möglich, daß der innerhalb des Ringes sich befindende Teil der Querscheidewand mitten in der ellipsoidischen oder kugelförmigen Plasmamasse nicht allmählich von außen nach innen, sondern simultan gebildet wurde. Nähere Untersuchungen werden entscheiden müssen, ob diese Ansicht richtig ist.

Der Unterschied zwischen den oben beschriebenen und den normalen Querwänden steht wahrscheinlich in Verbindung mit den

verschiedenen Umständen, unter welchen das Wachstum stattfindet. Bei der Bildung normaler Querwände müssen die Chlorophyllbänder und die Spindel durchschnitten werden, während die Plasmaansammlung am inneren Rande der wachsenden Querwand nicht so bedeutend ist, als bei der Entwicklung der oben erwähnten abnormalen Querwände.

Die Dauer der abnormalen Querwandbildung betrug in einigen Fällen 8 bis 9 Stunden. Querwände, welche morgens um elf Uhr anfangen, sich zu bilden, waren abends um sieben Uhr vollendet. Bisweilen ist die Querwandentwicklung etwas ungleichmäßig, d. h. an der einen Seite der Zelle etwas mehr fortgeschritten als an der gegenübergestellten.

Über die Querwandbildung habe ich schließlich noch Folgendes zu bemerken: Bisweilen beobachtete ich, daß das Protoplasma schon anfang zurückzufließen, als die Querwand noch nicht vollkommen entwickelt war, was zur Folge hatte, daß sie unvollendet blieb und statt einer kernlosen Zelle eine kernlose Kammer entstand. Nicht selten sah ich senkrecht zur Querwand, wo sich der Ring befand, an beiden Seiten Auswüchse entstehen; bisweilen bildeten sich auch solche Auswüchse in der Mitte auf der Querwand.

Die Plasmamasse am inneren Rande der sich bildenden Querwand war nicht immer glatt (Fig. 1, *p*, Fig. 2, *p* und Fig. 3, *p*). Bisweilen konnte ich beobachten, daß sie, während sie in lebhafter Bewegung war, fortwährend pseudopodienähnliche Fortsätze hinaus-schickte (Fig. 9, *p*).

Teilungen, welche auftreten, während der Kern und die Chromatophoren ihre ursprüngliche Lage einzunehmen suchen.

Als ich nach dem Zentrifugieren beobachtete, was in den Zellen stattfand, so bemerkte ich schon den Tag darauf, daß sich ein allgemeines Streben äußerte, die gestörte Ordnung wieder herzustellen. Die Chlorophyllbänder versuchten, sich wieder die Längswand entlang durch die Zelle zu verbreiten, während der Kern wieder seine zentrale Lage einzunehmen suchte. In den schon gebildeten zweikernigen Zellen strebten die Kerne, eine Stelle einander gegenüber in der Medianebene zu bekommen. Während die Chlorophyllbänder und die Kerne sich allmählich versetzten, fand nach einem oder mehreren Tagen wieder Karyokinese und Querwandbildung statt. Dabei traten wieder sehr eigentümliche Erscheinungen auf, welche die Bildung sehr verschiedener Zellen veranlaßten. Es war deutlich zu sehen, daß in den Protoplasten ein Streben herrschte nach einer harmonischen Zusammenwirkung der beiden Prozesse, die durch das Zentrifugieren getrennt waren, nämlich die Karyokinese und die Zellteilung. Das Zentrifugieren hatte verursacht, daß die Karyokinese in dem einen Ende der Zelle stattfand, wo der Kern und die Chlorophyllbänder sich befanden, während die Zellteilung an der ursprünglichen Stelle stattfand. Wie ich schon oben bemerkte, trachtete alles, wieder seine frühere Stelle und dazu auch seine ursprüngliche Stellung

zu erhalten. Ich konnte feststellen, daß der Kern, der keine bestimmte Stellung mehr hatte, so daß bei einer eventuellen Karyokinese die Spindel wahrscheinlich eine schiefe Stellung erhalten würde (Fig. 1, *s*), allmählich in die Achse der Zelle gelangte und auch wieder eine normale Stellung bekam. Wenn dann Karyokinese stattfand, so fielen die Achse der Spindel und die Zellachse wieder zusammen. Der Kern befand sich dann aber noch nicht in der Mitte der Zellachse; bisweilen war er noch weit vom Zentrum entfernt. Wenn ich unter solchen Umständen Kern- und Zellteilung auftreten sah, so konnte ich feststellen, wie es sich unten zeigen wird, daß der Kern wieder Einfluß ausgeübt hatte auf die Stelle, wo die Querwandbildung auftrat.

Wie erwähnt, wurden nach dem Zentrifugieren die unvollendeten Querwände, welche sich an der normalen Stelle, also in der Medianebene, befanden, vollendet (Fig. 1, *q*); die ersten ganz neuen Querwände nahmen auch diese Stelle ein. Unmittelbar nach dem Zentrifugieren war also augenscheinlich der Einfluß des Kerns aufgehoben; später aber beherrschte der Kern wieder offenbar die Stelle, welche die Querscheidewand einnehmen würde. Die Bildung der Querwand fand dann nicht in der Medianebene statt, sondern in einer Ebene, welche der Medianebene parallel war und in welcher sich der Kern befand (Fig. 10, *q*). Die Kern- und Zellteilungen verliefen oft auf ganz normale Weise; die Chromatophoren und die Kernspindel wurden dann durch die Querwand durchschnitten, welche normal ausgebildet war; das Resultat des Kern- und Zellteilungsprozesses waren zwei Schwesterzellen verschiedener Größe, jede mit einem Kern und Chromatophoren. Beide Zellen erhielten ungefähr gleichviel der Chromatophorenmasse oder die kleinere erhielt etwas mehr oder bedeutend mehr als die größere. Die Länge der kleinen Zelle war bisweilen sehr gering.

Oben habe ich erwähnt, wie die Querwandbildung unmittelbar oder kurz nach dem Zentrifugieren vor sich geht; auch habe ich erwähnt, wie sie später verläuft, wenn der Kern augenscheinlich wieder die Stelle des Prozesses ganz beherrscht. Diese beiden Fälle sind durch Übergänge miteinander verbunden. Es kommt nämlich vor, daß an zwei Stellen in der Zelle Querwände angelegt werden, eine in der Mitte der Zelle und eine dem Kern gegenüber (Fig. 11, *q* und *q*). Die Entwicklung dieser Querwände ist gewöhnlich oder wohl immer unvollständig. Die Anlage ist oft vom Anfang an schon unvollkommen, d. h. sie läuft nicht der Längswand entlang ganz herum, sondern sie bildet nur einen Teil eines Ringes.

Wenn der Kern wieder die normale zentrale Stelle eingenommen hat, kommt gewöhnlich eine normale Querwand in der Medianebene zur Entwicklung. Falls die Chlorophyllbänder sich dann noch nicht in der Zelle verbreitet haben, entstehen zwei einkernige Tochterzellen mit einer verschieden großen Chromatophorenmasse. Es kann vorkommen, daß die eine Tochterzelle nur ein einziges oder ein paar Stückchen Chlorophyllband bekommt.

Wie oben erwähnt, bildet sich gewöhnlich, wenn das Zentrifugieren während der Karyokinese stattfindet, oder kurz vorher, eine gut entwickelte Spindel (Fig. 1, s) und es entstehen zwei Tochterkerne, welche in der einen Tochterzelle eine Stelle einnehmen, während die andere Tochterzelle kernlos ist. Bei später auftretenden Karyokinesen kommt es aber oft vor, daß der Kern sich nicht in zwei Tochterkerne teilt. Man erhält dann z. B. eine Zelle mit einem großen Kern nebst einer kernlosen.

#### Abweichungen, welche man einige Wochen nach dem Zentrifugieren beobachtet.

Weil die Zentrifugalmethode zu vielerlei bis jetzt noch unbekanntem Abweichungen führt und mit der Abkühlung den Vorteil gemein hat, daß keine fremden chemischen Körper in die Kulturen gelangen, so entschloß ich mich, das Verhalten der verschiedenen Abweichungen während der weiteren Kultur in Grabenwasser zu studieren.

Wenn man *Spirogyra*-Fäden einige Wochen nach dem Zentrifugieren untersucht, so beobachtet man eine noch viel größere Verschiedenheit an Abweichungen, als in den ersten Tagen nach dem Zentrifugieren. Verschiedene Zellen müssen also während ihrer weiteren Entwicklung und Vermehrung wieder neue Abnormalitäten hervorbringen. Einige Zellen haben eine so komplizierte Struktur (Fig. 14 und 15) und andere bilden solche eigentümliche Zellenreihen (Fig. 18), daß man oft durchaus nicht angeben kann, wie die Abnormalitäten entstanden sind. Unten werde ich mitteilen, was am meisten meine Aufmerksamkeit erregt hat.

Zuerst fallen die Reihen zweikerniger Zellen auf, bisweilen noch mit einer lebenden, kernlosen Zelle an einem Ende. Die Kerne befinden sich in der Medianebene einander gegenüber. Die Zahl der Zellen dieser Reihen ist größer, je nachdem nach dem Zentrifugieren mehr Zeit verstrichen ist. Nach acht Wochen fand ich bisweilen Reihen, welche aus mehr als 200 Zellen bestanden. Weiter bemerkt man, daß die Reihen zweikerniger Zellen mit Reihen ein- und dreikerniger abwechseln. So fand ich 41 Tage nach dem Zentrifugieren ein Fädchen, in welchem auf 110 zweikernige Zellen nacheinander 62 einkernige, 32 dreikernige und 68 zweikernige folgten. In den dreikernigen Zellen befinden die Kerne sich auch in der Medianebene, und zwar in gleicher Entfernung von der Mitte und von einander. Außer Reihen zwei- und dreikerniger Zellen kommen auch Reihen vor, deren Zellen jede mit einem großen Kern ausgestattet sind. An dem einen Ende einer solchen Reihe beobachtet man bisweilen noch eine kernlose Zelle. Die Fadenstücke, welche aus zwei- und dreikernigen Zellen und aus Zellen mit großen Kernen bestehen, sind oft dicker als die normalen Fäden. Bei dem oben erwähnten Fadenstück, das aus ein-, zwei- und dreikernigen Zellen zusammengesetzt war, hatten die einkernigen Zellen eine Dicke von 128 bis 136  $\mu$ , die zweikernigen von 128 bis 160  $\mu$ , und die dreikernigen von 196 bis

212  $\mu$ , während der normale Faden eine Dicke von 120  $\mu$  hatte. Die einkernigen Zellen dieses Fadenstückes waren also dicker als die normalen Zellen, obschon ihre Kerne nicht größer waren als normale Kerne. In andern Fäden hatten die zweikernigen Zellen eine Dicke von 160 bis 180  $\mu$  und die einkernigen mit großen Kernen von 144 bis 148  $\mu$ . Zellen mit einem Überfluß an Kernmasse sind nicht allein dicker, sondern auch länger als normale. In ein paar Fällen bestimmte ich ihre Länge und fand, daß diese im Durchschnitt 360  $\mu$  war, während die Länge der normalen Zellen, wenn sie sich teilten und deshalb ihre maximale Länge erreicht hatten, zwischen 160 und 320  $\mu$  wechselte.

Weiter erregen Zellen die Aufmerksamkeit, welche in der Medianebene eine unvollkommene Querwand mit einer zentralen Öffnung führen (Fig. 13, *q*). In dieser Öffnung befindet sich ein großer Kern, der gewöhnlich in die Länge gestreckt ist und einen oder zwei, bisweilen selbst drei oder vier Nukleolen enthält. Zellen mit einer Querwand mit zentraler Öffnung zeigen oft beiderseits eine Nachbarzelle, welche kernlos ist. Die mittlere Zelle hat dann gewöhnlich zwei Kerne, die meistens eine Stelle in der Zellachse einnehmen. Sie kann aber auch mehr Kerne enthalten. Es kommt bisweilen auch vor, daß in einer Zelle, welche sich zwischen zwei kernlosen Zellen befindet, überhaupt keine unvollkommene Querwand wahrnehmbar ist. Einigermäßen einen Kontrast mit unvollkommenen Querwänden bilden die Querwände, welche an ihren beiden Seiten unregelmäßige Auswüchse haben, welche sich bisweilen bis an die Kerne ausstrecken (Fig. 16, *z*).

Bemerkenswert sind auch die ungewöhnlich platten Zellen, von denen einige einen Kern haben, andere kernlos sind. Einen Kontrast mit diesen besonders kurzen Zellen bilden sehr lange Zellen, welche oft mehr als 1000  $\mu$  lang sind. Ich fand selbst Zellen, die eine Länge von mehr als 2000  $\mu$  bis 2800  $\mu$  hatten. Die Dicke dieser langen Zellen ist die normale. Sie enthalten meistens einen Kern, bisweilen zwei oder mehr. Der Kern hat oft eine sehr abnorme wabige Struktur und enthält dann keinen Nukleolus (Fig. 12). Die Zellwand ist in der Mitte der Zelle gewöhnlich etwas verdickt. Bisweilen befinden sich mehrere solche lange Zellen in einem Faden hintereinander.

Was weiter die Aufmerksamkeit auf sich zieht, sind große Zellen mit vier und mehr Kernen, bald mit unvollkommenen Querwänden, bald ohne solche, bald bedeutend dicker als normale Zellen, bald von gewöhnlicher Dicke (Fig. 14 und Fig. 15). Ich fand Zellen mit acht und zwölf Kernen und mit fünf und sechs unvollkommenen Querwänden. Bei einigen dickeren Zellen waren diese unvollkommenen Querwände nicht flach ausgebreitet, sondern einigermaßen gebogen wie eine Wendeltreppe. Bisweilen fand ich selbst Zellen, in welchen eine oder zwei spiralförmig herumlaufende, unvollkommene Querwände nebeneinander vorkamen.

Die Kerne, welche man mittelst der Zentrifugalmethode erhält, sind meist von einfacher, selten von zusammengesetzter oder unregelmäßiger Gestalt. Die Nukleolen haben gewöhnlich ein nor-

males Aussehen. Große Kerne, wie man sie in den einkernigen Zellen dickerer Fäden findet, enthalten einen, zwei, drei oder vier Nukleolen, also höchstens doppelt soviel als die normalen Kerne<sup>1)</sup>. Dann und wann trifft man Kerne an, die anstatt normaler Nukleolen einige abnormale Körperchen enthalten<sup>2)</sup>. In den obenerwähnten vielkernigen Zellen kommen gewöhnlich auch ein oder mehrere derartige Kerne vor (Fig. 14, *a* und Fig. 15, *a*). Ein paar Mal fand ich zwei oder drei Zellen hintereinander, welche nebst einem oder zwei Kernen mit normalen Nukleolen einen Kern mit abnormalen Körperchen in sich hatten (Fig. 17, *a*). Infolge dieser Beobachtung stellte ich mir die Frage, ob solche Zellen aus einer ähnlichen Mutterzelle durch Teilung entstanden wären und ob die Kerne mit abnormalen Körperchen sich auch durch Teilung vermehren könnten.

Wie aus obigem hervorgeht, sind die später auftretenden Abweichungen, welche die Zellen zeigen, oft sehr kompliziert und ist es, wenn man ihre Entwicklung nicht studiert hat, oft unmöglich, anzugeben, wie sie entstanden sind. Um solches zu erklären und aufzufinden, welche abnormalen Zellen Nachkommenschaft würden erzeugen können, habe ich bei verschiedenen Fäden nach dem Zentrifugieren täglich während mehrerer Wochen beobachtet, was in den Zellen stattfand. Die Resultate, welche ich bei dieser Untersuchung erhielt, werde ich in den folgenden Seiten mitteilen.

#### Nachteilige Wirkung des Zentrifugierens.

In verschiedenen Fällen konnte ich feststellen, daß das Zentrifugieren einen sehr nachteiligen Einfluß auf die Zellen ausübte. An einigen Beispielen werde ich solches erläutern. Einige Zellen teilten sich überhaupt nicht mehr. Bei anderen blieben die Kern- und Zellteilung sehr lange aus. In mehreren Zellen trat sie erst nach 23 oder 25 Tagen auf; in andern Zellen nach 13, 15, 17 und 20 Tagen. Bisweilen teilten die Tochterzellen sich noch einmal, was gewöhnlich mit dem Auftreten von Abweichungen, wie unvollkommener Karyokinese und unvollkommener Querwandbildung, verbunden war. Die Zellen erhielten immer mehr ein kränkliches Aussehen und gingen nach einigen Wochen zu Grunde. Das lange Ausbleiben der Kern- und Zellteilung ist in den meisten Fällen mit einer eigentümlichen Erscheinung verbunden. Die Zellen wuchsen nämlich sehr lang aus, während ihre Dicke gewöhnlich normal blieb.

Bei nur einer der stark in die Länge ausgewachsenen Zellen konnte ich beobachten, daß ihre Entwicklung eine günstige Wendung nahm. Bei der ersten Teilung nach dem Zentrifugieren, welche 23 Tage ausblieb, bildeten sich zwei einkernige Zellen. Nach ein paar Tagen fanden in den Tochterzellen wieder Teilungen statt, welche Prozesse sich wiederholten. Vier Tage nach der ersten

<sup>1)</sup> van Wisselingh, Über abnormale Kernteilung. (Bot. Zeitung. 1903. S. 212 u. 228 ff.)

<sup>2)</sup> van Wisselingh, l. c. S. 213 u. 228 ff.

Teilung betrug die Zahl der entstandenen Zellen vier, sieben Tage später acht und noch fünf Tage später schon zwanzig.

In mehreren Fällen beobachtete ich, daß bei der ersten Kernteilung nach dem Zentrifugieren oder bei einer folgenden die Spindel sich sehr mangelhaft entwickelte. Demzufolge wichen die beiden zukünftigen Tochterkerne nicht auf die gewöhnliche Weise auseinander. Die Kerne erhielten dann meistens eine abnormale Gestalt (Fig. 19), während an der Querwand in der Mitte, und zwar an beiden Seiten, oft Auswüchse entstanden (Fig. 16, *r*). Solche Zellen teilten sich gewöhnlich nicht mehr, gingen aber nach einiger Zeit zu Grunde.

In einigen Fällen sah ich, daß der Kern bei der ersten Teilung, die ungefähr zwei Wochen nach dem Zentrifugieren auftrat, sich nicht in zwei Teile teilte, sondern in mehrere Fragmente zerfiel. In diesen Fällen waren die Tochterzellen nicht fähig, Nachkommenschaft zu erzeugen.

In mehreren Fällen konnte ich feststellen, daß die beiden Tochterzellen, die bei der ersten Teilung nach dem Zentrifugieren entstanden waren, sich auf verschiedene Weise verhielten, obschon anfänglich kein Unterschied zu bemerken war. Die eine Zelle zeigte bisweilen Krankheitserscheinungen und ging nach einiger Zeit zu Grunde, während die andere sich vermehrte und eine Zellreihe bildete. Die erste Teilung nach dem Zentrifugieren blieb in den fraglichen Fällen bisweilen länger als zwei Wochen aus.

#### Fälle, in welchen das Zentrifugieren nur eine Verspätung der Teilung verursacht.

Bei einigen Zellen scheint das Zentrifugieren keinen oder nur einen geringen nachteiligen Einfluß auszuüben. Sie erholen sich bald, fahren fort, sich zu vermehren und bilden Reihen einkerniger Zellen, die ein ganz normales Aussehen haben. Das einzige, was auf einen nachteiligen Einfluß deutet, ist, daß die erste Teilung, welche nach dem Zentrifugieren auftritt, bisweilen ziemlich lange ausbleibt. Ich fand, daß die erste Teilung 3, 7, 9, 11, 14 und 15 Tage nach dem Zentrifugieren auftrat. Man muß hierbei beachten, daß unter normalen Umständen die eine Zelle sich auch früher teilt als die andere; aber die letztgenannten Zahlen weisen doch auf eine Verspätung der Teilung hin. Wenn diese Erscheinung stattfindet, so folgen die späteren Teilungen schneller aufeinander, wie aus nachstehender Angabe hervorgeht, welche auf einige Zellen, die am Abend des 11. Juni dem Zentrifugieren unterworfen wurden, Beziehung hat. Die Datums geben so viel wie möglich die Zeitpunkte an, an welchen die Zahl der Zellen verdoppelt war.

1. Erste Teilung nach 15 Tagen; 26. Juni 2, 1. Juli 4, 6. Juli 8, 12. Juli 16 Zellen.
2. Erste Teilung nach 15 Tagen; 26. Juni 2, 1. Juli 4, 7. Juli 8, 11. Juli 12 Zellen.

3. Erste Teilung nach 9 Tagen; 20. Juni 2, 25. Juni 4, 30. Juni 8, 5. Juli 16, 8. Juli 23 Zellen.
4. Erste Teilung nach 9 Tagen; 20. Juni 2, 26. Juni 4, 1. Juli 8, 5. Juli 16, 7. Juli 28 Zellen.
5. Erste Teilung nach 9 Tagen; 20. Juni 2, 28. Juni 4, 4. Juli 8, 7. Juli 16, 14. Juli mehr als 80 Zellen.

### Kernlose Zellen.

Nach dem Zentrifugieren bilden sich oft kernlose Zellen. Dieselben entstehen nicht nur, wenn das Zentrifugieren während der Karyokinese stattfindet, sondern auch bei Kern- und Zellteilungen, welche nach dem Zentrifugieren auftreten. Ich konnte solches 1, 2, 5, 7, 9 und 13 Tage nach dem Zentrifugieren beobachten.

Kernlose Zellen, welche keine Chlorophyllbänder besitzen oder nur ein oder ein paar Stückchen derselben enthalten, entstehen nur unmittelbar oder kurz nach dem Zentrifugieren. Wie die kernlosen Zellen, welche eine größere oder normale Chromatophorenmasse besitzen, können sie nur einige Wochen leben. Einige leben nur ein paar Wochen, andere einen Monat oder länger, doch selten mehr als zwei Monate.

Um beim Studium der kernlosen Zellen den Einfluß der benachbarten kernhaltigen Zellen auszuschließen, versuchte ich, die kernlosen zu isolieren, indem ich die kernhaltigen durch Verwundung tötete. Derartige Versuche sind sehr schwierig. Die Querwand, welche eine kernlose und eine kernhaltige Zelle trennt, ist unmittelbar nach ihrer Entstehung sehr dünn; besonders ist das mit dem mittleren Teil der Fall (Fig. 4, *t*). Bei der Verwundung der kernhaltigen Zelle reißt gewöhnlich auch die dünne Querwand, wodurch der Versuch mißlingt.

Um bessere Resultate zu erhalten, zentrifugierte ich Stücke von *Spirogyrafäden* zwei- bis dreimal mit Zwischenräumen von einigen Tagen, während ich dieselben derartig in die Glasröhrchen gestellt hatte, daß die Kraft bald in der einen, bald in der entgegengesetzten Richtung wirkte. Auf diese Weise erhielt ich Fäden, in welchen sich bisweilen zwei und selbst drei kernlose Zellen nacheinander befanden. In der Tat gelang es mir so, einige Male eine oder zwei kernlose Zellen zu isolieren. Diese Versuche setzte ich nicht lange fort, weil ich gezwungen war, meine Untersuchungen abubrechen. Für die Kenntnis der kernlosen Zellen lieferten sie demzufolge keine brauchbaren Resultate.

### Mehrkernige Zellen und Zellen mit großen Kernen.

Wie schon erwähnt, entsteht, wenn das Zentrifugieren während oder kurz vor der Karyokinese stattfindet, gewöhnlich neben einer kernlosen Zelle eine zweikernige, die eine doppelte Menge Chromatophoren oder einen großen Überfluß derselben enthält. Selten



bildet sich statt einer zweikernigen Zelle eine Zelle mit einem großen Kern. Wenn erst einige Tage nach dem Zentrifugieren eine kernlose Zelle entsteht, enthält die Schwesterzelle bisweilen zwei Kerne, aber gewöhnlich einen großen Kern. Die beiden Tochterzellen enthalten dann eine ungefähr gleichgroße Chromatophorenmasse. Bisweilen entstehen auch bei späteren Teilungen Zellen mit großen Kernen neben kernlosen, anstatt bei der ersten Teilung nach dem Zentrifugieren.

Die zweikernigen Zellen und die Zellen mit großen Kernen können sich vermehren und Fadenstücke bilden, die aus ähnlichen Zellen bestehen. Solches findet gewöhnlich statt, wenn sie unmittelbar oder kurz nach dem Zentrifugieren entstehen. Wenn die Zellteilung nach dem Zentrifugieren lange ausbleibt, und sie demzufolge später gebildet werden, so wachsen sie oft nicht zu Fäden aus. Bisweilen konnte ich dann keine Zellteilung mehr wahrnehmen. In anderen Fällen entstanden unvollkommener Kern- und Zellteilung zufolge abnormale Zellen oder die Zellteilung blieb lange aus und die Tochterzellen zeigten bald ein kränkliches Aussehen.

Über die Entwicklung der zweikernigen Zellen, welche unmittelbar oder kurz nach dem Zentrifugieren entstehen, zu Fadenstücken erwähne ich Folgendes: Einige teilen sich wiederholt, so daß sie nach einiger Zeit lange Fadenstücke gebildet haben. Von drei solchen Zellen, welche in der Nacht vom 11. zum 12. Juni nach einem Zentrifugalversuch am Abend des 11. Juni entstanden waren, hatte eine am 14. Juli 36 zweikernige Zellen gebildet und die beiden anderen am 20. Juli 234 und 280 Zellen, ungeachtet, daß einige Zellen aus unbekanntem Ursachen gestorben waren, vielleicht infolge einer Verletzung.

Die Nachkommen sind nicht immer ausschließlich zweikernige Zellen. Es kann vorkommen, daß schon die erste zweikernige Zelle zwei ungleiche Tochterzellen hervorbringt. Die eine mit einem Kern und die andere mit drei Kernen. Diese Tochterzellen entwickeln sich dann zu Fadenstücken, die aus ein- und dreikernigen Zellen zusammengesetzt sind. Wenn bei einer späteren Teilung eine ähnliche ungleiche Verteilung der vier Tochterkerne stattfindet, so bilden die Nachkommen der ersten zweikernigen Zelle Fadenstücke, die aus ein-, zwei- und dreikernigen Zellen bestehen.

Ein in der Nacht vom 11. zum 12. Juni entstandene zweikernige Zelle hatte den 1. Juli ein Fadenstück gebildet, das aus acht Zellen zusammengesetzt war, vier zweikernigen, einer einkernigen, einer dreikernigen und noch zwei zweikernigen. Den 4. Juli hatte die einkernige Zelle sich wieder geteilt, während die zweikernigen Zellen, von denen die meisten älter waren als die einkernige, sich erst den 5. Juli teilten und die dreikernige Zelle noch später. Den 7. Juli befanden sich in dem Fadenstück vier einkernige und zwei dreikernige Zellen, den 9. Juli acht ein- und vier dreikernige, den 14. Juli 19 und 10 und den 20. Juli 62 und 32. Dieses Resultat ist in Übereinstimmung mit den Resultaten

Gerassimoff's<sup>1)</sup>, der gefunden hat, daß ein Überfluß an Kernmasse eine Verspätung der erstfolgenden Teilung verursacht. Dieser Verspätung zufolge wird die Zahl der einkernigen Zellen doppelt so groß, als die Zahl der dreikernigen und weil in beiden die späteren Teilungen einander ungefähr gleich schnell folgen, so bleibt dieses Verhältnis beibehalten.

Es kommen jedoch auch Fälle vor, in welchen sich das Verhältnis fortwährend modifiziert, wie folgendes Beispiel anzeigt: Nach einem Zentrifugalversuch am Abend des 11. Juni fand ich am folgenden Morgen neben einer kernlosen Zelle mit einer sehr geringen Chromatophorenmasse eine Zelle mit fast der ganzen Chromatophorenmasse und der ganzen Kernmasse der Mutterzelle. Ich konnte nicht beobachten, ob die Karyokinese zu einem großen, oder zu zwei Kernen geführt hatte. Den 18. Juni hatte die letztere Zelle sich geteilt. Sie hatte dabei eine zweikernige und eine einkernige Zelle hervorgebracht. Bei der Karyokinese hatte der große Kern sich in drei Kerne geteilt, oder einer der zwei anwesenden Kerne hatte sich nicht geteilt. Beide Fälle sind möglich. Sowohl die zweikernige, als auch die einkernige vermehrten sich und lieferten Reihen ähnlicher Zellen, nämlich zweikerniger und einkerniger. In den einkernigen folgten die Teilungen einander schneller als in den zweikernigen. Den 18., 24., 28. Juni, 4., 6., 9., 11., 12. und 15. Juli betrug die respektiven Zahlen der zwei- und einkernigen Zellen 1 und 1, 1 und 2, 2 und 4, 2 und 8, 4 und 16, 5 und 21, 7 und 32, 7 und 37, 14 und mehr als 70. Die Zahl der einkernigen wurde anfangs doppelt so groß als die Zahl der zweikernigen, und beim Abbrechen des Versuchs war sie schon das Fünffache.

In einer anderen Zelle mit doppelter Kern- und Chromatophorenmasse war die erste Teilung mit der Bildung großer Auswüchse an der Querwand verbunden. Dieselben befanden sich an ihren beiden Seiten und waren in der Mitte befestigt. Die beiden Tochterzellen teilten sich, was mit einer Verwachsung der neuen Querwände mit den Auswüchsen verbunden war. Demzufolge erstreckte sich ein Zellstoffstrang mitten durch die zwei mittleren der vier neugebildeten Zellen. Die beiden mittleren Zellen teilten sich nicht mehr und gingen nach einigen Wochen zu Grunde, während die beiden anderen fortführen sich zu vermehren (Fig. 18).

### Über unvollständige Querwandbildung und gleichzeitige Bildung von zwei Querwänden.

Die Querwand kommt bei der ersten Kernteilung nach dem Zentrifugieren oft nicht zur vollständigen Entwicklung. Auch bei späteren Teilungen kann diese Erscheinung vorkommen. Sie kann zu verschiedenen anderen abnormalen Zuständen führen, deren Verschiedenheit abhängig ist von der Gestalt der unvollkommenen Querwand, von der Zahl der Kerne, von denen ein großer oder

<sup>1)</sup> Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. (l. c. S. 253.) Zur Physiol. d. Zelle. (l. c. S. 18.)

zwei vorhanden sind, und von der Stelle, welche der Kern oder die beiden Kerne einnehmen. Wenn sich eine Querwand mit einer zentralen Öffnung bildet und bei der Karyokinese nur ein großer Kern entsteht, der eine Stelle in der zentralen Öffnung bekommt (Fig. 13), so ist die nächste Karyokinese stets mit der Anlage von zwei Querwänden verbunden (Fig. 20, *q* und *q*), die sich gewöhnlich vollständig entwickeln. Die Stellen, welche die neuen Querwände einnehmen, befinden sich etwas näher bei der Mitte der Zelle als bei ihren Enden. Gewöhnlich entstehen drei Tochterzellen, von denen die beiden äußeren meist kernlos sind. Der Kern teilt sich meistens in zwei Tochterkerne, die eine Stelle in der Achse der mittleren Zelle erhalten, welche die größte der drei Zellen ist. Es kann aber auch geschehen, daß eine der äußeren Zellen einen der zwei Kerne bekommt und auch können mehr als zwei Tochterkerne entstehen. Wie die kernlosen Zellen, geht fast immer auch die mittlere Zelle zu Grunde. Nur einmal konnte ich beobachten, daß die beiden in der Zellachse sich befindenden Kerne sich auf die gewöhnliche Weise teilten und zwei normale Querwände entstanden (Fig. 23, *q* u. *q*); demzufolge entstanden eine neue zweikernige und zwei einkernige Zellen.

Einmal beobachtete ich, daß der große Kern nicht eine Stelle in der zentralen Öffnung der Querwand, sondern in einer der beiden Kammern erhielt. Bei der nächsten Teilung entstanden zwei Zellen, eine größere mit der unvollkommenen Querwand und eine kleinere, jede mit einem Kern. Der Kern der größeren Zelle erhielt eine Stelle in der Mitte der zentralen Öffnung der alten unvollkommenen Querwand. Die nächstfolgende Teilung in der größeren Zelle war verbunden mit der Bildung von zwei Querwänden (Fig. 24, *q* u. *q*) und führte zur Entstehung von zwei einkernigen Zellen und einer kernlosen Zelle.

Die gleichzeitige Bildung von zwei Querwänden in einkernigen Zellen erfordert nicht die Anwesenheit einer Querwand mit zentraler Öffnung und auch nicht, daß der Kern eine doppelte Größe hat. Was den ersten Punkt betrifft, so bemerke ich, daß ich<sup>1)</sup> schon früher bei meinen Versuchen mit Chloralhydratlösungen gefunden habe, daß, wenn die Karyokinese nur eine Vergrößerung des Kerns zur Folge hat und die Querwandbildung ausbleibt, während der nächsten Karyokinese zwei Querwände gebildet werden. In Verbindung mit dem zweiten Punkte erwähne ich Folgendes: Ein paar Tage nach dem Zentrifugieren beobachtete ich, daß einer Teilung zufolge zwei einkernige Zellen entstanden waren; die eine Zelle war kurz und enthielt eine große Chromatophorenmasse; die andere war lang und enthielt eine kleine Chromatophorenmasse. Erstere vermehrte sich durch Teilung auf normale Weise. Letztere teilte sich nach zehn Tagen in drei Zellen; die mittlere Zelle erhielt zwei Kerne, die eine Stelle in der Medianebene bekamen; die beiden anderen waren kernlos (Fig. 26 links). In diesem Fall lag also Bildung von zwei Querwänden vor, ohne daß der sich teilende

<sup>1)</sup> Über abnormale Karyokinese. (l. c. S. 223.)

Kern eine doppelte Größe hatte und ohne daß eine Querwand mit zentraler Öffnung vorhanden war.

Die obigen Mitteilungen beziehen sich auf die Fälle, in welchen die beiden neuen Querwände in großer Entfernung voneinander entstehen und die mittlere Zelle also die größte wird. Es kommt aber auch vor, daß die Querwände sehr nahe bei einander angelegt werden (Fig. 21, *q* u. *q*). Wenn sie sich vollständig entwickeln, entsteht gewöhnlich eine sehr kurze kernlose Zelle zwischen zwei einkernigen Zellen. In den Zellen, welche sich auf derartige Weise teilen, konnte ich vor der Teilung nie eine unvollkommene Querwand beobachten. Die fragliche Zellteilung sah ich oft einige Tage nach dem Zentrifugieren in dicken Fäden mit großen Kernen. Bei der ersten Teilung nach dem Zentrifugieren bildete sich eine kernlose Zelle mit einer kleinen Chromatophorenmasse und eine Zelle mit zwei großen Kernen und mit einer großen Chromatophorenmasse. Letztere teilte sich in drei Zellen, von denen die mittlere sehr kurz und kernlos war, während die beiden anderen jede zwei große Kerne enthielten (Fig. 29). Bildung von zwei Querwänden nahe bei einander beobachtete ich während der Karyokinese auch in vierkernigen Zellen (Fig. 30, *q* u. *q*). Diese hatte ich erhalten durch Zentrifugalversuche mit dicken Fäden, die aus zweikernigen Zellen zusammengesetzt waren, von denen einige in Teilung begriffen waren.

Wenn sich eine unvollkommene Querwand bildet und zwei einkernige Kammern entstehen, so liefern die folgenden Teilungen gewöhnlich einkernige Zellen, ungerechnet die mittlere, zweikernige, zweikammerige Zelle. Wenn die beiden Kerne jedoch in eine der beiden Kammern geraten, so können die folgenden Teilungen auch die Entstehung von Reihen zweikerniger Zellen veranlassen.

Oft kommt es vor, daß einige Tage nach dem Zentrifugieren sich eine Querwand bildet, die der Stelle des Kerns gemäß sich nicht in der Mitte der Zelle befindet (Fig. 10, *q*). Dabei kann es vorkommen, daß die Querwand sich nicht vollständig entwickelt und demzufolge in ihrer Mitte eine Öffnung bleibt. Wenn dieser Fall sich ereignet und dabei die Karyokinese zur Bildung von zwei Kernen führt, so bekommt der eine Kern gewöhnlich eine Stelle in der zentralen Öffnung der Querwand (Fig. 22, *q*) und der andere in der größeren Kammer. Ersterer erstreckt sich in die Richtung der Zellachse und letzterer erhält eine gewöhnliche Gestalt.

Wie schon erwähnt, konnte ich oft ein paar Tage nach dem Zentrifugieren wahrnehmen, daß die Karyokinese mit der Bildung von zwei Querwänden an verschiedenen Stellen verbunden war. Die eine Querwand wurde in der Mitte der Zelle angelegt, die andere dem Kern gegenüber (Fig. 11, *q* und *q*). Die Entwicklung dieser Querwände war gewöhnlich unvollkommen. Oft war ihre Anlage schon unvollständig. Die Lage, welche die beiden Tochterkerne erhielten, war verschieden, z. B. nebeneinander in der Zellachse oder bei der Längswand einander gegenüber. Bei den folgenden Teilungen ereigneten sich wieder verschiedene Fälle. Die neuen Querwände (Fig. 27, *q* und Fig. 28, *q*), deren Entwicklung vollständig war, teilten den Inhalt der Zellen auf verschiedene Weise, so daß ein-, zwei- und dreikernige Zellen entstanden.

### Chromatophorenreichere und chromatophorenärmere Zellen.

Mehrere Zellen teilten sich ein paar Tage nach dem Zentrifugieren auf eine derartige Weise, daß zwei einkernige Zellen entstanden, die eine kurz und mit einer großen Chromatophorenmasse, die andere länger und mit einer kleinen Chromatophorenmasse. Auch beobachtete ich Teilungen, die zwar zur Bildung von zwei einkernigen Tochterzellen mit einer verschieden großen Chromatophorenmasse führten, aber welche ungefähr gleicher Länge waren. Die chromatophorenreichere wuchs stärker und teilte sich immer eher als die chromatophorenärmere. Beiderlei Zellen können sich vermehren und Zellreihen bilden. Wenn die Chromatophorenmasse jedoch sehr klein war, teilten die Zellen sich nicht mehr und gingen nach einiger Zeit zu Grunde.

Zweimal gelang es mir, eine chromatophorenfreie Zelle mit einem normalen Kern zu erhalten. Zwar habe ich das weitere Schicksal dieser Zellen nicht studiert, aber es ist zweifellos, daß solche Zellen sich nicht vermehren können und nach einiger Zeit sterben, weil Zellen mit einem Kern und einer sehr kleinen Chromatophorenmasse doch schon ein solches Schicksal trifft.

### Versuche mit Zellen, welche eine überflüssige Kernmasse enthalten.

Die merkwürdigsten Abweichungen der Kern- und Zellteilungen, welche nach dem Zentrifugieren vollendet werden, wie auch derjenigen, die unmittelbar nachher und später auftreten, sind oben erwähnt worden, und dabei hat es sich gezeigt, daß bei diesen Prozessen sehr verschiedene Zellen entstehen können. Diese Verschiedenheit kann auf die folgende Weise noch einigermaßen vergrößert werden:

Wie erwähnt, können die durch Zentrifugieren erhaltenen zweikernigen *Spirogyra*-Zellen die Entstehung dickerer Fadenstücke veranlassen, welche aus ähnlichen zweikernigen Zellen zusammengesetzt sind. Mit diesen Fadenstücken können neue Zentrifugalversuche angestellt werden. Dabei erhält man Resultate, welche denen der ersten Versuche ähnlich sind. So gelang es mir, bei teilenden Zellen durch die Öffnung der sich bildenden Querwand alle Chlorophyllbänder und die beiden Kernfiguren zu treiben. Nach der nachherigen Vollendung der Querscheidewand war eine vierkernige Zelle mit allen Chromatophoren nebst einer kernlosen chromatophorenfreien Zelle entstanden. Oft blieb ein Teil der Chromatophorenmasse zurück und wurden die Tochterkerne über die beiden Tochterzellen verteilt, so daß ich z. B. eine chromatophorenreiche Tochterzelle mit drei Kernen und eine chromatophorenarme mit einem Kern erhielt. Die Entwicklung der Querscheidewand war oft unvollkommen.

Die Kern- und Zellteilungen, welche nach dem zweiten Zentrifugieren auftraten, zeigten wieder allerlei Verschiedenheiten. Sowohl die Querwandbildung als auch die Karyokinese war oft ge-

stört. Letzteres veranlaßte die Entstehung großer Kerne. Oft fing die Querwandbildung an zwei Stellen an, nämlich in der Mitte der Zelle und den Kernen gegenüber, ohne daß eine der Querwände sich vollständig entwickelte. In anderen Fällen verteilte die Querwand die Zelle in zwei ungleiche Teile, deren jeder zwei Kerne erhielt.

Die Zentrifugalversuche mit dicken Fadenstücken mit einem großen Kern in jeder Zelle, wie ich sie durch einmaliges Zentrifugieren erhalten hatte, führten zu ähnlichen Resultaten, wie die Versuche mit normalen Fäden. Ich erhielt unter anderem kernlose Zellen nebst Zellen mit zwei großen, d. h. zweifach vergrößerten Kernen oder mit einem sehr großen, d. h. vierfach vergrößerten Kern. Es zeigte sich, daß diese kernhaltigen Zellen dicker wurden und fähig waren, sich zu vermehren. Ähnliches beobachtete ich bei dreikernigen Zellen, welche nebst einkernigen durch Zentrifugieren von zweikernigen entstanden waren. Anders verhielten sich die vierkernigen Zellen, welche ich, wie oben erwähnt, nebst kernlosen auch durch Zentrifugieren von zweikernigen erhalten hatte. Ihre Kerne lagerten sich nicht in der Medianebene. Ich beobachtete in solchen Zellen wohl Kern- und Zellteilung, aber diese Prozesse veranlaßten keine einfache Vermehrung der vierkernigen Zellen. Dieselben waren nicht fähig, Reihen zu bilden, die aus ähnlichen Zellen zusammengesetzt waren. Die vierkernigen Zellen teilten sich auf einmal in drei Zellen, die eine ungleiche Anzahl Kerne erhielten und von denen die mittlere sehr kurz war (Fig. 30). Während der Karyokinese teilten sich nicht immer alle vier Kerne, so daß nicht acht Tochterkerne entstanden, sondern zum Beispiel nur sieben. Aus obigem geht hervor, daß es mir nicht gelungen ist, Fadenstücke zu erhalten, welche aus vierkernigen Zellen zusammengesetzt sind. Es ist jedoch möglich, daß es bei weiteren Versuchen gelingt, solche Fadenstücke zu bekommen.

Bei den Versuchen mit dicken Fäden mit großen Kernen beobachtete ich, daß einige Tage nach dem Zentrifugieren die Zellteilungen bisweilen zur Entstehung einkerniger chromatophorenreicherer und chromatophorenärmerer Zellen führten. Erstere unterschieden sich durch ein stärkeres Wachstum und ein früheres Auftreten der Karyokinese, die bei den chromatophorenärmeren bisweilen auch ausblieb.

Oben habe ich einige Resultate erwähnt, welche ich beim Zentrifugieren von Fäden, welche aus zweikernigen Zellen und aus Zellen mit großen Kernen zusammengesetzt waren, erhielt. Die Beobachtungen an den zweimal zentrifugierten Fäden liefern für die Lösung verschiedener physiologischer Probleme jedoch keinen Vorteil über die an einmal zentrifugierten, weshalb ich mich beim zweimaligen Zentrifugieren auf wenige Versuche beschränkt habe.

#### Allgemeine Betrachtungen.

Oben habe ich die Erscheinungen mitgeteilt, welche man beobachtet, wenn man *Spirogyra*-Fäden zentrifugiert und nachher in

Grabenwasser kultiviert. Die Art der Abweichungen, welche das Zentrifugieren hervorruft, scheint besonders auch von dem Entwicklungszustand der Zellen abhängig zu sein. Die Resultate sind nämlich verschieden, je nachdem beim Anfang des Versuches die Zellen sich gerade geteilt haben, oder seitdem einige Zeit verfließen ist und bald wieder Teilungen auftreten werden, oder die Zellen in Teilung begriffen sind. So sah ich, wenn das Zentrifugieren während der Karyokinese eintrat, oder wenn dieselbe bald nach dem Zentrifugieren stattfand, daß neben kernlosen Zellen zweikernige entstanden. Wenn die Teilung später eintrat, bildeten sich gewöhnlich zwei unvollkommene Querwände und wenn sie noch später stattfand, bildeten sich oft zwei Zellen ungleicher Größe mit einer verschieden großen Chromatophorenmasse. Die verschiedenen Abweichungen führen oft wieder zu neuen Abnormitäten. So wird die Bildung einer Querwand mit einer zentralen Öffnung, in welcher der vergrößerte Kern eine Stelle einnimmt, fast immer gefolgt durch eine Teilung, bei welcher gleichzeitig zwei Querwände entstehen.

Kleine Verschiedenheiten in den Bedingungen, unter welchen die Zellen sich während dem Zentrifugieren befinden, können große Verschiedenheiten bei ihrer Nachkommenschaft veranlassen. In bestimmten Fällen entstehen Reihen zweikerniger Zellen; in anderen bleiben die Teilungen sehr lange aus, oder es kommen überhaupt keine Teilungen mehr vor, so daß man annehmen muß, daß das Zentrifugieren in einigen Fällen sogleich einen sehr nachteiligen Einfluß ausübt. Wie schon früher Gerassimoff<sup>1)</sup> und ich selbst fanden, zeigte es sich auch jetzt, daß viele Abweichungen derart sind, daß keine gesunden und normalen Nachkommen mehr zu erwarten sind und die Zellen die Bedingungen für ihren Untergang inne haben. So sah ich auch jetzt wieder, daß verschiedene abnormale Zellen immer zu Grunde gingen, ohne Nachkommenschaft hervorzubringen, zum Beispiel die Zellen mit abnormalen Auswüchsen an der Querwand und die Zellen mit mehreren kleinen, abnormalen Kernen. Andere Zellen erholen sich und bringen normale Fäden hervor und viele abnormale Zellen bringen bei späteren Teilungen auch Zellen hervor, welche den normalen wieder ähnlich sind.

Während die abnormalen Zellen zu Grunde gehen, vermehren sich die übrigen Zellen. Dadurch erhalten die Fäden allmählich wieder ein gewöhnliches Aussehen. Das einzige, was zuletzt eine Kultur von *Spirogyra*-Fäden, welche aus zentrifugierten Fadenstückchen entstanden ist, von normalen Fäden unterscheidet, ist die Beimischung dickerer Fäden und Fadenstücke, die aus zwei- und dreikernigen Zellen und aus Zellen mit großen Kernen zusammengesetzt sind. Wie bekannt, ist es Gerassimoff<sup>2)</sup> sogar gelungen, zweikernige Zellen und Zellen mit großen Kernen kopulieren und Zygoten, welche entkeimten, hervorbringen zu lassen. Doch bin ich der Ansicht, daß solche Zellen nicht eine so große

<sup>1)</sup> Über die Größe des Zellkernes. (l. c. S. 65.)

<sup>2)</sup> Über die Copulation der zweikernigen Zellen bei *Spirogyra*. (l. c. S. 484.)

Lebensfähigkeit haben als normale, denn mehrmals sah ich, daß Fäden, welche aus derartigen Zellen zusammengesetzt waren, nachdem sie zuerst einige Zeit kräftig gewachsen und die Zahl ihrer Zellen bedeutend vermehrt hatten, plötzlich anfangen zu kränkeln und zu Grunde gingen, während ich stets große Sorge für ihre Kultur getragen hatte, ohne daß ich eine äußerliche Ursache, wie zum Beispiel Pilze, entdecken konnte, und während normale Fäden unter gleichen Umständen gesund blieben und fortführen zu wachsen. Dadurch wird einigermaßen aufgeklärt, daß dicke Fäden, die aus zweikernigen Zellen oder aus Zellen mit großen Kernen bestehen, selten in der Natur vorkommen, obschon die Bedingungen für ihre Entstehung bisweilen vorhanden sind.

### Über die Wechselbeziehungen zwischen dem Kern und den verschiedenen Lebensprozessen.

Die Wahrnehmungen der verschiedenen Autoren lassen, was das Bedürfnis des Kerns für die normale Entwicklung und Vermehrung der Zellen anbetrifft, keinen Zweifel übrig. Kernfreie Protoplasten und Zellen sind nicht fähig, sich zu vermehren und gehen nach einiger Zeit zu Grunde. Es scheint, daß der Kern auf die verschiedenen Lebensprozesse einen sehr verschiedenen Einfluß ausübt. In einigen Fällen scheint es, daß der Einfluß ein mehr direkter ist und in anderen ein mehr indirekter. Einige Prozesse hören bei Abwesenheit des Kerns bald auf, wie z. B. das Wachstum und die Bildung der Zellwand; andere dauern noch einige Zeit fort, wie z. B. die Stärkebildung in den Chromatophoren, die, wie es scheint, bei *Spirogyra* dem Kern gegenüber eine gewisse Selbständigkeit besitzen und für das Leben ebenso unentbehrlich sind, wie der Kern selbst. Ebenso wenig als bei *Spirogyra* eine Zelle ohne einen Kern am Leben bleiben und sich vermehren kann, kann eine Zelle ohne Chromatophoren solches. Der Kern, die Chromatophoren und das Cytoplasma können einander nicht entbehren.

Die Verhältnisse, in welchen der Kern zu den verschiedenen Lebensprozessen steht, genau zu bestimmen, ist eine schwere Aufgabe, bei deren Lösung man leicht auf Irrwege geraten kann, und man kann sich nicht darüber wundern, daß die bezüglichen Untersuchungen schon bald zu Meinungsverschiedenheiten Veranlassung gegeben haben. Einige Autoren sind der Ansicht, daß die Anwesenheit eines Kerns im Protoplasten ein Erfordernis für die Bildung und das Wachstum der Zellwand ist und daß diese Prozesse ohne Kern durchaus nicht stattfinden können, während andere einer entgegengesetzten Meinung sind.

In diesem Abschnitt werde ich einige neue Beobachtungen bei *Spirogyra* besprechen, welche meiner Meinung nach beitragen können zur näheren Kenntnis der Beziehungen des Kerns zu folgenden Lebensprozessen, nämlich die Querwandbildung, die Umsetzung der Stärke, das Wachstum der Zellwand, die Turgorzunahme, die Entwicklung der Chromatophoren, die Bildung der Stärke, die Bildung von Fett, die Bildung von Gerbstoff, die Vermehrung und die Bewegung des Plasmas.



## Über die Querwandbildung.

Während die Beobachtungen bei mehrkernigen Zellen, unter andern bei *Cladophora*, gezeigt haben, daß die Karyokinese und die Zellteilung ganz unabhängig von einander verlaufen können, scheint es bei den höheren Gewächsen doch unzweifelhaft, daß diese beiden Prozesse eng miteinander verknüpft sind. Auf die Kernteilung folgt unmittelbar die Zellteilung, und die neue Querwand nimmt hinsichtlich der karyokinetischen Figur eine bestimmte Stelle ein. Auch bei *Spirogyra* zeigen die Karyokinese und die Zellteilung sich als zwei eng miteinander verknüpfte Prozesse.

Unter gewissen Umständen kann bei *Spirogyra* Karyokinese stattfinden und die Zellteilung ausbleiben. Zellteilung ohne Karyokinese ist jedoch bei *Spirogyra* bis jetzt nie beobachtet. Zwar führt die Karyokinese bisweilen nicht zur Bildung von zwei Tochterkernen; es entsteht anstatt derselben ein großer Kern, aber der Kern erleidet dann doch ebensogut alle Strukturveränderungen, als während der normalen Karyokinese, weshalb man beide Prozesse vollkommen gleich stellen muß<sup>1)</sup>.

Unter normalen Bedingungen gehen bei *Spirogyra* die Karyokinese und die Zellteilung zusammen. Wenn der Kern die ersten Veränderungen zeigt, welche eine künftige Karyokinese anzeigen, so sammelt sich an der Längswand Plasma an, das reich an Mikrosomen ist. Es bildet einen weiten Kreis um den Kern, der sich genau in seiner Mitte befindet. Die Querwand wächst in zentripetaler Richtung und an ihrem inneren Rande findet sich stets eine Ansammlung von Plasma mit Mikrosomen. Der Prozeß schreitet auf dieselbe Weise fort, bis die Zellteilung vollendet ist.

Wenn man mit Aufmerksamkeit den ganzen Prozeß beobachtet, so fragt man sich, wie es kommt, daß gerade genau dem Kern gegenüber an der Längswand sich Plasma mit Mikrosomen ansammelt und die Querwandbildung anfängt? Wird diese Stelle durch den Kern beeinflusst, der sich im Zentrum der Zelle, also in einer verhältnißmäßig großen Entfernung befindet, oder ist unabhängig vom Kern die Querwandbildung durch die eine oder die andere Ursache auf die Mitte der Zelle beschränkt?

Ich werde jetzt einige Versuche erwähnen, die für die Lösung obiger Fragen von Bedeutung sind. Wie ich schon mitgeteilt habe, werden durch das Zentrifugieren die karyokinetische Figur und die Chromatophoren verschoben. Beide werden durch die Öffnung des Diaphragmas getrieben und auch wird das am inneren Rande des Diaphragmas angesammelte Plasma mit Mikrosomen vertrieben. Nach dem Zentrifugieren sammelt sich an diesem Rande wieder Cytoplasma mit Mikrosomen an (Fig. 1, p) und geht die Querwandbildung weiter (Fig. 47, 48 u. 49). Es scheint deshalb, daß der innere Rand des Diaphragmas das Cytoplasma und die Mikrosomen, welche bei der Querwandbildung ohne Zweifel eine bedeutende Rolle spielen, zu sich zieht. Daß die karyokinetische Figur (Fig. 1, s)

<sup>1)</sup> van Wisselingh, Über abnormale Kernteilung. (l. c. S. 228 ff.)

sich in der Nähe einer der Querwände befindet, hat offenbar keinen Einfluß auf die Stelle, wo der abgebrochene Prozeß wieder anfängt.

Mag die Plasmaansammlung an dem innern Rande des Diaphragmas, welche mit großer Lebendigkeit vor sich geht, für den Beobachter eine überraschende Erscheinung sein, nicht weniger überraschend ist es, was man beobachtet, wenn kurz nach dem Zentrifugieren Karyokinese auftritt. Während in dem einen Ende der Zelle die Karyokinese stattfindet, hat in der Mitte der Zelle die Querwandbildung statt. Dieser Prozeß fängt an mit einer Ansammlung von Cytoplasma und Mikrosomen an der Längswand. Man kann nicht wahrnehmen, daß die Stelle der Längswand, wo sich diese Ansammlung bildet, sich durch etwas Besonderes unterscheidet. Daß die karyokinetische Figur sich nicht in der Mitte der Zelle befindet, übt unter den gegebenen Bedingungen offenbar keinen Einfluß auf die Stelle aus, wo die Querwand gebildet wird.

Allmählich ändern sich jedoch die Bedingungen. Der Kern und die Chromatophoren streben, ihre alte Stelle wieder einzunehmen. Solches geht aber langsam. Der Kern erhält eine Stelle in der Zellachse und nimmt auch wieder einen zur Achse normalen Stand ein, aber er befindet sich vorläufig noch in einiger Entfernung vom Zentrum. Wenn nun unter diesen Bedingungen Karyokinese auftritt, so bildet sich die Querwand nicht in der Mitte der Zelle, sondern genau zwischen den beiden Tochterkernen (Fig. 10, *q*).

Die Querwandbildung in der Mitte der Zelle und die Querwandbildung zwischen den beiden Tochterkernen nicht in der Mitte der Zelle sind durch Übergänge mit einander verbunden, welche im Allgemeinen der Zeit entsprechen, die nach dem Zentrifugieren verlaufen ist. Oft werden nämlich während der Karyokinese an den beiden obengenannten Stellen Querwände angelegt (Fig. 11, *q* und *q*). Ihre Entwicklung ist meist unvollständig und mit ihrer Anlage ist solches meistens auch schon der Fall.

Die obenerwähnten Beobachtungen weiß ich auf keine andere Weise zu erklären, als durch die Annahme, daß der Kern einige Zeit nach dem Zentrifugieren wieder Einfluß auf die Stelle ausübt, wo während der nächsten Karyokinese die Querwandbildung anfangen wird, und daß schließlich der Kern wieder ganz diesen Einfluß zurückbekommen hat. Es ist unmöglich, daß unabhängig vom Kern eine etwaige andere Ursache veranlaßt, daß die Querwandbildung in der Mitte der Zelle stattfindet, denn, wäre dies der Fall, so würde man diese Erscheinung nicht allein kurz nach dem Zentrifugieren beobachten, sondern auch nach längerer Zeit.

Wie muß man erklären, daß, wenn kurz nach dem Zentrifugieren Karyokinese auftritt, die Querwand in der Mitte der Zelle entsteht? Ich vermutete, daß in diesem Fall auch der Kern die Stelle der Querwand bestimme. Ich nahm dabei an, daß der Kern nicht gerade während der Karyokinese auf die Stelle, wo die Querwandbildung anfängt, Einfluß ausübt, sondern zumal vor der Karyokinese, während des sogenannten Ruhezustandes. Das Auftreten der Querwand in der Mitte der Zelle würde man deshalb einigermaßen als die Folge einer Nachwirkung des ruhenden Kerns betrachten müssen.

Um die Richtigkeit meiner Vermutung zu prüfen, stellte ich den folgenden Versuch an: Ich wählte für denselben einen *Spirogyra*-Faden, der ein paar Tage zuvor einem Zentrifugalversuch unterworfen worden war und in welchem die Kerne und die Chlorophyllbänder sich noch in der Nähe der Querwände befanden. Dieser Faden wurde nochmals einem Zentrifugalversuch unterworfen, aber auf eine derartige Weise, daß die Kerne und die Chlorophyllbänder nach den entgegengesetzten Zellenden getrieben wurden. Wenn meine Vermutung richtig war, so würden, falls bald nach dem zweiten Zentrifugieren Karyokinesen auftraten, die neuen Querwände nun nicht in der Mitte der Zellen, sondern in den jetzt kern- und chromatophorenfrei gemachten Enden entstehen müssen. In der Tat zeigte es sich, daß solches der Fall war (Fig. 31, q).

Nun entsteht von selbst die Frage, auf welche Weise der Kern schon vor der Karyokinese Einfluß ausübt auf die Stelle, wo die Querwand kommt. Dieser Einfluß muß gewiß ein indirekter sein, weil der Kern sich in großer Entfernung von der Stelle befindet, wo die Querwandbildung anfängt. Beschränkt dieser Einfluß sich auf das Cytoplasma, oder ist auch die Zellwand dabei beteiligt? Ich bin letzterer Ansicht. Das Protoplasma wird durch das Zentrifugieren von seiner Stelle gerückt. Nach dem Zentrifugieren sieht man, daß alles Plasma an die eine Querwand gedrückt ist, ausgenommen ein dünnes Schichtchen, das die Längswand und die andere Querwand bedeckt. Der flüssigen Natur des Plasmas wegen können im obengenannten Schichtchen Verschiebungen stattgefunden haben. Die Anlage der Querwand ist aber, wie unter normalen Bedingungen, genau kreisförmig und sehr regelmäßig. Aus diesem Grunde halte ich es für wahrscheinlich, daß auch die Zellwand beeinflußt wird und daß demzufolge die Stelle, an welcher die Querwand sich bilden wird, sich auf irgend eine Weise unterscheidet, obgleich solches nicht zu sehen ist. Diese Stelle bildet, meiner Meinung nach, für das Plasma und die Mikrosomen, welche sich da ansammeln, bevor die Querwandbildung anfängt, einen Anziehungspunkt. Möglicherweise unterscheidet sie sich wohl dadurch, daß die Bildung der Zellwandsubstanz dort mit größerer Energie stattfindet, also durch ein stärkeres Wachstum, an dem selbstverständlich das an ihr haftende Plasma beteiligt ist; das ist aber eine Frage, die einer näheren Untersuchung bedarf und worauf ich die Antwort schuldig bleiben muß.

Wie oben erwähnt, wird die Stelle der Querwandbildung durch den Kern während seines sogenannten Ruhezustandes beeinflußt. Für zwei- und dreikernige Zellen, deren Kerne sich in der Medianebene befinden, kann man annehmen, daß die Kerne zusammen einen ähnlichen Einfluß auf die Stelle, wo die Querwand entstehen wird, ausüben. Wenn die beiden Kerne einer zweikernigen Zelle sich in der Zellachse befinden, wird an zwei Stellen auf die Längswand Einfluß ausgeübt, und wenn Karyokinese auftritt, so werden zwei Querwände angelegt. In ein paar Fällen fand ich, daß der Kern eine abnormale Stelle einnahm. Er befand

sich nämlich wohl ungefähr in der Medianebene, aber nicht in der Zellachse. Er hatte sich in der Nähe der Längswand gelagert. Während der Karyokinese wurde nur an der Seite, wo sich der Kern befand, eine Querwand angelegt (Fig. 25, *q*), was natürlich die Entstehung einer unvollkommenen Querwand veranlaßte. Es schien also, daß in diesem Falle der Einfluß des Kerns nur an der einen Seite der Zelle groß genug war, um das Auftreten der Querwandbildung hervorzurufen.

In verschiedenen Fällen ereignet sich bei *Spirogyra* die Erscheinung, daß die Karyokinese mit der Bildung von zwei Querwänden verbunden ist, obgleich nicht zwei Kerne an verschiedenen Stellen Einfluß ausüben können, wie es bei Zellen mit zwei Kernen in der Längsachse der Fall ist. Die beiden neuen Querwände befinden sich nahe beieinander (Fig. 21, *q* und *q*), oder sie sind weit voneinander entfernt (Fig. 20, *q* und *q*). Die Erscheinung kommt bei einkernigen Zellen und bei Zellen mit zwei Kernen in der Medianebene vor (Fig. 29, *q* und *q*). Wenn in einer Zelle Karyokinese auftritt und dabei ein großer Kern und eine Querwand mit einer zentralen Öffnung entstehen (Fig. 13, *k* und *q*), so ist die nächste Karyokinese mit der Bildung von zwei Querwänden verbunden, in jeder Kammer eine (Fig. 20, *q* und *q*). Auch in den Zellen, die einen großen Kern enthalten, aber keine unvollkommene Querwand besitzen, entstehen während der Karyokinese bisweilen zwei Querwände in großer Entfernung voneinander. In derartigen Fällen muß man annehmen, daß die Längswand an zwei Stellen durch den einzigen Kern oder die beiden in der Medianebene sich befindenden Kerne beeinflußt wird. Der Lauf der Aufhängefäden, welche zumal an den Enden des in die Länge ausgereckten Kerns befestigt sind, in zwei verschiedenen Richtungen scheint damit in Übereinstimmung zu sein, aber nähere Untersuchungen müssen hierüber entscheiden. Wenn während der Karyokinese großer Kerne zwei Querwände entstehen, so würde man annehmen können, daß bei der Bildung dieser großen Kerne der Einfluß auf der Längswand sich über zwei Stellen verteilt hat, obschon der Kern ein Körper geblieben ist. Ich bemerke noch, daß in einigen Fällen auch während der Karyokinese einfacher Kerne zwei Querwände gebildet werden (Fig. 26, *q* und *q*).

Auf Grund der oben erwähnten Beobachtungen nehme ich an, daß bei *Spirogyra* schon vor der Karyokinese der Kern einen Einfluß ausübt auf die Stelle, wo die Querwand entstehen wird. Die Art dieses Einflusses werden nähere Untersuchungen erklären müssen.

#### Über die Umsetzung der Stärke.

Gerassimoff<sup>1)</sup> hat bei *Spirogyra* gezeigt, daß auch in kernlosen Zellen Stärke verbraucht wird, obschon in viel geringerem Maße als in den normalen Zellen. Hier werde ich einige teils neue Beobachtungen erwähnen, die mit obiger Ansicht in Übereinstimmung sind.

<sup>1)</sup> Zur Physiol. d. Zelle. (l. c. S. 8 u. 76.)

Gerassimoff und auch ich selbst haben gefunden, daß dem geringen Stärkeverbrauch zufolge in den kernlosen *Spirogyra*-Zellen die Menge an Stärke unter dem Einfluß des Lichts in den Chromatophoren stark zunimmt. Daß die kernlosen Zellen doch Stärke verbrauchen, kann leicht nachgewiesen werden durch Kultur im Dunkeln. Die vorhandene Stärke wird dann verbraucht. Durch Gerassimoff und mich wurden früher nur solche kernlose Zellen untersucht, welche reichlich mit Chromatophoren versehen waren. Jetzt habe ich auch kernlose Zellen ohne Chlorophyllbänder und solche, die nur eine geringe Menge derselben enthielten, untersucht. Wenn die kernlosen Zellen keine Chromatophoren enthalten, so sind sie auch nicht imstande, Stärke zu bilden. Wenn sie nur wenig derselben enthalten, so findet am Lichte keine Vermehrung der vorhandenen Stärkemenge statt, und wenn sie nur ein paar sehr kleine Stückchen Chlorophyllband enthalten, so kann selbst am Lichte die vorhandene Stärke vollkommen verschwinden. Aus obigem folgt deshalb auch, daß die kernlosen Zellen Stärke verbrauchen, aber bei den kernhaltigen ist der Verbrauch derselben viel bedeutender.

Die Menge an Stärke in den Chromatophoren und die Größe der Stärkeherde sind abhängig von den Quantitäten von Stärke, welche produziert und umgesetzt werden. Wenn eine kernhaltige Zelle entsteht, die eine größere Chromatophorenmenge als eine normale Zelle hat, so wird sie mehr Stärke produzieren als die normale, und wenn dazu die Menge an Kernmasse in beiden Zellen dieselbe ist, die relative Masse in der chromatophorenreicheren also weniger, so wird die vorhandene Stärkemenge in letzterer zunehmen, weil mehr produziert wird, als unter dem Einfluß ihres Kernes verbraucht wird. Im entgegengesetzten Falle, nämlich wenn eine kernhaltige Zelle entsteht, deren Chromatophorenmenge kleiner ist als eine normale, nimmt die Stärkemenge ab. Kernhaltige Zellen mit einer geringen Chromatophorenmenge verbrauchen ihre Stärke ganz. Wenn zwei Schwesterzellen von gleicher Größe und jede mit einem Kern aber mit ungleichen Quantitäten Chlorophyllband entstehen, so kann man oft am folgenden Tag schon beobachten, daß die Stärkeherde in der chromatophorenreicheren Zelle größer und in der chromatophorenärmeren kleiner geworden sind.

Eine übermäßige Vermehrung der Stärke bei kernhaltigen Zellen muß man in gewissen Fällen unzweifelhaft als eine Krankheitserscheinung betrachten, die vielleicht durch eine Hemmung der Kernfunktionen verursacht wird. Solche Zellen hören auf zu wachsen und gehen zu Grunde.

Eine eigentümliche Erscheinung beobachtete ich zumal oft bei großen vielkernigen Zellen. Bei denselben beeinflussen die Kerne oft in verschiedenem Maße die Stärkeherde. Demzufolge zeigen die Chromatophoren an der einen Stelle kleine und an der anderen Stelle große Stärkeherde. Dasselbe beobachtete ich bei außerordentlich langen Zellen. In den beiden Enden einer derartigen Zelle sind die Stärkeherde viel größer als mehr in der Nähe des Kernes, der sich in der Mitte der Zelle befindet. In den Enden

sind die Stärkeherde offenbar mehr oder weniger dem Einfluß des Kerns entzogen.

Die obenerwähnten Beobachtungen deuten bestimmt darauf hin, daß der Verbrauch von Stärke mit der Funktion des Kerns in Verbindung steht. Weil der Kern sich in einiger Entfernung von den Stärkeherden befindet, so kann man von dem Einfluß des Kerns auf den Stärkeverbrauch sich keine andere als die folgende Vorstellung machen. Durch den Kern muß nämlich ein Stoff abgeschieden werden oder unter dem Einfluß des Kerns wird im Cytoplasma ein Stoff gebildet, der die Umsetzung der Stärke veranlaßt. Diese Hypothese ist mit verschiedenen Wahrnehmungen in Übereinstimmung. Der Lauf der Aufhängefäden, die vom Kern nach den Chromatophoren gehen, und deren Verzweigungen bei den Stärkeherden enden, entspricht der Ansicht, daß die Funktion des Kerns und die Umsetzung der Stärke miteinander zusammenhängen. Wenn Zellen entstehen mit einem Kern und mit einem kurzen Stücke eines Chlorophyllbandes, so nimmt der Kern eine Stelle in der Mitte der Zelle ein, während das Stück des Chlorophyllbandes dem Kern gegenüber im wandständigen Protoplasma eine Stelle bekommt.

Es versteht sich, daß, wenn eine Zelle sich in eine kernhaltige und eine kernlose Zelle teilt, die beiden Tochterzellen zugleich von dem obenerwähnten Stoff in der Mutterzelle einen Teil erhalten werden. Wenn die kernlose Zelle auch Chromatophoren mit Stärkeherden bekommt, so darf man also erwarten, daß der Verbrauch von Stärke in der kernlosen Zelle noch einige Zeit fort-dauert. Kernlose Zellen, welche im Dunkeln kultiviert werden, und kernlose Zellen mit sehr wenig Stärke beweisen, daß solches auch wirklich stattfindet. Der Verbrauch ist jedoch geringer als bei den normalen Zellen. Daher kommt es, daß, wenn die Chromatophorenmenge in den kernlosen Zellen nicht zu gering ist, der Vorrat an Stärke bald zunimmt, bis zuletzt die Chromatophoren mit Stärke überfüllt sind. Der Verbrauch an Stärke in den kernlosen Zellen ist nach der gegebenen Erklärung deshalb eine Folge der Funktion des Kerns. Man kann sich vorstellen, daß die Erscheinung durch eine Nachwirkung des Kerns der Mutterzelle, vielleicht wohl der Kerne mehrerer früheren Zellen verursacht wird.

#### Über das Wachstum der Zellwand.

Gerassimoff<sup>1)</sup> und auch ich<sup>2)</sup> selbst haben früher gefunden, daß kernlose Zellen mit einer normalen Chromatophorenmenge nach ihrer Entstehung noch etwas in die Länge wachsen. Zu demselben Resultate bin ich jetzt gekommen bei der Untersuchung kernloser Zellen ohne und mit einer sehr kleinen Chromatophorenmenge (Tabelle I und II S. 194 u. 195). Auch gelang es mir, nachzuweisen, daß auch diese Zellen, wie die früher untersuchten<sup>3)</sup>, durch Apposition

<sup>1)</sup> Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. (l. c. S. 185 ff.)

<sup>2)</sup> Over wandvorming bij kernlooze cellen. (l. c. S. 5 u. 6.)

<sup>3)</sup> l. c. S. 7 ff.

eine neue Wand bilden, welche die neue Querwand, die alte Längswand und die alte Querwand bedeckt und deshalb den ganzen Protoplast umgibt. Diese Wand kann man leicht nachweisen, wenn man die Zellen bis auf 300° C in Glyzerin erwärmt. Einige Bestandteile werden hierdurch aus der Zellwand aufgelöst; die oben erwähnte Wand wird dabei mehr oder weniger abgelöst und ist dann sehr deutlich wahrnehmbar.

Wie Gerassimoff<sup>1)</sup> fand ich, daß zweikernige Zellen und Zellen mit großen Kernen unter günstigen Bedingungen dicker und länger werden als die normalen Zellen. Die früher von Gerassimoff untersuchten Zellen erhielten bei ihrer Entstehung keine doppelte Chromatophorenmenge. Viele der jetzt von mir untersuchten Zellen hatten von Anfang an nicht nur eine doppelte Menge an Kernsubstanz, sondern auch eine doppelte oder eine fast doppelte Chromatophorenmenge. In mehreren Fällen konnte ich feststellen, daß nach ihrer Entstehung das Längenwachstum anfangs intensiver wurde (Tabelle III, S. 195). In den fünf letzterwähnten Fällen). Wenn eine Zellteilung stattgefunden hatte, zeigte es sich, daß das Längenwachstum weniger intensiv gewesen war (Tabelle III).

Über das Längenwachstum einkerniger Zellen, welche eine größere oder kleinere Chromatophorenmasse als die normalen Zellen enthalten, bemerke ich Folgendes: Eine chromatophorenreichere und eine chromatophorenärmere Zelle entstehen zugleich aus derselben Mutterzelle. Bei ihrer Entstehung sind sie gleich lang oder die chromatophorenärmere Zelle ist bedeutend länger, was mit der Stelle, die der Kern in der Mutterzelle einnahm, zusammenhängt. Wie ich schon früher bemerkt habe, teilen die chromatophorenärmeren Zellen sich später als ihre chromatophorenreicheren Schwesterzellen, oder erstere teilen sich überhaupt nicht. Man kann deshalb erwarten, daß die chromatophorenärmeren Zellen im Wachstum ihren Schwesterzellen nachstehen. Es zeigte sich, daß solches auch der Fall ist. Ihr Wachstum ist weniger als bei normalen Zellen und bisweilen sehr gering, nämlich nur einige Prozente täglich. Das Längenwachstum der Zellen mit einer überflüssigen Chromatophorenmasse ist immer viel stärker als das ihrer chromatophorenärmeren Schwesterzellen und bisweilen sehr bedeutend (Tabelle IV, S. 195).

Die am Schluß dieser Abhandlung sich befindenden Tabellen dienen dazu, verschiedene der obenerwähnten Resultate zu erläutern.

Der Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zellwand äußert sich bisweilen auf eine sehr eigentümliche Weise. Wie oben erwähnt, werden Zellen mit einer überflüssigen Kernmasse dicker. In der Mitte ist anfangs die Erscheinung am stärksten; wenn die Zellen sich aber vermehren, entstehen dickere Fäden, welche eine gleichmäßige Dicke haben. Nun habe ich lokale Verdickungen bei *Spirogyra*-Zellen wahrgenommen, nämlich bei großen ziemlich langen Zellen mit zwei großen Kernen in der Zellachse,

<sup>1)</sup> Zur Physiologie der Zelle. (l. c. S. 14 u. 16.)

Dieselben zeigten an beiden Enden Verdickungen oder Ausdehnungen, welche den Kernen gegenüber am stärksten waren. In der Mitte waren die Zellen bedeutend dünner (Fig. 32 und 33). In diesem Fall hatten die Kerne offenbar Einfluß ausgeübt auf das Dickenwachstum der Zellen.

In anderen Fällen wirken Kern und Chromatophoren zusammen, um ein lokales Dickenwachstum der Zellen zu veranlassen. Ich konnte nämlich oft beobachten, daß, wenn nach dem Zentrifugieren der Kern und die Chromatophoren lange in dem einem Ende der Zelle blieben, die Zelle an diesem Ende dicker wurde, während das andere Ende seine ursprüngliche Dicke beibehielt.

Über die Frage, ob kernlose Protoplasten Zellwand bilden können, ist viel disputiert worden. Nach seinen letzten Untersuchungen hat Palla<sup>1)</sup> wieder die Frage im bejahenden Sinn beantwortet und meiner Ansicht nach hat er seine Meinung auch hinreichend bewiesen. Ich bin denn auch der Ansicht, daß, wenn es gelang, kernlose *Spirogyra*-Zellen unmittelbar nach ihrer Entstehung zu isolieren und am Leben zu halten, auch bei diesen Zellwandbildung stattfinden würde. Es ist jedoch nicht gewiß, daß die angrenzenden kernhaltigen Zellen überhaupt keinen Einfluß auf die Zellwandbildung der kernlosen ausüben können. Mehrmals habe ich beobachtet, daß von einer Reihe zweikerniger Zellen die an die kernlose Zelle grenzende etwas kürzer und dünner war. Ich legte mir die Frage vor, ob das geringe Wachstum der kernlosen Zelle auch auf Kosten der angrenzenden zweikernigen stattfinden könnte, indem die Querscheidewand Nahrungsstoffe durchgehen ließe, und ob man dadurch die fragliche Erscheinung erklären müßte. Ich bemerke jedoch dazu, daß es durchaus nicht unmöglich ist, daß man die Erklärung in einer ganz anderen Richtung suchen muß. Es ist möglich, daß bloß die Tatsache, daß die benachbarte kernlose Zelle nicht in die Dicke wächst, die Erscheinung veranlaßt. Die zweikernigen Zellen streben, dicker zu werden, aber die kernlose Zelle verhindert das Dickewachstum der benachbarten zweikernigen Zelle an dem ihr zugekehrten Ende. Dieselbe wird demzufolge nur an dem entgegengesetzten Ende dicker. Es ist möglich, daß diese Eigentümlichkeit veranlaßt, daß auf irgend eine Weise ein nachteiliger Einfluß auf das Wachstum der Zellwand ausgeübt wird.

Ich kann nicht angeben, auf welche Weise man die oben erwähnte Verschiedenheit der Längen der zweikernigen Zellen erklären muß, aber falls die angrenzenden kernhaltigen Zellen ein wenig Einfluß auf die kernlosen ausüben sollten, so bin ich doch der Meinung, daß die Zellwandbildung in den kernlosen Zellen zunächst auf Rechnung dieser Zellen selbst gestellt werden muß und nicht auf die der angrenzenden, wie aus folgenden Überlegungen hervorgeht:

<sup>1)</sup> Über Zellhautbildung kernloser Plasmateile. (l. c.)



Der Entfernung des Kernes von der Zellwand wegen muß man sich seinen Einfluß auf die Zellwandbildung als einen indirekten vorstellen, der darin besteht, daß der Kern Stoffe bildet, oder daß unter dem Einfluß des Kernes Stoffe im Cytoplasma entstehen, welche die Stärke in transportable Produkte umsetzen und möglicherweise noch auf andere Weise bei der Zellwandbildung beteiligt sind. Weil der Kern einen indirekten Einfluß auf die Zellwandbildung ausübt, so muß man annehmen, daß derselbe in den kernlosen Zellen, wenn diese gebildet werden, nicht sogleich verschwunden ist, ebenso wenig als der Einfluß des Kernes auf die Umsetzung der Stärke. Die Bedingungen für die Zellwandbildung müssen in den kernlosen Zellen anfangs noch vorhanden sein, weil, wenn dieselben entstehen, die obenerwähnten Stoffe und Umwandlungsprodukte der Stärke noch in denselben vorkommen und, wenn sie Chromatophoren enthalten, kommt dazu auch noch Stärke. Demzufolge findet in den kernlosen Zellen in geringem Maße noch Zellwandbildung statt. Aus obigem geht hervor, daß man die Zellwandbildung bei den kernlosen Zellen sehr gut erklären kann, ohne daß man dabei annimmt, daß die kernhaltigen Nachbarzellen bei diesem Prozeß eine Rolle spielen.

Wie ich oben erwähnt habe, findet auch bei den kernlosen Zellen, welche überhaupt keine Chlorophyllbänder und keine Stärke enthalten, Zellwandbildung statt. Man braucht sich darüber nicht zu wundern, weil bei der Entstehung solcher Zellen doch Umsetzungsprodukte der Stärke in ihrem Plasma vorhanden sein müssen. Der Unterschied zwischen diesen kernlosen Zellen und den chromatophorenhaltigen besteht darin, daß in letzteren auch noch ein wenig der Stärke, die in den Chromatophoren vorhanden ist und gebildet wird, verbraucht werden kann. Daß diese Stärke teils in transportable Substanz umgesetzt wird, ist gewiß, aber inwiefern dieselbe auch dem Wachstum der Zellwand zugute kommt, konnte ich nicht bestimmen. Im Allgemeinen konnte ich wenigstens zwischen den kernlosen Zellen ohne Chromatophoren und denen mit einer geringen Chromatophorenmasse keine Verschiedenheit im Wachstum konstatieren.

Ob der Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zellwand nur darin besteht, daß der Kern Stoffe produziert, welche die Stärke in Baumaterialien für die Zellwand umsetzen, oder ob der Kern noch auf eine andere Weise an der Zellwandbildung beteiligt ist, nämlich ob er auch die Entstehung von Stoffen veranlaßt, welche die Umwandlung der Umsetzungsprodukte der Stärke in Zellwandsubstanz vermitteln, kann ich nicht entscheiden. Im Zusammenhang hiermit erwähne ich Folgendes: Wenn der Kern nur Einfluß hat auf die Umsetzung der Stärke in transportable Produkten, so würde man erwarten müssen, daß das Wachstum der chromatophorenhaltigen kernlosen Zellen, in welchen noch Stärke produziert und umgesetzt wird, stärker als das der chromatophorenfreien wäre, und um so mehr lag solches auf der Hand, weil infolge der Umsetzung der Stärke der Turgor zunehmen muß. Das Wachstum der chromatophorenhaltigen Zellen ist aber durchaus nicht immer stärker als

das der chromatophorenfreien. Die Umsetzung der Stärke in den kernlosen Zellen scheint im Allgemeinen der Zellwandbildung nicht zugute zu kommen. Aus diesem Grunde würde man schließen können, daß der Kern auch noch auf eine andere Weise an der Zellwandbildung beteiligt ist und daß sein Mangel demzufolge bei beiderlei kernlosen Zellen eine ungefähr gleich große Verzögerung im Wachstum veranlaßt. Weitere Untersuchungen sind zur Lösung dieser Frage erforderlich.

Früher habe ich<sup>1)</sup> nachgewiesen, daß man sich bei *Spirogyra* vom Wachstum der Zellwand keine Vorstellung bilden kann, ohne anzunehmen, daß die Apposition bei demselben eine bedeutende Rolle spielt. Nach jeder Zellteilung bildet sich in jeder Tochterzelle durch Apposition eine neue Wand. Dieselbe legt sich an die neue Querwand und die alte Zellwand. Sie umgibt den ganzen Protoplast. Sie nimmt an Dicke zu und es zeigt sich, daß sie aus dünnen Schichten zusammengesetzt ist. Wahrscheinlich sind diese Schichtchen, jedes an und für sich, durch Apposition entstanden.

Wenn man nun auch, um bei *Spirogyra* das Wachstum der Zellwand zu erklären, die Apposition nicht entbehren kann, so kommt es mir doch wahrscheinlich vor, daß auch die Intussusception beim Wachstum eine Rolle spielt. Einige Beobachtungen, z. B. die über lokale Ausdehnungen von *Spirogyra*-Zellen, lassen sich nach meiner Meinung besser in Einklang bringen mit einem Wachstum durch Intussusception als mit einem ausschließlichen Appositionswachstum.

Während des Wachstums der Zellwand finden chemische Modifikationen der schon gebildeten Zellwandschichten statt. Die ältere Zellwand verhält sich nämlich verschiedenen Reagentien gegenüber anders als die jüngere, an das Lumen stoßende.

Was man bei kopulierenden Zellen beobachtet, nämlich die Entstehung eines Verbindungskanals zwischen zwei Zellen, ist eine Erscheinung, die gewiß auch mit einer lokalen Modifikation und Dissoziation der Zellwand verbunden ist. Bisweilen beobachtet man bei *Spirogyra*-Fäden, welche sich unter ungünstigen Bedingungen befinden, ein Auseinanderfallen in die einzelnen Zellen. Diese Erscheinung steht gewiß auch in Verbindung mit einer Dissoziation der Zellwand, speziell der älteren Schichten.

Bei älteren kernlosen Zellen habe ich eine Erscheinung wahrgenommen, die auch mit einer Modifikation und Auflösung der Zellwand verbunden schien. Wie ich erwähnt habe, ist die Querwand, welche die kernlose Zelle und die zweikernige von einander trennt, in der Mitte etwas dünner. Es scheint, daß bei älteren kernlosen Zellen der Verschuß bisweilen nicht mehr vollständig ist. Mehrmals habe ich beobachten können, daß ein oder mehrere Chlorophyllbänder der angrenzenden zweikernigen Zelle am Rande des

<sup>1)</sup> Over wandvorming bij kernlooze cellen. (l. c. S. 11 u. 12.)

dünnere zentralen Zellwandteile in die kernlose Zelle hineindrängten. Bisweilen konnte ich eine Verminderung der Stärke der hineingedrängten Chlorophyllbandstücke wahrnehmen. Ich konnte nicht bemerken, daß das Hineindrängen der Chromatophoren ein erneuertes Wachstum der kernlosen Zellen zur Folge hatte. Nach ein paar Wochen hatten sie noch dieselbe Länge.

Hier unten folgen ein paar Mitteilungen über den Turgor in Verbindung mit dem Wachstum der Zellwand. Bei *Spirogyra* spielt der Turgor beim Flächenwachstum gewiß eine bedeutende Rolle, aber ohne Mitwirkung anderer Faktoren kann derselbe keine bedeutende Modifikationen in der Form der Zellen zu Wege bringen.

Wenn z. B. eine *Spirogyra*-Zelle stirbt, wachsen die angrenzenden Zellen stark aus; der Turgor ist in diesem Fall ein bedeutender Faktor, aber die Ursache des stärkeren Flächenwachstums ist die Aufhebung eines äußeren Druckes gegen die Querwände, welche der zu Grunde gegangenen Zelle zugekehrt sind.

Wenn man eine Abänderung in der Zufuhr von Baumaterialien für die Zellwand zu Wege bringt, nämlich wenn man durch Zentrifugieren den Kern und die Chromatophoren nach dem einen Ende der Zelle treibt, so beobachtet man, daß da, wo die Zufuhr am größten ist, das Flächenwachstum am stärksten ist, was die Bildung lokaler Ausdehnungen der Zellen veranlaßt. Es versteht sich, daß auch in diesem Fall der Turgor beim Flächenwachstum eine Rolle spielt, aber die Ursache des Entstehens der Ausdehnungen ist die größere Zufuhr von Baumaterialien.

Wie aus obigen Beispielen hervorgeht, kann bei einer Zelle das Flächenwachstum an verschiedenen Stellen einer Zelle ungleich sein, obgleich der Turgor doch derselbe ist. Unten werde ich noch einige Beobachtungen mitteilen, aus welchen folgt, daß bei verschiedenen Zellen das Maß des Flächenwachstums keineswegs in geradem Verhältnis zur Größe des Turgors steht.

#### Über den Einfluß des Kernes auf den Turgor.

Wie bekannt, gibt bei *Spirogyra* die Stellung der Querwände an, ob bei einer Zelle der Turgor sich bedeutend vermindert oder zugenommen hat. Bei einer Zelle, deren Turgor größer ist als der ihrer Nachbarzellen, sind die Querwände nach außen gebogen, im entgegengesetzten Falle einwärts.

Gerassimoff<sup>1)</sup> hat schon bemerkt, daß in kernlosen Zellen unmittelbar nach ihrer Entstehung anfangs eine Zunahme des Turgors stattfindet. Über den Turgor in den kernlosen Zellen kann ich jetzt mitteilen, daß ich nicht immer eine anfängliche Zunahme des Turgors beobachtete. Bei den kernlosen Zellen, welche unmittelbar oder höchstens zwei Tage nach dem Zentrifugieren entstanden und keine oder nur eine geringe Chromatophorenmasse enthielten, konnte ich nur eine Abnahme des Turgors beobachten.

<sup>1)</sup> Über den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle. (l. c. S. 194 und 195.) Zur Physiol. d. Zelle. (l. c. S. 7.)

Bei den kernlosen Zellen, welche später entstanden und reichlich mit Chromatophoren versehen waren, konnte ich dagegen wohl anfangs eine Zunahme des Turgors wahrnehmen, wie auch bei kernlosen Zellen, welche scheinbar zufällig, nicht dem Zentrifugieren zufolge, entstanden waren und auch reichlich Chromatophoren enthielten. Später nahm auch bei den chromatophorenreicheren kernlosen Zellen der Turgor ab, wie es schließlich bei allen abnormalen und kränklichen Zellen, die sich nicht vermehren können, stattfindet. Er wird geringer als in den normalen Zellen und demzufolge werden die Querwände einwärts gebogen.

Dieser Unterschied des Turgors bei den kernlosen Zellen ist in Verbindung mit anderen Erscheinungen wohl der Beachtung wert. Wie oben erwähnt, ist sowohl das Wachstum der chromatophorenreicheren kernlosen Zellen als auch der chromatophorenfreien und -armen gering. Im allgemeinen konnte ich nicht feststellen, daß das Wachstum der chromatophorenhaltigen Zellen stärker war als das der chromatophorenfreien, obgleich bei ersteren Stärke vorhanden war, produziert wurde und auch Umsetzung derselben stattfand. Aus obigem geht hervor, daß das Wachstum in keinem geraden Verhältnis zur Größe des Turgors steht. Ich habe schon darauf hingewiesen, daß es fraglich ist, ob die größere Menge Umwandlungsprodukte der Stärke in den chromatophorenhaltigen Zellen wohl dem Wachstum der Zellwand zu Gute kommt. Die Produktion von Stoffen, welche den Turgor veranlassen, nimmt bei den letztgenannten Zellen anfangs offenbar nicht so schnell ab als das Wachstum der Zellwand. Demzufolge findet Turgorzunahme statt, welche wahrscheinlich durch eine Vermehrung der Umwandlungsprodukte der Stärke zuwege gebracht wird. Jedenfalls geht aus obigem hervor, daß, wenn das Wachstum durch den Mangel des Kernes plötzlich sehr gering wird, der Turgor zunimmt, im Fall die Umsetzung der Stärke von nicht zu geringer Bedeutung ist. Demgemäß muß, wenn bei Anwesenheit des Kernes die Umwandlung der Stärke plötzlich stark abnimmt, der Turgor schwächer werden. Das ist denn auch der Fall. So konnte ich nach der Bildung kernhaltiger chromatophorenärmerer Zellen fast immer in denselben eine Abnahme des Turgors beobachten.

Oben habe ich schon darauf hingewiesen, daß das Flächenwachstum der Zellwand keineswegs in geradem Verhältnis zur Größe des Turgors steht. Es zeigte sich sogar, daß eine Zunahme des Turgors oft als eine Erscheinung betrachtet werden muß, welche auf einen Krankheitszustand deutet. Die Biegung der Querwände nach außen war für mich oft die erste Andeutung, daß eine Zelle kränklich war. Bei weiterer Untersuchung zeigte es sich dann, daß die Zelle in ihrem Wachstum gestört war, und daß allmählich auch andere Krankheitserscheinungen, wie z. B. eine starke Stärkevermehrung, auftraten, bis endlich die Zelle starb. Es kommt mir wahrscheinlich vor, daß in solchen Zellen infolge der Störung des Membranwachstums ein Überfluß an Umwandlungsprodukten der Stärke entsteht, wodurch die Turgorzunahme veranlaßt wird.

Auf Grund der obenerwähnten Beobachtungen bin ich der Ansicht, daß bei *Spirogyra* verschiedene Faktoren großen Einfluß auf die Größe des Turgors ausüben, nämlich die Stärkeproduktion der Chromatophoren, die Bildung von Umwandlungsprodukten der Stärke, welche von der Tätigkeit des Kernes abhängig ist, und das Wachstum der Zellwand, welches durchaus nicht immer im geraden Verhältnis zur Größe des Turgors steht, und das, wie ich erwähnt habe, wahrscheinlich nicht nur dadurch vom Kern beeinflusst wird, daß derselbe die Umsetzung der Stärke vermittelt, sondern auch noch auf andere Weise.

### Über die Entwicklung der Chromatophoren.

Auf Grund seiner Resultate bei Zellen mit einem Überfluß an Kernmasse und kernlosen Zellen nimmt Gerassimoff<sup>1)</sup> an, daß die Entwicklung der Chlorophyllbänder und die Chlorophyllbildung von der Tätigkeit des Kernes abhängig sind. Nach Gerassimoff<sup>2)</sup> behalten die Chlorophyllbänder in einigen kernlosen Zellen die Regelmäßigkeit ihrer Anordnung bis zum Absterben der Zellen bei; in anderen findet eine Störung dieser Regelmäßigkeit statt. Ihre Umrisse werden einfacher und weniger deutlich und ihre Färbung wird gewöhnlich schwächer. Das Chlorophyll bildet sich anscheinend entweder nicht, oder es bildet sich in geringerer Menge als es zerfällt.

Der genannte Autor mußte sich bei der Untersuchung kernloser Zellen beschränken auf Zellen mit einer normalen Chromatophorenmasse. Weil ich jetzt auch über kernlose Zellen mit einer sehr geringen Chromatophorenmasse verfügte, so kam es mir erwünscht vor, das Verhalten der Chromatophoren auch bei solchen Zellen zu studieren.

Vorher werde ich die Entwicklung der Chlorophyllbänder in normalen Zellen kurz besprechen. Je nachdem die Zellen wachsen, werden auch die Chlorophyllbänder länger und wird die Anzahl der Pyrenoide größer. Nach Strasburger<sup>3)</sup> finden letztere sich überall, wo die Verzweigungen der Aufhängefäden enden und bisweilen auch an anderen Stellen in den Chlorophyllbändern. Nach Strasburger entstehen neue Pyrenoide zwischen den schon vorhandenen. Anfangs sind sie sehr klein; bald werden sie größer und umgeben sich mit Stärke. Schmitz<sup>4)</sup> und Chmielevsky<sup>5)</sup> sind der Ansicht, daß die Pyrenoide sich durch Teilung vermehren. Strasburger bemerkt darüber, daß entsprechende Mittelformen an fixierten Präparaten leicht zu finden sind, doch daß der Vorgang im Leben noch nicht beobachtet worden ist.

<sup>1)</sup> l. c. und Über die Lage und die Funktion des Zellkerns. (l. c. S. 247.) Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. (l. c. S. 248.)

<sup>2)</sup> Zur Physiologie der Zelle. S. 8 und 9.

<sup>3)</sup> Über Kern- und Zellteilung. 1888. S. 25 u. 26.

<sup>4)</sup> Die Chromatophoren der Algen. Bonn 1882. S. 77.

<sup>5)</sup> Über Bau und Vermehrung der Pyrenoide bei einigen Algen. 1896 (Ref. Botan. Zentralbl. 69. S. 277.)

Meine eigenen Beobachtungen über die Entwicklung der Pyrenoide bei *Spirogyra* sind mit denen Strasburger's im Einklang. Das erste Auftreten der Pyrenoide verrät sich durch die Erscheinung von etwas helleren Fleckchen in den Chromatophoren. Wenn man die Chlorophyllbänder mit den Pyrenoiden abzeichnet und am folgenden Tage die Zeichnungen mit den Objekten vergleicht und solches täglich wiederholt, so kann man konstatieren, daß zwischen den vorhandenen Pyrenoiden an den Stellen, wo sich die hellen Fleckchen befinden, neue Pyrenoide entstehen. Bisweilen entstehen zwei Pyrenoide nahe beieinander oder ein neues in der Nähe eines alten. In solchen Fällen findet man später, wenn die neuen Pyrenoide größer geworden sind, zwei Pyrenoide zusammengeschmiegt. Derartige Zustände können zu der Meinung, daß die Pyrenoide durch Teilung sich vermehren, Veranlassung geben.

Kernlose Zellen mit einer sehr geringen Chromatophorenmasse zeigen nicht immer dieselben Erscheinungen, die man bei kernlosen Zellen mit einer größeren Chromatophorenmasse beobachtet. Bei kernlosen Zellen, welche unmittelbar oder kurz nach dem Zentrifugieren entstanden waren und nur ein oder ein paar kleine Stückchen Chlorophyllband erhalten hatten, bemerkte ich, daß die Stärkemenge weniger wurde und zuletzt ganz verschwand und daß die Stückchen Chlorophyllband sich zu einem oder mehreren grünen Körpern zusammenzogen. In kernlosen Zellen, welche bei ihrer Entstehung ziemlich viel Chlorophyllbänder bekommen hatten, beobachtete ich immer eine bedeutende Stärkevermehrung. Außer den obenerwähnten Fällen kommen noch andere vor, in welchen die Chromatophorenmasse anfangs auch gering ist, doch die Stückchen Chlorophyllband lange ihr gewöhnliches Aussehen beibehalten. Es bildet sich kein Überfluß an Stärke und die vorhandene Menge verschwindet auch nicht ganz. Nur beobachtete ich bisweilen anfangs eine vorübergehende Verminderung. Die Stückchen Chlorophyllband behalten auch ihre ursprüngliche Breite, ihre ausgerandeten Umrisse und ihre normale grüne Farbe.

Ich legte mir die Frage vor, ob die Stückchen Chlorophyllband in den kernlosen Zellen unverändert blieben, oder ob sie vielleicht fähig waren, zu wachsen. Zur Beantwortung dieser Frage untersuchte ich täglich während einiger Wochen kernlose Zellen, welche nur wenig Chlorophyllband enthielten. Ich kam dabei zu dem Resultate, daß kleine Stückchen Chlorophyllband mit einem oder mehreren Stärkeherden in kernlosen Zellen sich zu ziemlich langen Bändern entwickeln konnten, welche ein vollkommen normales Aussehen hatten. Ein einzelnes Mal fand ich, daß dabei eine Verzweigung stattfand. Das Wachstum der Stückchen Chlorophyllband und die Vermehrung der Pyrenoide gehen auf dieselbe Weise vor sich, wie ich bei normalen Zellen fand. Die neuen Pyrenoide entstehen zwischen den vorhandenen und solches findet statt, während der Kern und die Aufhängefäden, welche von demselben nach den Chlorophyllbändern laufen, fehlen.

Zur Erläuterung des Obenerwähnten teile ich die folgenden Einzelheiten mit: Eine kernlose Zelle, welche am 1. September

entstanden war, enthielt zwei Stückchen Chlorophyllband mit einem und drei Pyrenoiden. Am 4. September enthielten die beiden Chromatophoren zwei und drei Pyrenoiden, aber die Stärkemenge um dieselben war weniger als unmittelbar nach dem Zentrifugieren. Am 7. September enthielten die Chromatophoren drei und vier Pyrenoide und war die Stärkemenge um dieselben wieder größer geworden. Am 13. September (Fig. 34, *c* und Fig. 35, *c*) war die Zahl der Pyrenoide sieben und acht und am 21. September enthielt jedes Chromatophor 13 oder mehr derselben. Die Zahl konnte ich nicht genau bestimmen, weil die Chlorophyllbänder, welche in demselben Maße länger geworden waren als die Zahl ihrer Pyrenoide größer, jetzt so lang waren, daß sie in der Zelle in schiefer Richtung der Längswand entlang mehr als einen halben Umlauf machten. In einer andern kernlosen Zelle, welche auch am 1. September entstanden war, befanden sich auch zwei Stückchen Chlorophyllband mit einem und drei Pyrenoiden; am 16. September waren letztere drei und neun an der Zahl. Eine andere am 1. September gebildete kernlose Zelle enthielt anfangs ein Stückchen Chlorophyllband mit einem Pyrenoid. Am 9. September enthielt das Chromatophor vier, am 10. fünf, am 12. sechs, am 16. sieben, am 30. acht und am 2. Oktober zehn Pyrenoide. Nach einem Monat kann deshalb die Zahl der Pyrenoide noch zunehmen.

Wie bekannt, gehen die kernlosen Zellen nach einigen Wochen zu Grunde. Es versteht sich, daß die normale Entwicklung der Chlorophyllbänder innerhalb dieser Zeit aufhört. Die Erscheinungen, die dann auftreten, sind nicht immer dieselben. Bald verschwindet die vorhandene Stärke ganz, bald findet eine starke Vermehrung der Stärke statt. In einigen Fällen nimmt deshalb die Stärkebildung früher ab als der Verbrauch an Stärke; in andern Fällen ist es gerade umgekehrt. Die Chlorophyllbänder erblässen oft; ihre ausgebreiteten Ränder verschwinden; es entstehen Blasen in denselben und zuletzt ziehen sie sich zu blasigen Massen zusammen. Wie in kernhaltigen chromatophorenarmen Zellen, kann die Stärke in kernlosen Zellen, welche nur eine sehr geringe Chromatophorenmasse enthalten, ganz verschwinden. Wenn die kernlosen Zellen eine ziemlich große Chromatophorenmasse enthalten, verschwindet bisweilen die Stärke auch, welche im Anfang im Überfluß gebildet worden ist.

Während Gerassimoff auf Grund seiner Untersuchungen der Ansicht ist, daß die Entwicklung der Chromatophoren und die Chlorophyllbildung von der Tätigkeit des Kerns abhängig sind, geht aus obigen Mitteilungen hervor, daß kleine Stückchen der Chromatophoren in kernlosen Zellen oft noch sehr lange wachsen, während sie ihre Farbe ungeschwächt beibehalten und Pyrenoide bilden. Man würde aus obigem schließen können, daß die Chromatophoren hinsichtlich des Kerns eine gewisse Selbständigkeit besitzen. Dennoch muß man vorsichtig sein, um einen derartigen Schluß zu ziehen. Wenn nämlich eine kernlose Zelle entsteht, so ist damit der Einfluß des Kerns der vormaligen Mutterzelle auf den Protoplast der kernlosen Zelle nicht sofort aufgehoben. Letztere enthält Körper,

welche unter dem Einfluß des Kerns der Mutterzelle gebildet worden sind oder durch denselben abgesondert sind. Der Kern übt z. B. großen Einfluß aus auf den Verbrauch an Stärke und doch kann dieser Prozeß in den kernlosen Zellen noch einige Wochen nach ihrer Entstehung stattfinden. Weiter muß man darauf aufmerksam sein, daß die Stückchen der Chromatophoren, welche sich so sehr entwickeln können, anfangs sehr klein sind und daß der Einfluß des Protoplasten auf ihre Entwicklung deshalb verhältnismäßig groß ist.

### Über die Bildung der Stärke.

Wie bekannt, wird bei *Spirogyra* die Stärke unter dem Einfluß des Lichts in den Chromatophoren gebildet und es hat sich gezeigt, daß chromatophorenfreie *Spirogyra*-Zellen keine Stärke bilden können. Weiter hat es sich gezeigt, daß, wenn der Verbrauch an Stärke durch irgend eine Ursache vermindert wird oder aufhört, sich eine große Menge derselben in den Chromatophoren anhäuft. Solches kann man stets in kernlosen Zellen beobachten, wenn wenigstens die Chromatophorenmasse nicht zu gering ist. Auch in kernlosen Zellen, die anfangs eine geringe Chromatophorenmasse haben, kann nach einigen Wochen, wenn der Verbrauch an Stärke aufhört, noch ein Überfluß derselben gebildet werden. Während der Verbrauch an Stärke sehr abhängig ist von der Tätigkeit des Kerns, so kann man nicht behaupten, daß solches auch für die Stärkebildung gilt. Die oben angeführten Tatsachen weisen vielmehr darauf hin, daß die Chromatophoren bei ihrer Tätigkeit, um Stärke zu bilden, nicht unmittelbar durch den Kern beeinflusst werden. Aus den bei *Spirogyra* gemachten Beobachtungen würde man solches wenigstens schließen können. Dazu muß ich aber bemerken, daß Klebs<sup>1)</sup> bei *Funaria hygrometrica* zu einem andern Resultat gelangte. Er konnte nämlich in kernfreien Plasmaportionen dieser Pflanze, durch Plasmolyse erhalten, keine Stärkebildung beobachten.

Es versteht sich, daß auch bei *Spirogyra* in den kernlosen Zellen die Stärkebildung zuletzt aufhören muß, weil die Zellen nicht am Leben bleiben können. Bevor sie sterben, hören natürlich nacheinander die verschiedenen Lebensprozesse auf. Die Stärkebildung ist ein Prozeß, der in den kernlosen Zellen verhältnismäßig lange fortdauern kann. In kernlosen Zellen, welche einen Monat alt sind, können in den Chromatophoren noch Pyrenoide gebildet werden, während später die Stärkemenge noch bedeutend zunehmen kann.

### Über die Bildung von Fett.

In *Spirogyra*-Zellen kommt kein oder nur wenig Fett vor, ausgenommen in den kopulierenden Zellen und in den Zygosporien. Bei der Untersuchung der kernlosen Zellen, sowohl der chromatophorenfreien als der chromatophorenhaltigen, wurde meine Auf-

<sup>1)</sup> Über den Einfluß des Kerns in der Zelle. (l. c. S. 167.)



merksamkeit gerichtet auf die vielen größeren und kleineren lichtbrechenden Kügelchen, welche im Plasma gebildet wurden (Fig. 36–46, *f*, Fig. 51, *f*). Mit Alkannatinktur und Sudan III wurden diese Kügelchen intensiv rot gefärbt, mit Jod braun und mit Osmiumsäure schwarzbraun. In Alkohol sind sie löslich und auch durch Erwärmen mit Kalilauge werden sie gelöst. Das Verhalten Reagentien, Färbungs- und Lösungsmitteln gegenüber deutet darauf hin, daß die Kügelchen aus Fett bestehen.

#### Über Gerbstoffreaktionen in kernlosen Zellen.

Wie bekannt, kann man bei *Spirogyra* mittels einer fünf- oder zehnpromzentigen Salpeterlösung abnormale Plasmolyse hervorrufen und dann mit verschiedenen Reagentien in der zusammengezogenen Vacuole den Gerbstoff nachweisen. Die Gerbstoffreaktionen in kernlosen Zellen sind denen, die man in normalen Zellen beobachtet, ähnlich. Durch Hinzufügung von etwas Eisenchloridlösung zu der Salpeterlösung wird der Inhalt der kontrahierten Vacuolen blau gefärbt. Osmiumsäure, auf dieselbe Weise hinzugefügt, verursacht in den Vacuolen einen schwarzen körnigen Niederschlag. Es zeigte sich, daß die Vanadinsäure, die ich als Natriumvanadat anwendete, ein nicht weniger schönes Reagens auf Gerbstoff war als die Osmiumsäure. Nachdem ich mit einer zehnpromzentigen Salpeterlösung abnormale Plasmolyse hervorgerufen hatte, fügte ich eine Salpeterlösung, in welcher etwas Natriumvanadat gelöst war, hinzu; in der kontrahierten Vacuole entstand darauf ein schwärzlicher Niederschlag. Man kann auch sofort eine Natriumvanadinat enthaltende Salpeterlösung anwenden und auch eine zehnpromzentige Lösung von Natriumvanadat ohne Kaliumnitrat. Zwischen kernlosen Zellen, welche gerade entstanden waren und älteren kernlosen Zellen konnte ich, was die Stärke der Gerbstoffreaktionen betraf, keinen Unterschied beobachten. Wenn neben einer großen Vacuole auch kleine Vacuolen vorkommen, wie allgemein in kernlosen Zellen, welche einige Wochen alt sind, der Fall ist, so zeigen auch letztere die verschiedenen Gerbstoffreaktionen. Aus diesem Resultate würde man in Verbindung mit andern Resultaten, die ich später erörtern werde, schließen können, daß wahrscheinlich auch in kernlosen Zellen Gerbstoff gebildet werden kann.

#### Über die Vermehrung des Plasmas in kernlosen Zellen.

Weil bei den kernlosen Zellen Wachstum der Zellwand, Wachstum der Chromatophoren, Vermehrung der Stärke und Bildung von Fett stattfinden, so braucht man sich nicht darüber zu wundern, daß auch die Plasmamasse in solchen Zellen zunimmt. Nach einigen Wochen konnte ich denn auch eine bedeutende Vermehrung des Plasmas, sowohl bei den chromatophorenfreien als bei den chromatophorenhaltigen kernlosen Zellen, feststellen. Der

Überfluß an Plasma sammelte sich besonders an einer der Querwände an, wo es gewöhnlich einen großen Haufen bildete, welche zahlreiche Fettkügelchen einschloß (Fig. 36—46, f).

### Über die Bewegung des Plasmas in kernlosen Zellen.

Wie bekannt, kann man bei *Spirogyra* Plasmaströmungen in dem wandständigen Plasma und in den Aufhängefäden beobachten. Diese Bewegungen sind zwar deutlich sichtbar, aber doch langsam. Wenn man acht gibt auf die Lebensprozesse, welche in den kernlosen Zellen vor sich gehen, so darf man erwarten, daß in diesen Zellen auch Plasmaströmungen vorkommen. Schon hat Gerassimoff<sup>1)</sup> bei kernlosen *Spirogyra*-Zellen solche Strömungen wahrgenommen, während andere Untersucher bei kernlosen Protoplasten anderer Pflanzen beobachten konnten, daß die Plasmaströmungen noch einige Zeit fort dauerten. Auf Grund derartiger Beobachtungen hat man angenommen, daß die Anwesenheit eines Kerns für solche Bewegungen kein Bedürfnis ist.

Über die Frage, ob der Kern Einfluß ausübt auf die Bewegung, sind die Meinungen verschieden. Verworm<sup>2)</sup>, der Versuche bei Rhizopoden und Ciliaten angestellt hat, ist der Ansicht, daß die Bewegung des Plasma nicht durch den Kern beeinflusst wird. Hofer<sup>3)</sup>, der Amöben untersuchte, nimmt dagegen an, daß der Kern einen unmittelbaren Einfluß auf die Bewegung ausübt und daß die Aufhebung des Kerneinflusses wahrscheinlich einen Verlust der Steuerung in der bewegenden Kraft zur Folge hat. Soviel ich weiß, wird nirgends einer bedeutenden Zunahme an Intensität der Bewegung Erwähnung getan. Diese Erscheinung nun habe ich bei kernlosen *Spirogyra*-Zellen sehr deutlich beobachten können. Oft habe ich in solchen Zellen, sowohl in chromatophorenfreien als in chromatophorenhaltigen, breite sehr kräftige Plasmaströme gesehen, welche der Wand entlang sich fortbewegten. Schon einige Tage nach ihrer Entstehung konnte ich in den kernlosen Zellen solche Ströme wahrnehmen. Die Erscheinung dauert sehr lange, denn nach einem Monat war sie bisweilen noch sehr deutlich wahrnehmbar. Was die Geschwindigkeit der Plasmaströme anbetrifft, so bemerke ich, daß ich feststellen konnte, daß ein Fettkügelchen mit einem Plasmastrom in drei Minuten und ein paar Sekunden der Längswand entlang einmal in der Zelle herumgeführt wurde. Wenn zuletzt das Plasma in den kernlosen Zellen bedeutende Änderungen erleidet, so wird die Bewegung desselben allmählich schwächer. Auf Grund meiner bei *Spirogyra* gemachten Erfahrungen nehme ich an, daß die Bewegungen des Plasmas durch die Abwesenheit des Kerns nicht unmittelbar geschwächt werden.

<sup>1)</sup> Über die kernlosen Zellen bei einigen Konjugaten. (Bullet. d. 1. Soc. Imp. d. Nat. d. Moscou. 1892. S. 109.)

<sup>2)</sup> Psycho-physiol. Protistenstudien. Jena 1889.

<sup>3)</sup> Untersuch. über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. (Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. 24. N. F. Bd. 17. 1890. S. 105.)

## Zusammenfassung und allgemeine Betrachtungen.

Die Hauptergebnisse, welche ich bei meinen Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen dem Kern und den verschiedenen Lebensprozessen erhielt, habe ich in den folgenden zehn Sätzen zusammengefaßt:

1. Der Kern übt schon vor der Karyokinese Einfluß auf die Stelle aus, wo die Querwandbildung anfangen wird.

2. Der Stärkeverbrauch ist abhängig von der Funktion des Kerns, der einen Stoff absondert oder unter dessen Einfluß im Plasma ein Stoff gebildet wird, der die Umsetzung der Stärke veranlaßt. Wenn kernlose Zellen entstehen, geht ein Teil des obenerwähnten Stoffes in dieselben über und demzufolge findet in denselben eine geringe Umsetzung von Stärke statt.

3. Die Zellwandbildung wird sehr durch die Funktion des Kerns beeinflusst, weil der Kern Stoffe absondert, oder weil unter dessen Einfluß im Plasma Stoffe entstehen, welche durch Umsetzung der Stärke Baumaterialien für die Zellwand liefern und vielleicht sich auch noch auf eine andere Weise bei der Zellwandbildung beteiligen. Die geringe Zellwandbildung bei kernlosen Zellen, kann man dadurch erklären, daß ein Teil dieser Stoffe, wenn kernlose Zellen entstehen, in dieselben übergeht.

4. Auf den Turgor übt der Kern wenigstens einen indirekten Einfluß aus, indem derselbe auch von Prozessen abhängig ist, welche durch den Kern beeinflusst werden, wie z. B. von der Umsetzung der Stärke und von dem Wachstum der Zellwand.

5. Die Chromatophoren scheinen hinsichtlich des Kerns eine gewisse Selbständigkeit zu besitzen. Kleine Stückchen der Chromatophoren können in kernlosen Zellen sehr lange wachsen, ihre Farbe ungeschwächt beibehalten und Pyrenoide bilden. Die *Spirogyra*-Zellen können die Chromatophoren ebenso wenig als den Kern entbehren. Zellen ohne Chromatophoren müssen, ohne sich zu vermehren, zu Grunde gehen.

6. Die Stärkebildung in den Chromatophoren wird nicht unmittelbar durch den Kern beeinflusst.

7. In kernlosen Zellen kann Bildung von Fett stattfinden.

8. Obgleich die Gerbstoffreaktionen in kernlosen Zellen sich nicht stärker zeigen als in normalen Zellen, kann wahrscheinlich auch in den erstgenannten Bildung von Gerbstoff stattfinden.

9. In kernlosen Zellen kann das Plasma sich vermehren.

10. Durch die Abwesenheit des Kerns werden die Plasma-bewegungen nicht unmittelbar geschwächt. In kernlosen Zellen kann das Plasma bedeutend schneller strömen als in normalen.

Wenn man acht gibt auf den Einfluß des Kerns auf die verschiedenen Lebensprozesse, welche man in einer Spirogyrazelle beobachtet, so kommt man im Allgemeinen zu dem Schluß, daß alle Lebensprozesse mehr oder weniger, es sei mehr direkt oder indirekt, von der Tätigkeit des Kerns abhängig sind, denn bei Abwesenheit des Kerns hören alle Lebensprozesse nach einander auf und tritt nach einiger Zeit der Tod ein.

Daß bei der Tätigkeit des Kerns der eine Prozeß mehr direkt und der andere indirekt beeinflußt wird, zeigt sich bei der Untersuchung kernloser Zellen mit und ohne Chromatophoren und anderer abnormaler Zellen. In den kernlosen Zellen dauern anfangs alle Prozesse, welche im Bereiche der Wahrnehmung fallen, kürzere oder längere Zeit fort. Selbst mit den Prozessen, welche von der Tätigkeit des Kerns sehr abhängig sind, ist solches der Fall, wie z. B. mit dem Stärkeverbrauch und dem Wachstum der Zellwand. Man kann dieses erklären, wenn man annimmt, daß bei der Entstehung einer kernlosen Zelle der Einfluß des Kerns der Mutterzelle nicht auf einmal aufgehoben wird. Um z. B. den Stärkeverbrauch zu erklären, ist man wohl gezwungen anzunehmen, daß im Plasma eine Substanz durch den Kern abgeschieden wird oder unter dem Einfluß des Kerns im Plasma entsteht, die eine Rolle spielt bei der Umsetzung der Stärke. Bei der Entstehung einer kernlosen Zelle bekommt dieselbe einen Teil dieser Substanz, was erklärt, daß in der kernlosen Zelle der Verbrauch an Stärke nicht sofort aufhört.

Die Querwandbildung ist der einzige Prozeß, den man nur in kernhaltigen Zellen beobachtet. Doch gibt es eine Analogie zwischen diesem Prozeß und den anderen Prozessen. In beiden Fällen zeigte es sich, daß, wenn der Kern der Sphäre seines Einflusses entzogen wird, dieser Einfluß nicht zugleich verschwindet. Wenn der Kern durch Zentrifugieren von seiner Stelle gerückt wird und bald nachher Karyokinese auftritt, so bildet sich die neue Querwand doch in der Mitte der Zelle, also an der normalen Stelle. Das kommt daher, daß der Kern schon vor der Karyokinese Einfluß auf die Stelle ausübt, wo die Querwandbildung anfangen wird und bei der Verrückung des Kerns dieser Einfluß nicht sogleich ausgeglichen ist, ebenso wenig als die Stoffe, welche der Kern absondert oder welche unter dessen Einfluß entstehen, sofort aus dem Plasma kernloser Zellen verschwunden sind, wenn solche entstehen.

Die verschiedenen Prozesse, welche man in einer Spirogyrazelle beobachtet, stehen alle miteinander in Verbindung. Für das Wachstum der Zellwand muß zuerst Stärke in flüssige Substanz umgesetzt werden und dann in Zellwandstoff. Falls das Wachstum ungestört vor sich gehen soll, so muß in den Chromatophoren auch die Stärkeproduktion ausreichen. Wenn ein Prozeß, z. B. das Wachstum der Zellwand, gestört wird, so beobachtet man bald auch andere Abweichungen, wie eine übermäßige Ansammlung von Stärke und eine Vermehrung des Turgors.

Wenn in dem Protoplast ein so wichtiges Element wie der Kern fehlt, das eine so bedeutende Rolle spielt, wie unter anderem es sich zeigt bei der Verarbeitung der Stärke, so versteht es sich, daß die verschiedenen Lebensverrichtungen nur sehr schwach fort-dauern können. Bei dem einen Prozeß äußert sich solches aber in stärkerem Maße als bei dem andern; bei dem Stärkeverbrauch und bei dem Wachstum der Zellwand läßt sich der Mangel des Kerns sogleich stark fühlen, während die Chromatophoren, welche

hinsichtlich des Kernes eine gewisse Selbständigkeit zeigen, noch lange fortfahren können, Stärke zu produzieren. Allmählich hören nacheinander alle Lebensverrichtungen auf. Zuletzt sieht man noch, daß beim verminderten Turgor das modifizierte Plasma sich nur sehr träge in der Zelle bewegt, bis endlich der Tod eintritt.

Am Schluß dieses Abschnitts bemerke ich, daß ich den Untersuchungen über die Wechselbeziehungen gern eine größere Ausdehnung gegeben hätte, daß ich aber zu meinem Bedauern im Jahre 1905 gezwungen war, sie abzubrechen. Wäre solches nicht der Fall gewesen, so hätte ich zumal noch Untersuchungen über den Einfluß des Kerns auf die Querwandbildung angestellt, um für diese merkwürdige Erscheinung eine Erklärung zu finden. Weiter hätte ich die Versuche über Zellwandbildung und über das Isolieren kernloser Zellen fortgesetzt, um verschiedene noch offene Fragen zu lösen und um auf andere eine bestimmtere Antwort geben zu können.

### Über Vakuolenbildung und die Struktur des Protoplasmas bei *Spirogyra*.

Beim Studieren der kernlosen Zellen wurde meine Aufmerksamkeit gerichtet auf die Bildung zahlreicher kleiner Vakuolen und auf die eigentümlichen Strukturen, welche das Cytoplasma annahm. Das veranlaßte mich, bei *Spirogyra* auch die Entstehung der Vakuolen und die Struktur des Cytoplasmas zu studieren. In diesem Abschnitt werde ich die dabei erhaltenen Resultate mitteilen.

Wie bekannt, sind die Meinungen der Autoren, was die Vakuolen anbetrifft, verschieden. Nach de Vries<sup>1)</sup> ist das Plasmanschichtchen, das jede Vakuole umgibt, ein besonderes Organ der Zelle, das Organ des Turgors, oder der Tonoplast. Weil dieses Organ direkten Beobachtungen wenig zugänglich ist, hat de Vries einen anderen Weg eingeschlagen, um dasselbe sichtbar zu machen, nämlich die Behandlung der Zellen mit einer zehnprozentigen Salpeterlösung. Die Wand der Vakuole leistet dann am längsten Widerstand; sie zeigt sich als eine helle, glatte, gespannte Wand um die kontrahierte Vakuole. Die normale Vermehrung der Vakuolen findet nach de Vries wahrscheinlich durch Teilung statt. Nach de Vries gibt es kein schöneres und geeigneteres Objekt für das Studium der Vakuolen als *Spirogyra*. An diesem Objekt hat de Vries<sup>2)</sup> auch die Kontraktion der Chlorophyllbänder studiert, welche man bisweilen bei in der Natur sich vorfindenden Fäden beobachten kann. Das Studium dieser Erscheinung betrifft auch die Vakuolen. De Vries kam zu dem Resultat, daß infolge der Kontraktion der Chlorophyllbänder die große Vakuole in zwei, ja sogar in eine sehr große Anzahl kleinerer geteilt werden kann.

<sup>1)</sup> Plasmolyt. Studien über die Wand der Vakuolen. (Pringsh. Jahrb. f. wissenschaft. Botanik. Bd. 16. 1885. Heft 4. S. 465.)

<sup>2)</sup> Über die Kontraktion der Chlorophyllbänder bei *Spirogyra*. (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 7. 1889. Heft 1. S. 19.)

Nach Went<sup>1)</sup> ist die Vakuolenwand auch ein besonderes Organ, den Kernen und Chromatophoren ebenbürtig, und entstehen normale Vakuolen nur durch Teilung und nie aus dem Protoplasma, was allein bei pathologischen Vakuolen in Desorganisationsfällen möglich ist.

Andere Autoren, unter anderen Klebs<sup>2)</sup>, Pfeffer<sup>3)</sup> und Strasburger<sup>4)</sup> haben Bedenken gegen die Annahme, daß die Vakuolenwand ein besonderes Organ der Zelle sei und können der Ansicht, daß die Vakuolen sich ausschließlich durch Teilung vermehren nicht beitreten.

Was die Struktur des Protoplasmas anbetrifft, so haben sehr verschiedene Theorien Eingang gefunden, während man doch allgemein annimmt, daß in dem Protoplasma immer drei morphologisch verschiedene Bestandteile anwesend sind, nämlich eine flüssige Substanz, welche im optischen Durchschnitt als zartes Netzwerk erscheint, eine andere flüssige Substanz, welche die Maschen des scheinbaren Netzwerks anfüllt und zuletzt kleine Körperchen, die man Mikrosomen genannt hat. Wie bekannt, bildet der erstgenannte Bestandteil nach einigen Autoren ein Netzwerk, nach anderen einfache oder verzweigte Fäden. Nach Bütschli hat das Protoplasma eine alveoläre Struktur und bildet der erstgenannte Bestandteil ein Wabenwerk. Nach Altmann besteht das Protoplasma aus kleinen Körperchen oder Granula. Nach Flemming kann das Protoplasma fibrillär, alveolär, granulär oder homogen sein. Strasburger unterscheidet alveoläres und fibrilläres Plasma; letzteres bildet während der Mitose die Spindelfasern und Sternstrahlen. Soweit mir bekannt, ist von der Struktur des Protoplasmas bei *Spirogyra* noch kein spezielles Studium gemacht.

Sowohl die Vakuolenbildung als die Struktur des Protoplasmas habe ich am lebenden Objekt studiert. In beiden Fällen hatte ich zumal den Zweck, zu untersuchen, wie aus dem einen Zustand der andere hervorgeht. Es war also von großer Bedeutung, eine Anzahl aufeinander folgende Zustände zu untersuchen. Gegen die Anwendung von Fixierungsmitteln kann man in den vorliegenden Fällen nicht nur einwenden, daß es, der Verschiedenheiten wegen, welche die abnormalen Zellen untereinander zeigen, unmöglich ist, eine Anzahl Zustände zu erhalten, von denen man mit Gewißheit behaupten kann, daß sie als aufeinanderfolgende betrachtet werden können, sondern auch, daß es möglich ist, daß die Fixierungsmittel Veränderungen in der Plasmastruktur hervorbringen. *Spirogyra* ist sehr geeignet für die Untersuchung am lebenden Objekte. Zu-

<sup>1)</sup> Die Vermehrung der normalen Vakuolen durch Teilung. (Jahrb. für wissenschaft. Botanik. Bd. 19. 1888. S. 295.) Die Vakuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen. (Bot. Zeitung. 1889. S. 197.)

<sup>2)</sup> Einige Bemerkungen über die Arbeit von Went: Die Entstehung der Vakuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen. (Bot. Zeitung. 1890. Seite 549.)

<sup>3)</sup> Kritische Besprechung von de Vries: Plasmolyt. Studien über die Wand der Vakuolen. (Bot. Zeitung. 1886. S. 114.)

<sup>4)</sup> Die pflanzl. Zellhäute. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 31. 1898. Seite 522 u. 523.)

erst werde ich die Vakuolenbildung behandeln und dann die Plasmastruktur, welche Sachen im genauesten Zusammenhang miteinander stehen.

Bei der Vakuolenbildung in kernlosen Zellen ohne oder mit einer geringen Chromatophorenmasse kann man zwei Fälle unterscheiden. Bisweilen konnte ich feststellen, daß mitten in der Zelle oder etwas näher beim einen Ende den Querwände parallel eine Plasmawand entstand, welche die große Vakuole in zwei kleinere verteilte (Fig. 50, *w*). Bald konnte ich mehrere Tage nacheinander eine derartige Plasmawand beobachten und bald war sie auf einmal wieder verschwunden. De Vries<sup>1)</sup> hat bei *Spirogyra communis* und *Spirogyra nitida* ähnliche Plasmawände wahrgenommen und gefunden, daß sie durch Kontraktion der Chlorophyllbänder entstehen. Da ich dieselben jedoch auch in chromatophorenfreien Zellen und in Zellen, welche nur sehr kleine Stückchen Chlorophyllband enthielten, beobachtete, so versteht es sich, daß in den von mir untersuchten Fällen die obengenannte Entstehungsweise ausgeschlossen war. Anfangs konnte ich keine Erklärung für die Erscheinung finden, bis es mir endlich gelang, die Bildung einer derartigen Plasmawand zu beobachten. Wie ich schon erwähnt habe, kommen in den kernlosen Zellen bisweilen sehr kräftige breite Plasmaströme vor. Das Plasma fließt gewöhnlich in einem Kreise der Längswand entlang in der Zelle herum. Bisweilen können die Plasmaströme höher werden und kann das Plasma sich auf derartige Weise in der Mitte zusammenziehen, bis zuletzt die Vakuole entzwei geteilt ist. Solches geht sehr schnell. Wenn die Plasmaansammlung sich wieder verbreitet hat, so bleibt oft eine Plasmawand zurück, welche die beiden Vakuolen trennt. Bald darauf oder nach einiger Zeit können die beiden Vakuolen sich wieder vereinigen, wobei auf einmal die Plasmawand wieder verschwindet.

Die andere Weise der Vakuolenbildung kommt in älteren kernlosen Zellen vor. Sie veranlaßt die Bildung zahlreicher Vakuolen verschiedener Größe, welche aber alle in Vergleichung mit der großen Vakuole, welche in jeder Zelle vorkommt, klein sind. Je nachdem die kleinen Vakuolen an Anzahl und an Größe zunehmen, wird die große Vakuole selbst kleiner. Zuletzt nehmen die kleinen Vakuolen einen großen Teil der Zelle ein (Fig. 51, *v*). De Vries<sup>2)</sup> hat ähnliche Zustände bei *Spirogyra communis* beobachtet. Die Entstehung der zahlreichen kleinen Vakuolen schreibt er auch der Kontraktion der Chlorophyllbänder zu. Da ich aber die Erscheinung auch bei chromatophorenfreien Zellen beobachtete, so mußte ich natürlich für die von mir untersuchten Fälle nach einer andern Erklärung suchen. Eine tägliche wochenlange Beobachtung einer Anzahl kernloser Zellen, hat zu einer Erklärung der Erscheinung geführt. Die Bildung der zahlreichen Vakuolen wird nicht durch eine Kontraktion der Plasmaströme verursacht. Das Protoplasma hat sich vor der Vakuolenbildung größtenteils an eine

<sup>1)</sup> Über die Contraction der Chlorophyllbänder bei *Spirogyra*. (l. c. S. 22 ff.)

<sup>2)</sup> l. c. S. 24.

der Querwände angesammelt (Fig. 36), bisweilen zum Teil auch an die Längswand. Es bildet einen großen Haufen, der oft eine sehr merkwürdige Struktur, nämlich eine Streifung, zeigt, viel größere und kleinere Fettkügelchen (Fig. 36, *f*; vgl. S. 180) einschließt und nur einer langsamen Gestaltsveränderung unterworfen ist. Mitten in dem Plasmahaufen entstehen die Vakuolen. Allmählich werden sie größer und kommen sie in die Nähe der großen Vakuole. Zuletzt sind sie nur durch eine einfache Plasmaschicht von derselben getrennt. Ein einziges Mal schmilzt eine kleine Vakuole mit der großen zusammen. Die erste Vakuole, welche in dem Plasmahaufen entsteht, wird bald von anderen gefolgt, was mit einer langsamen Gestaltsveränderung des Plasmahaufens verbunden ist, an dessen Spitze sich oft mehrere Vakuolen befinden, während im Inneren neue entstehen. Die eigentümliche Struktur, die Streifung, geht dabei verloren. Während in dem Plasmahaufen sich fortwährend neue Vakuolen bilden, fängt allmählich auch an anderen Stellen im Plasma die Vakuolenbildung an. Zuletzt scheint es, daß das Plasma ganz aus größeren und kleineren Vakuolen zusammengesetzt ist (Fig. 51, 53 u. 54). Ein großer Teil der Zelhöhle scheint dann mit Schaum aufgefüllt zu sein.

Die oben beschriebene Vakuolenbildung habe ich bei einer großen Anzahl kernloser Zellen ohne und mit nur einer geringen Chromatophorenmasse wahrgenommen. Zur Erläuterung werde ich in einem Fall meine Beobachtungen in Einzelheiten mitteilen. Figur 36 stellt ein Stück einer kernlosen Zelle vor, wie dieselbe am Morgen des 1. Oktober aussah. Sie war gerade einen Monat alt. Die eine Querwand, welche in der Figur gezeichnet ist, war von einem Plasmahaufen bedeckt, der in der Mitte am höchsten war. Das Plasma zeigte eine sehr eigentümliche Struktur, die in der Figur angegeben ist und welche ich unten besprechen werde. Mitten in der Plasmamasse befanden sich zahlreiche Fettkügelchen (*f*), während in derselben überall Mikrosomen vorkamen, welche sich bewegten. Ausgenommen die große Vakuole, die in jeder Spirogyrazelle vorkommt, konnte ich überhaupt keine Vakuolen in der Zelle unterscheiden. Am Abend desselben Tages hatte der Plasmahaufen sich etwas auf der Mitte der Querwand zusammengezogen (Fig. 37). In der Nähe der Querwand wurde eine sehr kleine Vakuole (*v*) sichtbar, die allmählich größer wurde und sich durch die Plasmamasse hindurch der großen Vakuole näherte. Am folgenden Abend bemerkte ich, daß die kleine Vakuole (Fig. 38, *v*), welche größer geworden war und sich noch mehr der großen Vakuole genähert hatte, sich langsam in der Richtung des Pfeilchens bewegte. Denselben Abend bewegte sie sich durch die Plasmamasse hindurch, bis sie zum Kreuzchen gekommen war. Am folgenden Morgen, den 3. Oktober, war sie bedeutend größer geworden und war sie sehr nahe bei der großen Vakuole gekommen (Fig. 39, *v*). Um zwölf Uhr waren beide Vakuolen noch nur durch eine dünne Plasmawand getrennt (Fig. 40). Den 4. Oktober konnte ich die kleine Vakuole nicht mehr unterscheiden. Wahrscheinlich hatte sie sich mit der großen Vakuole vereinigt. An der Stelle,



wo sie sich befunden hatte, zeigte die Plasmamasse eine Grube (Fig. 41, *g*), die allmählich wieder verschwand, da das Plasma sich wieder auf die Mitte der Querwand zusammenzog (Fig. 42). Inzwischen hatten sich in der Plasmamasse einige neue kleine Vakuolen gebildet, welche sich nach deren Spitze begeben hatten (Fig. 42, *v*). Den 6. Oktober war die Plasmamasse bedeutend höher geworden und fanden sich mehrere Vakuolen an ihrer Spitze und im Inneren (Fig. 43, *v* und *v*). Den 7. Oktober hatte sie wieder eine andere Gestalt (Fig. 44). Eine der Vakuolen unterschied sich von den anderen durch eine verhältnismäßig dicke Wand (*n*). Den 10. Oktober zeigte die Plasmamasse viel Vakuolen an ihrer Spitze (Fig. 45); sie hatte Neigung zum Umfallen, welches denn auch des Abends stattfand (Fig. 46). Als die Zelle zwei Monate alt war, war sie noch am Leben; auch an andern Stellen fand damals Vakuolenbildung statt, aber das Protoplasma hatte noch nicht die schaumartige Beschaffenheit erhalten, welche es in einigen andern Zellen gleichen Alters schon angenommen hatte (Fig. 51).

Aus obigem geht hervor, daß bei *Spirogyra* neben der großen Vakuole sich neue entwickeln können, welche nicht durch Abschnürung aus der großen entstehen.

Es lag nun auf der Hand, zu untersuchen, ob die Wand der kleinen Vakuolen beim Hervorrufen abnormaler Plasmolyse sich auf dieselbe Weise verhalten würde wie die Wand der großen Vakuole und ob der Inhalt mit verschiedenen Gerbstoffreagentien dieselben Färbungen und Niederschläge geben würde.

Bei Hinzufügung einer fünf- oder zehnprozentigen Salpeterlösung zog die große Vakuole sich zu einer kugelförmigen Blase zusammen (Fig. 52, *u*), während die kleinen Vakuolen sich zu zahlreichen größeren und kleineren Bläschen zusammenzogen (*v*). Wenn der Salpeterlösung Eosine zugefügt war, zeigte es sich, daß sowohl die große Blase als die kleinen Blasen nicht sofort gefärbt wurden, da sie beide einige Zeit am Leben blieben. Wenn ich nach dem Hervorrufen der abnormalen Plasmolyse der Salpeterlösung etwas Eisenchlorid, Osmiumsäure oder Natriumvanadat hinzufügte, so wurden im ersten Fall beiderlei Blasen blau gefärbt, und entstanden in den beiden andern Fällen in beiderlei Blasen schwärzliche Niederschläge. Das Verhalten der kleinen Vakuolen fünf- und zehnprozentiger Salpeterlösung und Reagentien gegenüber bewies, daß sie mit der großen Vakuole identisch waren.

Nicht allein im Plasma der kernlosen Zellen, sondern auch noch in einem andern Fall konnte ich die Bildung kleiner Vakuolen wahrnehmen, worauf ich einen Augenblick die Aufmerksamkeit richten will. Wie ich schon erwähnt habe, ist die Entstehung der chromatophorenfreien und chromatophorenarmen kernlosen Zellen mit einer Ansammlung von viel Protoplasma am Rande der einwärts wachsenden Querwand verbunden. In dieser Plasmaansammlung entstehen bisweilen auch kleine Vakuolen. Figur 47 stellt einen Plasmaring an einer wachsenden Querwand vor. In diesem Ring sind zwei kleine Vakuolen sichtbar (*v* und *v*). In Figur 48 ist der Plasmaring zu einer ungefähr kugelförmigen Masse zu-

sammengeflossen; die Vakuolen (*v* und *v*) sind indessen etwas größer geworden. In Figur 49 ist die Querwand vollendet und das Plasma hinweggeströmt; nur ein dünnes Plasmaschichtchen (*b*) mit den kleinen Vakuolen (*v* und *v*) bedeckt noch die Querwand. Später sind auch die kleinen Vakuolen weggeführt.

Ehe ich zur Behandlung der Frage, wie die kleinen Vakuolen im Plasma entstehen, übergehe, ist es erwünscht, die Struktur des Protoplasmas näher zu betrachten.

Wenn man bei normalen Spirogyrazellen sich eine Vorstellung der Plasmastruktur machen will, so zeigt es sich, daß solches sehr schwer ist. Das Protoplasma scheint aus Fäden und aus einer sich dazwischen befindenden Substanz zusammengesetzt. Die scheinbaren Fäden sind etwas stärker lichtbrechend als die Substanz zwischen denselben, welche mehr einer wässerigen Flüssigkeit ähnlich ist. Bei aufmerksamer Betrachtung sieht man, daß die scheinbaren Fäden verzweigt sind, so daß sie eine Art Netzwerk mit in die Länge ausgezogenen Maschen zu bilden scheinen. Da das Plasma in Bewegung ist, so ändert sich das Bild fortwährend, was die Beobachtung erschwert. Man beobachtet, daß die scheinbaren Maschen ausgedehnt sind in der Richtung des Plasmaströmes.

Da es, wie oben erwähnt, bei normalen Zellen sehr schwer ist, eine Vorstellung der Plasmastruktur zu erhalten, so habe ich die langsamen Modifikationen, welche das Plasma in den kernlosen Zellen erfährt, sorgfältig beobachtet und weiter in allen vorkommenden Fällen meine Aufmerksamkeit auf die Plasmastruktur gerichtet.

Zuerst werde ich eine Erscheinung erwähnen, die ich nach dem Zentrifugieren bisweilen bei der Querwandbildung beobachtete. Gewöhnlich hat die Plasmamasse, die sich am Rande der wachsenden Querwand befindet, eine mehr oder weniger glatte Oberfläche; solches ist aber nicht immer der Fall. Bisweilen beobachtete ich, daß die Plasmamasse (Fig. 9, *p*) fortwährend ihre Gestalt änderte und Hervorragungen in der Zelle bildete (*h*). Die Hervorragungen waren Schläuchen ähnlich, deren Wand etwas stärker lichtbrechend war als der wässerige Inhalt. In den Schläuchen konnte ich oft Querwändchen beobachten. Bisweilen zeigte ihre Wand lokale Verdickungen (Fig. 9, *d*). In ihrem Inhalt bemerkte ich oft kleine Körnchen oder Mikrosomen. Bisweilen entstanden Auswüchse an der Querwand; an denselben konnte ich auch Plasmaschläuche wahrnehmen, welche fortwährend ihre Gestalt änderten.

Die obenerwähnte Erscheinung entspricht nicht einer fibrillären, reticulären oder granulären Plasmastruktur; dagegen ist sie wohl vereinbar mit der Annahme einer alveolären Plasmastruktur. Jeden Schlauch kann man betrachten als eine kleine Höhle, die mit einer Wand umgeben ist, oder als ein Teil einer derartigen Höhle; bisweilen bildet nur die Spitze eines hervorragenden Schlauchs eine Höhle mit einer Wand.

In den kernlosen Zellen erfährt das Plasma eine allmähliche Veränderung. Wenn die kernlosen Zellen einige Wochen alt sind,

vermindert sich die Bewegung des Plasmas. Der Plasmahaufen, der sich an einer der Querwände angesammelt hat, zeigt keine schnellen Bewegungen und hat eine sehr eigentümliche Struktur (Fig. 36 bis einschließlich 44). Derselbe zeigt eine sehr feine Streifung und bei genauer Betrachtung entdeckt man, daß verschiedene Streifungssysteme übereinander liegen. Bei verschiedener Einstellung konnte ich oft drei Systeme unterscheiden, deren Streifen sich übereinander befanden und in drei verschiedenen Richtungen liefen. Interessant war es, die Bewegung der Vakuolen durch die verschiedenen Systeme zu beobachten. Je nachdem eine Vakuole sich mehr der Oberfläche der Plasmamasse näherte, nahm die Zahl der Streifungssysteme, welche sie bedeckten, ab. Endlich wurde die Vakuole nur noch durch ein System bedeckt und ich konnte dann wahrnehmen, daß nur in einer Richtung Streifen über die Vakuole liefen (Fig. 39, *v*). Zuletzt war die Vakuole nur durch eine einfache Plasmawand von der großen Vakuole getrennt. Ich konnte dann keine Streifung über die Vakuole mehr beobachten (Fig. 40, *v*). Die Mikrosomen bewegten sich oft in der Richtung der Streifung; oft schoben sie auf einmal eine Strecke in der Richtung der Streifen fort. An einigen Stellen schien bei bestimmter Einstellung das Plasma eine netzförmige Struktur zu haben; ein derartiges mikroskopisches Bild kann jedoch auch durch eine Wabenstruktur hervorgebracht werden. Bei weiterer Untersuchung, zumal dünner Plasmaschichtchen, welche die Vakuolen bedeckten, zeigte es sich, daß die verschiedenen Beobachtungen am besten mit der Annahme einer alveolären Plasmastruktur übereinstimmen und daß man die Streifungssysteme betrachten muß als zusammengesetzt aus sehr in die Länge ausgezogenen Plasmaschläuchen oder Alveolen, welche durch Plasmawände getrennt sind. Zumal kam ich zu der Überzeugung, daß das Plasma eine alveoläre Struktur hat, als sich mehrere Vakuolen durch die Plasmamasse bewegten und die feine Streifung verloren ging. Bei Betrachtung dünner Plasmaschichtchen zeigte es sich, daß das Plasma aus sehr kleinen aneinander liegenden Bläschen zusammengesetzt war.

Hinsichtlich der Plasmawände, welche die Alveolen trennen, bemerke ich, daß ich nicht der Ansicht bin, daß jede Alveole ihre eigene Wand hat. Die flüssige Wandsubstanz erscheint zwischen den Alveolen als eine stärker lichtbrechende Substanz, an welcher man keine Differenzierung beobachten kann.

Wie ich schon oben erwähnt habe, entstehen später an verschiedenen Stellen Vakuolen im Plasma. Es ist unmöglich, die Alveolen und die Vakuolen von einander zu unterscheiden. Die Vakuolen haben eine sehr verschiedene Größe, so daß ein allmählicher Übergang von den größeren Vakuolen zu Alveolen vorliegt. Nach dem Erscheinen der Vakuolen besteht das Plasma eigentlich aus größeren und kleineren Bläschen, die aneinander liegen und langsam ihre Gestalt verändern (Fig. 53 und 54). Das Plasma bewegt sich nämlich noch, obschon nicht mehr mit solcher Intensität als vorher. Bisweilen kann man noch ein Plasma-

strömchen finden, das den Strömchen in normalen Zellen ähnlich ist, aber weniger schnell fließt, so daß man die in die Länge ausgezogenen, durch Wändchen getrennten Alveolen unterscheiden kann, die, während sie sich fortbewegen, langsam ihre Gestalt verändern.

Je nachdem die Zellen älter werden, wird die Anzahl der Vakuolen größer und zuletzt ist das Plasma einem Schaum ähnlich. Man würde es als eine Masse Vakuolen betrachten können; ihre Anzahl läßt sich nicht schätzen; ein großer Teil der Zelle ist mit denselben gefüllt. Im Querschnitt kommen oft einige Zehnde vor (Fig. 51, *v*).

Vom dritten Bestandteil des Protoplasmas, von den Mikrosomen, ist oben fast noch nicht geredet. Von diesen Körperchen, welche immer in Bewegung sind, konnte ich oft feststellen, daß sie sich in den Alveolen befanden und hiermit ist ihr plötzliches Fortschieben im Plasma in der Richtung der Streifung in Übereinstimmung. Nicht unwahrscheinlich ist es, daß sie auch durch die Wände der Alveolen passieren können. Weiter konnte ich in den kleinen Vakuolen sich hin und her bewegende Mikrosomen unterscheiden, wie auch in der großen Vakuole, in welcher ich sie oft bei der Peripherie und bisweilen auch in der Mitte beobachtete. Aus obigem geht hervor, daß die Mikrosomen in den Alveolen, in den kleinen Vakuolen und in der großen Vakuole vorkommen, und daß es deshalb in dieser Beziehung zwischen den genannten Gebilden keinen scharfen Unterschied gibt.

Nach obiger Behandlung der Plasmastruktur komme ich wieder zu der Entstehung der Vakuolen zurück. Nach de Vries und Went entstehen die Vakuolen immer aus anderen Vakuolen. Auf Grund meiner Beobachtungen kann ich überhaupt nicht annehmen, daß die kleinen Vakuolen in den kernlosen chromatophorenfreien Zellen durch Abschnürung aus der großen Vakuole entstanden sind. Sie müssen sich deshalb im Plasma entwickeln. Es fragt sich noch, wie sie entstehen. Nach Went würde man annehmen müssen, daß die Vakuolen eigentlich schon im Plasma vorhanden sind, obschon man sie ihrer Kleinheit wegen nicht unterscheiden kann. Andere Autoren können dieser Ansicht nicht beistimmen und ich selbst kann auch, wie sich's unten zeigen wird, ihren Grund oder ihre Notwendigkeit nicht einsehen. Im Protoplasma selbst kommen Elemente vor, nämlich die Alveolen, welche einen allmählichen Übergang zu Vakuolen bilden. Warum würden letztere sich nicht aus den Alveolen entwickeln können? In den kernlosen Zellen wird zuletzt das Protoplasma eine schaumartige Masse. Muß man in diesem Falle annehmen, daß das eigentliche Protoplasma verschwindet und die Zelle sich füllt mit anfangs unsichtbaren Vakuolen? Ich finde es einfacher und wahrscheinlicher, anzunehmen, daß die Vakuolen sich aus den Alveolen entwickeln. Gleichwie Zellen, die bei ihrer Entstehung ähnlich sind, später eine verschiedene Gestalt annehmen und verschiedene Funktionen erfüllen können, so halte ich es für möglich, daß einige Alveolen größer werden und eine gewisse Funktion übernehmen. Während der Karyokinese kommt

es doch auch vor, daß ein Teil des Cytoplasmas eine besondere Struktur annimmt und die Kernspindel bildet, welche zeitweilig eine bedeutende Rolle spielt, eine große Selbständigkeit zeigt und selbst mit Hilfe von Reagentien isoliert werden kann, aber später wieder in das Cytoplasma aufgenommen wird.

Die Annahme, daß unsichtbare Vakuolen im Plasma vorhanden sein müssen, welche durch Teilung anderer entstanden sein müssen, ist eine Folge der Theorie, daß die Vakuolenwand, wie der Kern und die Chromatophoren, ein besonderes Organ des Protoplasmas sei. Hierüber herrscht aber große Meinungsverschiedenheit. Es ist gewiß eine sehr merkwürdige Erscheinung, daß in einer zehnpromzentigen Salpeterlösung ein Teil des Protoplasmas, das eine Wand um die kontrahierte Vakuole bildet, länger am Leben bleibt als das übrige Plasma. Ich halte es aber nicht für bewiesen, daß diese Plasmawand ein besonderes Organ ist. Vor der abnormalen Plasmolyse kann man ein derartiges Organ nicht wahrnehmen. Das Plasmaschichtchen, das an die Vakuole grenzt, kann man vom Plasma, das die Alveolen trennt, nicht unterscheiden. Für die Vakuolenwand kann man kein anatomisches Merkmal angeben. Sie kennzeichnet sich auch nicht durch eine besondere Dicke. Beim fixierten Material kann mittelst Färbungsmittel und Reagentien nicht nachgewiesen werden, daß sie anderer Natur ist als das zwischen den Alveolen vorkommende Plasma. Während der abnormalen Plasmolyse, mit einer Salpeterlösung hervorgerufen, beobachtet man um die kontrahierte Vakuole sehr deutlich eine Plasmaschicht. Die Salpeterlösung veranlaßt aber solche eingreifende Veränderungen beim Protoplast, daß es sehr schwer zu unterscheiden ist, ob die Plasmaschicht um die kontrahierte Vakuole genau dem Plasmaschichtchen entspricht, das im normalen Zustand an dieselbe grenzt. Die Plasmaschicht um die kontrahierte Vakuole würde nämlich verstärkt sein können durch zwischen den Alveolen vorkommendes Plasma. Die kleinen Vakuolen, welche ich bei *Spirogyra* in Plasmamassen entstehen sah, kommen so sehr mit der großen Vakuole überein, daß ich nicht annehmen kann, daß sie wesentlich verschieden sind. Ich halte es für nicht bewiesen und unwahrscheinlich, daß die kleinen Vakuolen aus besonderen unsichtbaren schon im Plasma vorhandenen Gebilden entstehen würden. Daß man die Vakuolenwand als ein besonderes Organ des Protoplasmas betrachten muß, das sich nur durch Teilung vermehren kann, davon kann ich, wie ich oben gezeigt habe, die Notwendigkeit nicht einsehen.

Meine Ansicht, daß die Vakuolen sich aus Alveolen entwickeln, ist in Übereinstimmung mit den Resultaten, welche Strasburger<sup>1)</sup> bei der Untersuchung fixierter Präparate der Vegetationspunkte von *Chara fragilis* erhielt. Auch Strasburger gelangte zu der Annahme, daß das Cytoplasma eine alveoläre Struktur hat und daß die Vakuolen aus Alveolen entstehen.

Im Anschluß an das Obenerwähnte erlaube ich mir, auf eine meiner früheren Publikationen zurückzukommen. In meinem vierten

<sup>1)</sup> l. c.

Beiträge zur Kenntnis der Karyokinese habe ich<sup>1)</sup> mitgeteilt, daß bei *Spirogyra* nach Hinzufügung einer ein- oder zweiprozentigen Chloralhydratlösung oder einer  $\frac{1}{5}$  bis  $\frac{1}{2}$ -prozentigen Phenollösung der Tonoplast sich vom Kern entfernt und eine Blase um den Kern bildet. Ich habe damals nachgewiesen, daß diese Blase der Wand der mittelst Salpeterlösung kontrahierten Vakuolen ähnlich ist und sie demzufolge als die Vakuolenwand betrachtet. Ich bin jetzt zur Überzeugung gekommen, daß man von der obenerwähnten Plasmablase ebenso wenig als von der Vakuolenwand behaupten kann, daß sie genau dem an die Vakuole grenzenden Plasmaschichtchen entspricht.

Die in diesem Abschnitt erwähnten Resultate können wie folgt zusammengefaßt werden:

1. Die verschiedenen Beobachtungen über die Struktur des Cytoplasmas bei *Spirogyra* bei normalen und abnormalen, insbesondere kernlosen Zellen, sind am besten vereinbar mit der Annahme einer alveolären Plasmastruktur.

2. Im Cytoplasma können sich bei *Spirogyra* zahlreiche Vakuolen bilden, welche der großen Vakuole ähnlich sind. Sie entstehen nicht dadurch, daß von der großen Vakuole Teile abgeschnürt werden und auch gibt es keine hinreichenden Gründe zu der Annahme, daß sie schon als besondere Organe im Plasma vorhanden sind, welche sich nur durch Teilung vermehren. Die Beobachtungen über die Vakuolenbildung sind sehr gut vereinbar mit der Annahme, daß die Vakuolen sich aus Alveolen entwickelt haben.

### Tabellen

bezüglich des Längenwachstums der Zellen.

Die Länge der Zellen ist angegeben in  $\mu$ .

#### Tabelle I.

Wachstum kernloser Zellen. Zellen aus demselben Faden.  
Am Abend des 11. Juni zentrifugiert.

Datum	Kernlose Zellen unmittelbar oder den Tag nach dem Zentrifugieren entstanden							Kernlose Zellen, entstanden nach						
	ohne Chromatophoren		mit geringer Chromatophorenmasse					2	2	9	13	13		
								Tagen						
								mit größerer Chromatophorenmasse						
12. Juni	100	104	98	90	91	84	90							
13. "								93	90					
14. "	101	110	102	94	100	94		94						
16. "	107		104	96		95	92	96						
18. "	109	112			102	95	93	96	93					
20. "	110		105	98	103	95	93		93	96				
22. "	111	114	106		106	95				97				
24. "	112		106	100	106					98	152	153		
25. "										99	154	155		
26. "											154	157		
28. "		115												
30. "		117												
4. Juli		117												
20. "	123													

<sup>1)</sup> Untersuchungen über *Spirogyra*. Vierter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. (Bot. Zeitung. 1902. 1. Abt. S. 122 ff.)

Tabelle II.

Wachstum kernloser Zellen. Zellen verschiedener Fäden. In der ersten Spalte ist angegeben, den wievielten Tag nach dem Zentrifugieren die Zellen gemessen worden sind.

Tag	Kernlose Zellen ohne Chromatophoren						Kernlose Zellen mit geringer Chromatophorenmasse							
	1.	162	160					151					123	
2.			168	128	124	116		160	153	150	150		120	116
3.		165	171					156	162	154	154	155		
4.	170	169						156		156	155			
6.	171							165	154					
8.												130		
10.						124							130	122
11.					128							131		
18.			132	130	128								136	128
23.			132										138	134
29.			132		130								138	136

Tabelle III.

Wachstum von Zellen mit zwei Kernen oder mit einem großen Kern und mit doppelter oder fast doppelter Menge Chromatophoren. Zellen aus demselben Faden. Am Abend des 11. Juni zentrifugiert. Wenn eine Teilung stattgefunden hat, so ist die Länge der beiden Tochterzellen angegeben, z. B. 138+137. Die Längenzunahme seit der vorigen Messung ist auch in Prozenten angegeben.

Da- tum	Zweikernige Zellen								Zellen mit großem Kern				
		%		%		%		%		%		%	
Juni													
12.	90		101		94		90		92		100		101
14.	144	60	161	59	108	15	112	24	120	30	116	16	120 18
16.	204	42	227	41	126	17	163	46	186	55	152	31	146 22
18.	138+137	35	133+155	27	190	51	241	48	110+148	39	209	37 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	188 29
20.					123+141	39	148+168	31			120+146	27	262 39

Tabelle IV.

Wachstum chromatophorenarmer und chromatophorenreicher Zellen. In dieser Tabelle folgt nach einer chromatophorenarmen Zelle (a) die chromatophorenreiche Schwesterzelle (r). Zellen verschiedener Fäden. Wenn eine Teilung stattgefunden hat, so ist die Länge der beiden Tochterzellen angegeben. Die Längenzunahme seit der vorigen Messung ist auch in Prozenten angegeben.

Datum	a		r		a		r		a		r		
		%		%		%		%		%		%	
31. Aug. zentrifugiert													
Sept.													
2.	146		158		250		72		250		68		
3.	152	4	201		276	10	113	57	269	8	101	49	
5.	158	4	128+123		25								
6.	162	3	152+142		17	292	6	167	48	288	7	147	46
13.	192	19	192+192+172+176		149								
23.	204	6											
22. Nv.	208	2											

## Fortsetzung zu Tabelle IV.

Datum	a		r		a		r		Datum	a		r		
		0/0		0/0		0/0		0/0		0/0		0/0	0/0	
2. Aug. zen- trifugiert.	Aug. 4.	140		210	146		216		11. Juni zen- trifugiert.	Juni 13.	93		95	
	5.	151	8	260	168	15	286	32		14.	96	3	104	9
	6.	180	19	168+166	28	210	25	181+177		25	16.	101	5	122
										18.	107	6	145	19

Die Zellen wurden immer an zwei einander gegenüber gestellten Stellen gemessen und die berechneten Mittelzahlen dieser Messungen wurden als ihre Länge betrachtet.

## Nachschrift.

Wie ich u. a. auf Seite 156 und 185 erwähnt habe, war ich wegen verschiedener Umstände gezwungen worden, meine Untersuchungen ziemlich plötzlich abzubrechen und hatte ich mein Vorhaben, noch einige Versuche anzustellen, um verschiedene noch ungelöste Fragen zu beantworten, vorläufig aufgeben müssen. Sobald sich die Gelegenheit darbot, meine Zentrifugalversuche zu wiederholen, habe ich versucht, die Lücken, welche in meinen Untersuchungen geblieben war, auszufüllen.

Während das Kultivieren der Spirogyren zu Steenwyk nie Schwierigkeiten lieferte, hatte ich in Gröningen anfangs Mißgeschick. Zuletzt ist es mir jedoch vollkommen gelungen, die Spirogyren zu einem kräftigen Wachstum zu bringen. Demzufolge konnte ich meine Versuche mit sehr gutem Material wiederholen.

Das Material bestand aus dicken, hellgrünen Fäden, die in einem Graben in der Nähe von Gröningen gefunden waren. Ihre Dicke betrug 124  $\mu$ . Die Länge der Zellen war verschieden; dieselbe betrug gewöhnlich ein- bis zweimal soviel als ihre Dicke. Die Zellwand war dünn. Die Chromatophoren waren breit und hellgrün. Sie bildeten mehrere weite, bisweilen etwas unregelmäßige Spiralen. Die Zellkerne waren platt und leicht wahrnehmbar. Die Versuche wurden in dem Monat Juni angestellt. Die zentrifugierten Fäden wurden in Grabenwasser kultiviert und waren während eines großen Teils des Tags dem Sonnenlicht ausgesetzt. Letzteres hatte bei meinen Versuchen zu Steenwyk nicht stattgefunden.

Das Zentrifugieren fand des Abends statt. Da in dem Material viele in Teilung begriffene Zellen und solche, welche sich bald teilen mußten, vorkamen, so sah ich viele kernlose und chromatophorenfreie Zellen entstehen. Es zeigte sich den Tag nach dem Zentrifugieren, daß ganze Fadenstücke aus kernlosen und zweikernigen Zellen bestanden, welche regelmäßig mit einander abwechselten.

Die zentrifugierten Fadenstücke wuchsen schnell; in fast allen Zellen traten wieder Teilungen auf, die bald von anderen gefolgt wurden. Es kam sogar vor, daß neu gebildete Zellen sich



schon nach vierundzwanzig Stunden teilten, was ich früher nie beobachtet hatte.

Im Allgemeinen beobachtete ich weniger Abweichungen und weniger krankhafte Zustände als bei den früheren Versuchen. Zellen, welche, ohne sich zu teilen, eine außerordentliche Länge erhielten, wurden von mir überhaupt nicht wahrgenommen. Auch war die Bildung unvollkommener Querwände seltener als früher, was wahrscheinlich auch in Verbindung stand mit kräftigeren Lebensverrichtungen der Zellen, insbesondere mit einem stärkeren Streben des Kernes und der Chromatophoren, um bald wieder eine normale Stelle zu erhalten.

Während der ersten Wochen sah ich in den zentrifugierten Fäden außer kernlosen Zellen nur einige Zellen zu Grunde gehen, so daß ich bei meinen neuen Versuchen den Eindruck erhielt, daß, wenn man gesundes und kräftiges Material zur Verfügung hat und die übrigen Umstände günstig sind, das Zentrifugieren nur im geringen Maße direkt einen nachteiligen Einfluß auf das Material ausübt.

Insbesondere richtete ich bei meinen neuen Versuchen meine Aufmerksamkeit auf die Zellen, welche die zweikernigen Zellen und die Zellen mit großen Kernen hervorbringen. Wie ich schon in dieser Abhandlung erwähnt habe, veranlassen diese Zellen die Bildung von Zellenreihen, die aus ähnlichen Zellen zusammengesetzt sind, nämlich aus zweikernigen Zellen oder aus Zellen mit großen Kernen. Bei solchen Zellenreihen hatte ich beobachtet, daß die Zellen, die sich am nächsten bei den zugehörigen kernlosen Zellen befanden, etwas kleiner waren als die folgenden Zellen (vgl. S. 172). Es kam mir vor, daß diese Beobachtung vielleicht nicht ohne Bedeutung war für die Lösung der Frage, ob die kernlosen Zellen leben und ein wenig wachsen auf Kosten der angrenzenden kernhaltigen Zellen. Wie bekannt, sind die Ansichten über die Funktionen der kernlosen Zellen sehr verschieden. So meint Palla gezeigt zu haben, daß kernlose Protoplasten wachsen und Zellwand bilden können, während Townsend meint, nachgewiesen zu haben, daß dieselben solches nur können, wenn sie durch Plasmafäden mit kernhaltigen Protoplasten verbunden sind (vgl. S. 134 und 135).

In Verbindung mit diesen verschiedenen Ansichten kam es mir erwünscht vor, wenn möglich, die Ursache der von mir beobachteten Erscheinung zu entdecken. Wenigstens wollte ich versuchen, ob ich auch genügende Gründe finden könnte, die darauf hinwiesen, daß die kernlosen Zellen den benachbarten kernhaltigen Zellen Nahrung entziehen oder solche, welche zeigten, daß die Erklärung der Erscheinung in einer anderen Richtung gesucht werden muß.

Nachdem ich die *Spirogyra*-Fäden einem Zentrifugalversuch unterworfen hatte, kultivierte ich dieselben sorgfältig im Grabenwasser. Ich untersuchte sie des Abends, was ich zwei gute Wochen ohne Unterbrechung fortsetzte. Viele Zellen hatten damals Fadenstücke von 16 Zellen hervorgebracht. In einigen

Fadenstücken waren nicht alle Zellen einander ähnlich. Bisweilen beobachtete ich, daß die beiden Tochterzellen einer zweikernigen Zelle eine ungleiche Anzahl Tochterkerne erhielten, nämlich einen und drei. Während die einkernige Tochterzelle wieder einkernige Zellen hervorbrachte, teilte die dreikernige sich bisweilen mittelst zwei Querwänden in drei Tochterzellen.

Die Zellen, die sich neben kernlosen befanden und die, welche zwischen kernhaltigen lagen, wurden einer vergleichenden Untersuchung unterworfen. Weil ich nur solche Zellen vergleichen wollte, die gleich viel und gleich große Kerne enthielten und ungefähr gleicher Länge waren, so ließ ich die dreikernigen Zellen und ihre Nachkommen unberücksichtigt. Das Wachstum studierte ich also bei den zweikernigen Zellen, bei den Zellen mit einem großen Kern und bei den Zellen mit einem einfachen Kern, die auf die obenerwähnte Weise aus zweikernigen Zellen entstanden waren. Besonders untersuchte ich zweikernige Zellen. Jeden Abend wurden die Zellen gemessen und da sie sich hauptsächlich des Abends teilten, so gelang es mir oft, ihre anfängliche Länge zu bestimmen. Die Länge der Zellen wurde immer an zwei ein-

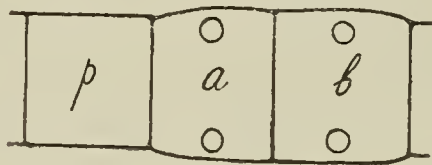


Fig. 1.

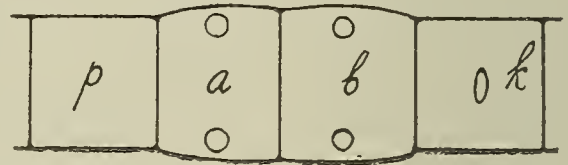


Fig. 2.

ander gegenüber gelegenen Stellen bestimmt und der Durchschnitt zwischen beiden Ergebnissen wurde dann als die Länge betrachtet.

Bald fand ich, daß die erst gebildete Zelle mit zwei Kernen oder mit einem großen Kern, d. h. die Schwesterzelle der kernlosen Zelle (Fig. 1, *p*), zwei Tochterzellen hervorbrachte (siehe Tab. V, Fig. 1, *a* und *b*), die nicht dieselbe Länge hatten. In 36 Fällen wurde die Länge derselben bei ihrer Entstehung bestimmt. In der Tabelle V sind diese Fälle zusammengefaßt. Es zeigte sich, daß gewöhnlich die an die zugehörige kernlose Zelle (*p*) grenzende Zelle (*a*) kürzer war als ihre Schwesterzelle (*b*), nämlich in 27 der 36 Fälle, während in acht Fällen die letztere Zelle die kürzere war und in einem Fall die beiden Zellen dieselbe Länge hatten. Überdies wurden in noch 41 anderen Fällen die beiden Zellen einige Zeit nach ihrer Entstehung gemessen. In 30 dieser Fälle war die an die kernlose Zelle grenzende Zelle die kürzere und in sieben Fällen die längere, während in vier Fällen die beiden Zellen gleicher Länge waren. Ich bemerke hierbei, daß es vorkommen kann, daß die an die kernlose Zelle grenzende Zelle viel länger ist als ihre Schwesterzelle (vgl. S. 151). In den Mutterzellen solcher Zellen ist das Streben der Kerne und Chromatophoren, um ihre normale Stelle zu erhalten, gering. Unter den 36 in der Tabelle V erwähnten Fällen kamen derartige Fälle jedoch nicht vor.

Gewöhnlich gehen nach dem Zentrifugieren die Kerne in den gebildeten zweikernigen Zellen und Zellen mit doppelt großen Kernen bei ihrem Streben, um eine Stelle in der Medianebene zu bekommen, etwas zu weit. Demzufolge wurde, wie oben erwähnt, bei der nächsten Zellteilung die an die kernlose Zelle stoßende Tochterzelle (Fig. 1, *a*) etwas kürzer als ihre Schwesterzelle (Fig. 1, *b*). Leicht würde man, um diese Erscheinung zu erklären, die eine oder die andere Hypothese aufwerfen können. Da mir jedoch dafür genügende Gründe fehlen, so beschränke ich mich, darauf hinzuweisen, daß in den Zellen der eine oder der andere Faktor sein muß, der die Erscheinung hervorruft.

Bei den folgenden Teilungen in den zweikernigen Zellen und Zellen mit großen Kernen, die, wenn bei denselben keine neuen Abweichungen auftreten, die Zahl der Zellen von zwei auf 4, 8, 16 usw. bringen, zeigte sich eine Eigentümlichkeit. Die Querwände, die sich in den Endzellen der Reihen bildeten, teilten diese Zellen gewöhnlich in zwei Tochterzellen verschiedener Länge. Über die Teilungen in den Reihen, die nur noch aus zwei Zellen zusammen-

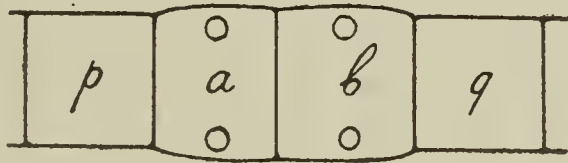


Fig. 3.

gesetzt waren, bemerke ich Folgendes: Bei den Teilungen in der an die kernlose Zelle grenzenden Zelle (Fig. 1, *a*) wurde die an die kernlose Zelle grenzende Tochterzelle (Fig. 5, *a*) in den meisten Fällen die kürzere, nämlich in 70% der untersuchten Fälle. Bei den Teilungen in der anderen Zelle (Fig. 1, *b*) wurde dagegen gewöhnlich die am Ende der Reihe sich befindende Tochterzelle (Fig. 5, *d*) die längere, nämlich in 77% der untersuchten Fälle. Bei den folgenden Teilungen, nämlich in den Reihen, die aus 4 oder mehr Zellen zusammengesetzt waren, verhielten sich die beiden Endzellen, was die Stelle der neuen Querwände anbetraf, auf ähnliche Weise. In den meisten Fällen wurde die Tochterzelle, die sich am Ende der Reihe bildete (Fig. 7, *a* und *b*), die längere, nämlich am Ende, wo sich die zugehörige kernlose Zelle (Fig. 7, *p*) befand, in 80% der untersuchten Fälle und am anderen Ende in 95% der untersuchten Fälle.

Die Erscheinung, daß die Endzellen schon bei ihrer Entstehung länger waren als ihre Schwesterzellen, drängte sich mehr in den Vordergrund, je nachdem die Reihen aus einer größeren Anzahl Zellen zusammengesetzt waren. Ich bringe das in Verbindung mit dem Dickenwachstum der Zellen. Wenn eine zweikernige Zelle oder eine Zelle mit einem großen Kern entstanden ist, so zeigte sie bald eine Neigung zum Dickenwachstum. In der Mitte wird sie dicker, aber an den Enden behält sie ihre ursprüngliche Dicke. Die Querwände, die sich später bilden, sind desto größer,

je nachdem das Dickenwachstum mehr fortgeschritten ist. Die mittleren Zellen einer Reihe sind also über ihre ganze Länge dicker als die normalen und in der Mitte oft am dicksten. Die Endzellen jedoch erhalten nur in der Mitte und am einen Ende eine mehr als normale Dicke, während sie am anderen Ende, wo sie an kernlose oder normale Zellen stoßen, ihre ursprüngliche Dicke beibehalten. Daß die Endzellen am einen Ende dicker sind als am andern, übt nach meiner Meinung Einfluß aus auf die Stelle des Kernes und demzufolge auch auf die Stelle, wo später die Querwand gebildet wird, die meist näher bei dem dickeren als bei dem dünneren Ende entsteht.

Daß, als die Reihe nur noch aus zwei Zellen (Fig. 1, *a* und *b*) bestand, die an die kernlose Zelle grenzende Zelle (Fig. 1, *a*), was die Stelle der neuen Querwand betraf, eine Ausnahme von der Regel machte, schreibe ich einem besonderen hinzukommenden Faktor zu. In ihrer Mutterzelle (Mutterzelle von *a* und *b*, Fig. 1) war die Stelle, wo die neue Querwand sich bildete, gewöhnlich auch etwas nach der kernlosen Zelle verrückt. Es versteht sich,

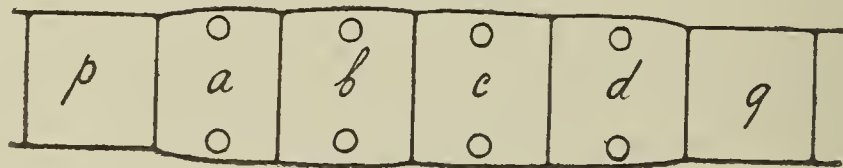


Fig. 4.

daß in der Mutterzelle ein Faktor war, der diese Eigentümlichkeit hervorrief. Nach meiner Meinung war dieser Faktor auch noch in der Tochterzelle (Fig. 1, *a*) vorhanden und machte dieselbe demzufolge eine Ausnahme von der Regel. Bei späteren Teilungen jedoch hatte der Faktor seine Bedeutung eingebüßt. In der anderen Tochterzelle der zweizelligen Reihe (Fig. 1, *b*) wirkten meiner Meinung nach zwei Faktoren nicht im entgegengesetzten, sondern im ähnlichen Sinn. Es waren die ungleiche Dicke der Zelle und ein anderer Faktor, die, wie in der Mutterzelle (von *a* und *b*, Fig. 1), den Kern und die Querwandbildung etwas nach der kernlosen Zelle verrückten. Beide Faktoren verursachten deshalb eine Verrückung des Kernes und der Querwandbildung in der Richtung der kernlosen Zelle. Bei späteren Teilungen drängte sich diese Erscheinung noch mehr in den Vordergrund. Daß bei den größeren Zellenreihen, nämlich bei den Reihen, die aus vier- und mehr Zellen zusammengesetzt waren, die beiden Endzellen sich bei der Querwandbildung auf ähnliche Weise verhielten, kann man dadurch erklären, daß bei den späteren Teilungen der eine Faktor, nämlich die ungleiche Dicke der Endzellen, an Bedeutung zugenommen hatte, während der andere Faktor viel eingebüßt hatte.

Die Teilung der ersten zweikernigen Zelle in zwei ungleiche Tochterzellen (Fig. 1, *a* und *b*), von denen die kürzere an die kernlose Zelle grenzt und die Wiederholung dieser ungleichen Verteilung bei der kürzeren Tochterzelle (Fig. 1, *a*) erklärt schon

einigermaßen, wie es kommt, daß die Zellen, die sich am nächsten bei der kernlosen Zelle befinden, die kürzesten sind. Nachdem ich bei verschiedenen Zellen das Wachstum studiert hatte, fand ich, daß noch ein dritter Faktor im Spiel war. Es zeigte sich, daß die Zellen, welche an kernlose Zellen grenzten, oft weniger stark wuchsen als ihre Schwesterzellen.

Was das Wachstum der Zellen der zweizelligen Reihen an-betrifft, bemerke ich, daß in den meisten untersuchten Fällen die beiden Zellen (Fig. 3, *a* und *b*) an kernlose grenzten (Fig. 3, *p* und *q*). Für ein vergleichendes Studium der an kernlose und nicht an kernlose Zellen grenzenden Zellen lieferte die Unter-suchung der zweizelligen Reihen also wenig Resultate (siehe Tabelle VI).

Bei der Untersuchung der vierzelligen und größeren Reihen zeigte es sich aber unzweideutig, daß die an die kernlosen Zellen grenzenden Zellen (Fig. 4, *a* und *d*; Fig. 5, *a*; Fig. 6, *a* und *h*; Fig. 7, *a*) weniger stark wuchsen als ihre Schwesterzellen (Fig. 4, *b* und *c*; Fig. 5, *b*; Fig. 6, *b* und *g*; Fig. 7, *b*) und andere Zellen

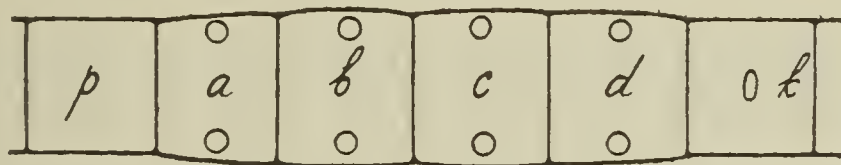


Fig. 5.

der Reihen. Dieses Resultat veranlaßte mich, nochmals zu er-wägen, ob die kernlosen Zellen den angrenzenden kernhaltigen Nahrung entziehen. Eine vergleichende Untersuchung über das Wachstum der Endzellen, die an kernlose Zellen grenzten und die nur an kernhaltige Zellen grenzten und über das Wachstum ihrer Schwesterzellen führte zum Resultat, daß keine Gründe vorlagen, um das weniger starke Wachstum der an die kernlosen Zellen grenzenden Endzellen einer Entziehung von Nahrung durch die kernlosen zuzuschreiben. Es zeigte sich, daß auch die Endzellen (Fig. 5, *d*; Fig. 7, *h*), die an kernhaltige Zellen (Fig. 5, *k*; Fig. 7, *k*) stießen, weniger stark wuchsen als ihre Schwesterzellen (Fig. 5, *c*; Fig. 7, *g*) und andere Zellen der Reihen. Die letztgenannten Endzellen befanden sich durchaus nicht in einem günstigeren Verhältnis als die an die kernlosen stoßenden Endzellen.

Zur Erläuterung des Obenerwähnten verweise ich auf die verschiedenen Tabellen. Tabelle VII bezieht sich auf Tochterzellen der Zellen der zweizelligen Reihen, nämlich auf an kernlose Zellen grenzende Endzellen (Fig. 4, *a* und *d*; Fig. 5, *a*) und ihre Schwesterzellen (Fig. 4, *b* und *c*; Fig. 5, *b*). Von den 16 in Tabelle VII er-wähnten Fällen war in 14 Fällen das Wachstum der an eine kernlose Zelle stoßenden Endzelle weniger als das Wachstum ihrer Schwesterzelle, während in zwei Fällen das Entgegengesetzte sich ereignete.

Die Angaben in Tabelle IX sind Reihen entlehnt, die aus mehr als vier Zellen zusammengesetzt waren, z. B. aus 8 (Fig. 6)

oder 16, und in welchen die Zellen sich deshalb noch ein- oder zweimal geteilt hatten. Von den 12 erwähnten Fällen war in 9 das Wachstum der an eine kernlose Zelle grenzenden Endzelle (Fig. 6, *a* und *h*; Fig. 7, *a*) weniger als das Wachstum ihrer Schwesterzelle (Fig. 6, *b* und *g*; Fig. 7, *b*), in zwei Fällen gleich demselben und in einem Falle etwas mehr. Im Allgemeinen ist das Wachstum der Endzellen auch weniger als das Wachstum anderer Zellen der Reihen.

Tabelle VIII dient speziell zur Vergleichung mit Tabelle VII. Sie bezieht sich auf ähnliche Reihen, doch auf die Endzellen (Fig. 5, *d*), die sich zwischen kernhaltigen Zellen (Fig. 5, *k* und *c*) befinden und auf ihre Schwesterzellen (Fig. 5, *c*). In vier der sechs Fälle ist das Wachstum der Endzelle weniger als das Wachstum ihrer Schwesterzelle, in einem Fall gleich demselben und in einem Fall mehr.

Tabelle X dient zur Vergleichung mit Tabelle IX. Sie bezieht sich auch auf ähnliche Reihen, doch auf zwischen kernhaltigen Zellen (Fig. 7, *k* und *g*) sich befindenden Endzellen (Fig. 7, *h*),

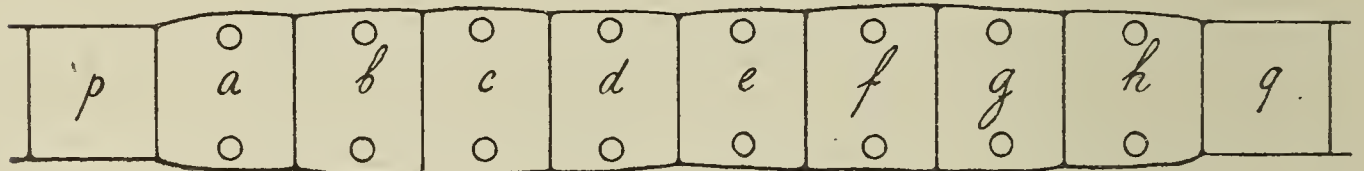


Fig. 6.

ihre Schwesterzellen (Fig. 7, *g*) und andere Zellen der Reihen. In allen fünf untersuchten Fällen zeigte es sich, daß das Wachstum der Endzellen weniger war als das Wachstum der anderen Zellen.

Faßt man die in Tabelle VII und VIII und IX und X erwähnten Angaben zusammen, so ergibt sich, daß in 84,5% der Fälle das Wachstum der an eine kernlose Zelle grenzenden Endzelle weniger war als das Wachstum ihrer Schwesterzelle und in fast 86,5% der Fälle war solches mit einer zwischen kernhaltigen Zellen sich befindenden Endzelle der Fall. Aus Obigem geht deshalb hervor, daß sowohl die Endzellen, welche an kernlose Zellen grenzten, als diejenigen, wobei solches nicht der Fall war, sich, was das Längenwachstum anbetrifft, zu ihren Schwesterzellen und anderen Zellen der Reihen auf ähnliche Weise verhielten. Es gibt also keine hinreichenden Gründe, um anzunehmen, daß das Fehlen der Kerne in den kernlosen Zellen das Wachstum der angrenzenden Zellen beeinträchtigt und daß die kernlosen auf Kosten der kernhaltigen leben und sogar etwas wachsen. Die Ursache, daß die Endzellen überhaupt weniger wuchsen als andere Zellen, muß nach meiner Meinung den Eigentümlichkeiten der Zellen selbst zugeschrieben werden.

Schließlich werde ich noch einige andere Resultate erwähnen, die ich bei der Wiederholung der Zentrifugalversuche erhielt.

Bei meinen ersten Versuchen hatte ich nur ein paar Mal eine kernhaltige chromatophorenfreie Zelle erhalten (vgl. S. 147). Jetzt beobachtete ich die Bildung mehrerer solcher Zellen und konnte auch die Bedingungen feststellen, unter welchen sie entstehen. Die in Teilung begriffenen Zellen müssen kurz sein. In diesem Fall ist es möglich, daß, wenn infolge des Zentrifugierens alle Chromatophoren und der Kern durch die Öffnung der sich bildenden Querwand getrieben worden sind, eine chromatophorenfreie, kernhaltige Zelle entsteht. Wenn die Spindel sich entwickelt, kommt es nämlich oft vor, daß der eine Tochterkern an die nahegelegene alte Querwand gedrückt wird und der andere durch die Öffnung der neuen Querwand zurückgedrängt wird. Demzufolge entsteht, wenn die Querwandbildung sich vollendet, eine chromatophorenfreie, kernhaltige Zelle.

In den kernhaltigen, chromatophorenfreien Zellen legt der Kern sich an die Wand und bewegt derselbe sich längs der Wand durch die Zelle. Bald befindet er sich an einer der Querwände, bald an der Längenwand. Es bilden sich keine Aufhängefäden.

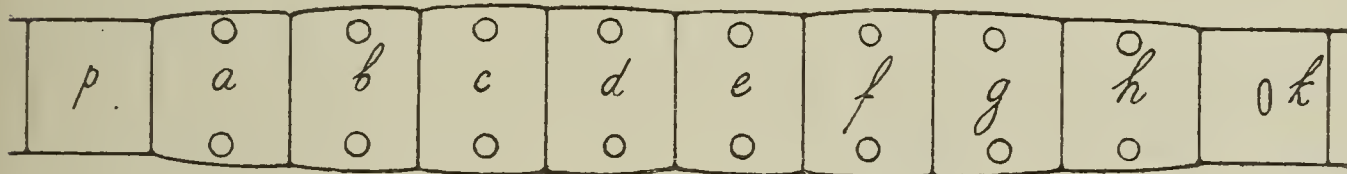


Fig. 7.

In kernhaltigen Zellen, in welchen sich auch ein Stückchen der Chromatophoren befindet, findet deren Bildung dagegen oft einigermaßen statt. Wie ich erwarten konnte, gingen die kernhaltigen Zellen ohne Chromatophoren nach einigen Wochen zu Grunde, ohne daß sie Nachkommen hervorgebracht hatten.

Wie auf S. 175 erwähnt, beobachtete ich nicht bei allen kernlosen Zellen eine anfängliche Zunahme des Turgors, nämlich nicht bei solchen, die keine Chromatophoren oder nur ein paar Stückchen derselben erhalten hatten. Jetzt habe ich bei mehreren kernlosen Zellen, auch bei solchen, die nur ein paar Stückchen von Chromatophoren enthielten, eine anfängliche Zunahme des Turgors beobachtet. Die Querwände bogen sich bisweilen stark nach außen. So erreichte z. B. bei zwei Zellen, deren Längenwand 112 und 114  $\mu$  lang war, die Zellachse eine Länge von 160 und 140  $\mu$ .

Wie bei meinen ersten Versuchen (S. 158) kam ich wieder zu dem Resultat, daß, wenn eine Zelle einen Überfluß an Kernmasse erhält, solches eine Verspätung der nächsten Teilung veranlaßt. Von 12 zweikernigen Zellen, die sich am 10., 11. und 13. Juni teilten, brachten 4 eine drei- und eine einkernige Zelle hervor, während die übrigen zweikernigen Tochterzellen hervorbrachten. Die dreikernigen Zellen teilten sich drei bis fünf Tage später als ihre einkernigen Schwesterzellen, während die zweikernigen Schwesterzellen sich gleichzeitig oder einen Tag nach einander

teilten. Während bei den dreikernigen Zellen die Teilung bedeutend verspätet war, schien es, daß sie bei den einkernigen sich etwas verfrüht hatte. Die dreikernigen Zellen teilten sich im Durchschnitt 7 bis 8 Tage nach ihrer Bildung, die zweikernigen 4 bis 5 Tage und die einkernigen 4 Tage.

Zuletzt richte ich die Aufmerksamkeit auf die große Sterblichkeit der zweikernigen Zellen einige Wochen nach dem Zentrifugieren. Während die Spirogyrafäden, infolge der schnellen Vermehrung und des starken Wachstums der einkernigen Zellen, sich kräftig entwickelten, sah ich in denselben ganze Reihen zweikernige Zellen zu Grunde gehen. Wie ich schon erwähnt habe, deutet eine derartige Erfahrung auf eine geringere Lebensfähigkeit der zweikernigen Zellen (vgl. S. 164).

Tabelle V.

In dieser Tabelle ist für 36 Reihen, die aus zwei Zellen bestehen, jede mit zwei Kernen oder mit einem großen Kern in  $\mu$  angegeben, wie lang die beiden Zellen bei ihrer Entstehung waren. In der ersten Spalte ist die Länge der an die zugehörige kernlose Zelle (Fig. 1, *p*) grenzenden Zelle (Fig. 1, *a*) angegeben, in der zweiten Spalte die Länge ihrer Schwesterzelle (Fig. 1, *b*). In der dritten Spalte ist angegeben, wieviel Prozent die erstgenannte Zelle größer (+) oder kleiner (—) war als ihre Schwesterzelle.

100	124	— 19	102	112	— 9	108	112	— 4	106	106	0
100	118	— 15	103	113	— 9	108	113	— 4	115	114	+ 1
100	117	— 15	96	103	— 7	91	94	— 3	107	105	+ 2
140	162	— 14	107	115	— 7	104	107	— 3	114	111	+ 3
96	109	— 12	84	89	— 6	104	107	— 3	116	113	+ 3
101	113	— 11	117	124	— 6	112	114	— 2	84	80	+ 5
98	109	— 10	131	140	— 6	97	98	— 1	108	103	+ 5
109	121	— 10	100	104	— 4	108	109	— 1	102	94	+ 8
112	125	— 10	102	106	— 4	115	116	— 1	157	135	+ 16

Tabelle VI.

Längenwachstum der Zellen der zweizelligen Reihen. In der ersten Spalte ist die Länge der an die zugehörige kernlose Zelle (Fig. 2 und 3, *p*) grenzenden Zelle (Fig. 2 und 3, *a*) bei der ersten Messung angegeben; in der zweiten die Länge ihrer Schwesterzelle (Fig. 2 und 3, *b*) bei der ersten Messung, die gleichzeitig mit der erstgenannten Messung stattfand. In den drei ersterwähnten Fällen stößt letztere Zelle an eine kernhaltige Zelle (Fig. 2, *k*); in den übrigen Fällen stößt sie an eine einer anderen Reihe zugehörige kernlose Zelle (Fig. 3, *q*). In der dritten und vierten Spalte ist die Länge der Zellen (*a* und *b*) bei der zweiten Messung angegeben. In der fünften Spalte ist der Zeitverlauf zwischen der ersten und zweiten Messung in Tagen angegeben. In der sechsten und siebenten Spalte das Wachstum in Prozenten. Die letzte Spalte erwähnt, wieviel Prozent das Wachstum der an die zu-



gehörige kernlose Zelle (*p*) grenzenden Zelle (*a*) stärker (+) oder weniger stark (—) war als das ihrer Schwesterzelle (*b*).

Erste Messung		Zweite Messung		Tage	Wachstum in Prozenten		Differenz in Proz.
103	125	128	163		3	24	
126	112	187	164	3	48	46	+ 4
116	128	168	169	3	45	32	+ 41
102	94	136	142	3	33	51	— 35
136	167	151	190	4	11	14	— 21
122	118	151	150	1	24	27	— 11
107	109	162	160	4	51	47	+ 9
102	112	179	186	4	75	66	+ 14
100	118	189	199	4	89	69	+ 29
160	154	220	194	4	37.5	26	+ 44
110	130	155	166	3	41	28	+ 46

Tabelle VII.

Längenwachstum der Tochterzellen, die aus den Zellen der zweizelligen Reihen entstanden waren. In der ersten Spalte ist jedesmal die Länge einer Endzelle (Fig. 4, *a* oder *d*) erwähnt bei der ersten Messung; dieselbe grenzte an eine kernlose Zelle, die derselben Reihe (Fig. 4, *p*) oder einer anderen Reihe zugehörten (Fig. 4, *q*). In der zweiten Spalte ist jedesmal angegeben, wie lang ihre Schwesterzelle (Fig. 4, *b* oder *c*) bei der ersten Messung war, die gleichzeitig mit der der Endzelle stattfand. In der dritten und vierten Spalte ist die Länge beider Zellen bei der zweiten Messung angegeben. In der fünften Spalte ist der Zeitverlauf zwischen beiden Messungen angegeben; in der sechsten und siebenten Spalte das Wachstum in Prozenten. In der letzten Spalte ist in Prozenten angegeben, wieviel stärker (+) oder weniger stark (—) das Wachstum der Endzelle als das ihrer Schwesterzelle war.

Erste Messung		Zweite Messung		Tage	Wachstum in Prozenten		Differenz in Proz.
111	103	141	151		2	27	
78	75	98	104	2	26	39	— 33
78	70	98	97	2	26	39	— 33
113	108	181	204	4	60	89	— 33
66	73	88	107	3	33	47	— 30
129	120	161	160	2	25	33	— 24
104	106	142	158	3	37	49	— 24
117	108	173	174	2	48	61	— 21
100	89	155	150	3	55	69	— 20
107	104	151	156	2	41	50	— 18
96	86	164	158	4	71	84	— 15
94	94	152	154	4	62	64	— 3
104	100	149	144	2	43	44	— 2
82	90	131	145	3	60	61	— 2
102	106	192	190	3	88	79	+ 11
106	110	183	174	3	73	58	+ 26

Tabelle VIII.

Längenwachstum der Tochterzellen, die aus den Zellen der zweizelligen Reihen entstanden waren. In der ersten Spalte ist jedesmal die Länge einer Endzelle (Fig. 5, *d*) erwähnt bei der ersten Messung; dieselbe befand sich zwischen zwei kernhaltigen Zellen (*c* und *k*). In der zweiten Spalte ist jedesmal angegeben, wie lang ihre Schwesterzelle (*c*) bei der ersten Messung war, die gleichzeitig mit der der Endzelle (*d*) stattfand. In der dritten und vierten Spalte ist die Länge beider Zellen bei der zweiten Messung angegeben; in der fünften Spalte der Zeitverlauf zwischen beiden Messungen; in der sechsten und siebenten Spalte das Wachstum in Prozenten. In der letzten Spalte ist in Prozenten angegeben, wieviel stärker (+) oder weniger stark (—) das Wachstum der Endzelle (*d*) als das ihrer Schwesterzelle (*c*) war.

Erste Messung		Zweite Messung		Tage	Wachstum in Prozenten		Differenz in Proz.
104	97	151	168	3	45	73	— 38
102	86	158	159	4	55	85	— 35
86	84	124	127	3	44	51	— 14
90	85	124	121	2	38	42	— 10
100	97	122	118	1	22	22	0
104	104	184	178	3	77	71	+ 8

Tabelle IX.

Längenwachstum der Enkeltochterzellen (Fig. 6, *a* bis einschließlich *h*) und folgender Nachkommen, die aus den Zellen der zweizelligen Reihen hervorgegangen waren. Die untersuchten Reihen bestanden höchstens aus 16 Zellen. In der ersten Spalte ist jedesmal die Länge einer Endzelle (Fig. 6, *a* oder *h*) erwähnt bei der ersten Messung; dieselbe grenzte an eine kernlose Zelle, die derselben Reihe (*p*) oder einer anderen Reihe zugehörte (*q*). In der zweiten Spalte ist erstens jedesmal angegeben, wie lang ihre Schwesterzelle (*b* oder *g*) bei der ersten Messung war, und weiter die Länge von ein paar folgenden Zellen der Reihe (z. B. *c* und *d* oder *f* und *e*). Die Zellen wurden jedesmal gleichzeitig gemessen. In der dritten und vierten Spalte ist die Länge derselben Zellen bei der zweiten Messung angegeben; in der fünften Spalte der Zeitverlauf zwischen beiden Messungen; in der sechsten und siebenten Spalte das Wachstum in Prozenten. In der letzten Spalte ist in Prozenten angegeben, wieviel stärker (+) oder weniger stark (—) das Wachstum der Endzelle als das ihrer Schwesterzelle war.

Erste Messung		Zweite Messung		Tage	Wachstum in Prozenten		Differenz in Proz.
72	67	82	82	1	14	22	— 36
	77		91			18	
	80		100			25	
100	87	142	138	2	42	59	— 28
	91		144			58	
	97		151			56	
93	82	129	124	1	39	51	— 23
	92		125			36	
	94		142			51	
102	90	158	152	2	55	69	— 20
	92		143			55	
	98		151			54	
138	146	160	172	1	16	18	— 11
	110		134			22	
	114		140			23	
97	84	114	101	2	18	20	— 10
	87		107			23	
	86		100			16	
67	62	80	75	1	19	21	— 10
	68		83			22	
	73		92			26	
106	97	130	121	1	23	25	— 8
	105		133			27	
	105		130			24	
84	80	125	122	2	49	52.5	— 7
	92		143			55	
	94		140			49	
109	103	128	121	1	17	17	0
	124		147			19	
	125		150			20	
93	89	112	107	1	20	20	0
	93		118			27	
	98		125			28	
106	97	137	124	1	29	28	+ 4
	122		132			8	
	124		149			20	

Tabelle X.

Längenwachstum der Enkeltochterzellen und folgenden Nachkommen der Zellen der zweizelligen Reihen. Die untersuchten Reihen bestanden höchstens aus 16 Zellen. In der ersten Spalte ist jedesmal die Länge einer Endzelle (Fig. 7, *h*) erwähnt bei der ersten Messung; dieselbe befand sich zwischen zwei kernhaltigen Zellen (*g* und *k*). In der zweiten Spalte ist erstens jedesmal angegeben, wie lang ihre Schwesterzelle (*g*) bei der ersten Messung war, und weiter die Länge von ein paar folgenden Zellen der Reihe (z. B. *f* und *e*). Die Zellen wurden jedesmal gleichzeitig gemessen. In der dritten und vierten Spalte ist die Länge derselben Zellen bei der zweiten Messung angegeben; in der fünften Spalte der Zeitverlauf zwischen beiden Messungen; in der sechsten und siebenten Spalte das Wachstum in Prozenten. In der letzten Spalte ist in Prozenten angegeben, wieviel stärker (+) oder

weniger stark (—) das Wachstum der Endzelle als das ihrer Schwesterzelle war.

Erste Messung		Zweite Messung		Tage	Wachstum in Prozenten		Differenz in Proz.
74	59	83	74		1	12	
98	80	118	109	2	20	36	— 44
	94		128			36	
88	105	121	139	2	37.5	32	— 25
	70		105			50	
	77		112			45	
82	82	111	120	1	35	46	— 24
	61		89			46	
	63		96			52	
	63		97			54	
	69		102			48	
	69		107			55	
	71		110			55	
94	80	114	115	1	21	44	— 12.5
	84		104			24	
	89		111			25	
	95		120			26	

### Figurenerklärung.

Die Vergrößerung der Figuren ist wie folgt: Fig. 1 bis einschließlich Fig. 9, Fig. 12 und Fig. 36 bis einschließlich Fig. 52 500 mal; Fig. 10, Fig. 11 und Fig. 13 bis einschließlich Fig. 35 250 mal; Fig. 53 und Fig. 54 1000 mal.

In den Figuren bedeutet: *q* Querwand, *p* Plasmamasse an der Querwand, *c* Chromatophoren, *s* Kernspindel, *k* Kern, *b* Plasmaschichtchen, *r* Ring auf der Querwand, *t* mittlerer Teil der Querwand, *h* Hervorragungen der Plasmamasse, *d* Verdickung der Plasmawand, *a* Kern mit abnormalen Körperchen, *z* Auswüchse an der Querwand, *f* Fettkügelchen, *v* kleine Vakuole, *g* Grube in der Plasmamasse, *n* verdickte Vakuolenwand, *w* Plasmawand, *u* große Vakuole. Ausgenommen Fig. 12 sind alle Figuren nach dem Leben gezeichnet.

#### Tafel IV.

Fig. 1. Fortsetzung der Kern- und Zellteilung nach dem Zentrifugieren.

Fig. 2. Das Protoplasma nach dem Zentrifugieren an der Querwand zu einer ellipsoidischen Masse zusammengeströmt.

Fig. 3. Das Protoplasma nach dem Zentrifugieren an der Querwand zu einer mehr oder weniger kugelförmigen Masse zusammengeströmt.

Fig. 4. Die vollendete Querwand, das Protoplasma dahingeflossen.

Fig. 5. Querwand mit weitem Ring ein wenig von der Seite gesehen.

Fig. 6. Querwand mit kleinem Ring ein wenig von der Seite gesehen.

Fig. 7. Einer der Tochterkerne gelangt während der Karyokinese in die chromatophorenfreie Zellhälfte.

Fig. 8. Dasselbe wie in Fig. 7, späterer Zustand.

Fig. 9. Querwandbildung, Plasmamasse an der Querwand mit Hervorragungen.

Fig. 10. Querwandbildung und Karyokinese nicht in der Mitte der Zelle.

Fig. 11. Karyokinese nicht in der Mitte der Zelle und Bildung von zwei Querwänden, eine in der Mitte der Zelle und eine zwischen den beiden Tochterkernen.

Fig. 12. Modifizierter Kern aus einer sehr langen Zelle, gezeichnet nach im Flemming'schen Gemisch fixiertem Material.

Fig. 13. Zelle mit in die Länge ausgezogenem Kern in der Öffnung der unvollkommenen Querwand.

Fig. 14. Große, dicke Zelle mit unvollkommenen Querwänden und zwölf Kernen.

Fig. 15. Lange Zelle mit unvollkommenen Querwänden und zwölf Kernen.

Fig. 16. Querwand mit Auswüchsen in den zwei Schwesterzellen.

Fig. 17. Drei Zellen, jede mit drei Kernen, von denen zwei mit normalen Nukleolen und eine mit abnormalen Körperchen.

Fig. 18. Zellenreihe aus einer Zelle entstanden.

#### Tafel V.

Fig. 19. Zwei Schwesterzellen mit abnormalen Kernen entstanden nach einer Karyokinese mit mangelhafter Spindelbildung.

Fig. 20. Bildung von zwei Querwänden weit von einander in einer Zelle mit unvollkommener Querwand.

Fig. 21. Bildung von zwei Querwänden nahe bei einander.

Fig. 22. Zelle mit zwei Kernen und unvollkommener Querwand.

Fig. 23. Zellenreihe, entstanden aus einer Zelle wie Fig. 13 vorstellt.

Fig. 24. Bildung von zwei Querwänden in einer Zelle mit unvollkommener Querwand.

Fig. 25. Einseitige Querwandbildung in einer Zelle mit sich außerhalb der Achse befindendem Kern.

Fig. 26. Zellenreihe aus einer Zelle entstanden. Bildung von zwei Querwänden in einer chromatophorenarmen Zelle.

Fig. 27. Nach Kern- und Zellteilung in einer Zelle mit zwei unvollkommenen Querwänden.

Fig. 28. Nach Kern- und Zellteilung in einer Zelle mit zwei unvollkommenen Querwänden.

Fig. 29. Nach Karyokinese und Bildung von zwei Querwänden nahe bei einander in einer Zelle mit zwei großen Kernen.

Fig. 30. Nach Karyokinese und Bildung von zwei Querwänden in einer vierkernigen Zelle.

Fig. 31. Querwandbildung in dem ausgedehnten Teil der Zelle, in welchem sich vor dem Zentrifugieren der Kern und die Chromatophoren befanden.

Fig. 32. Zweikernige Zelle mit Ausdehnungen zwischen zwei kernlosen.

#### Tafel VI.

Fig. 33. Nach Karyokinese und Bildung von zwei Querwänden in einer zweikernigen Zelle mit Ausdehnungen.

Fig. 34 und 35. Kernlose Zelle mit zwei wachsenden Chromatophoren. Fig. 34 oberes Chromatophor, Fig. 35 unteres Chromatophor.

Fig. 36 bis einschließlich Fig. 46. Bildung von Vakuolen in der gegen die eine Querwand liegenden Plasmamasse in einer kernlosen Zelle.

Fig. 47, Fig. 48 und Fig. 49. Bildung von Vakuolen in der Plasmamasse am innern Rande einer sich bildenden Querwand.

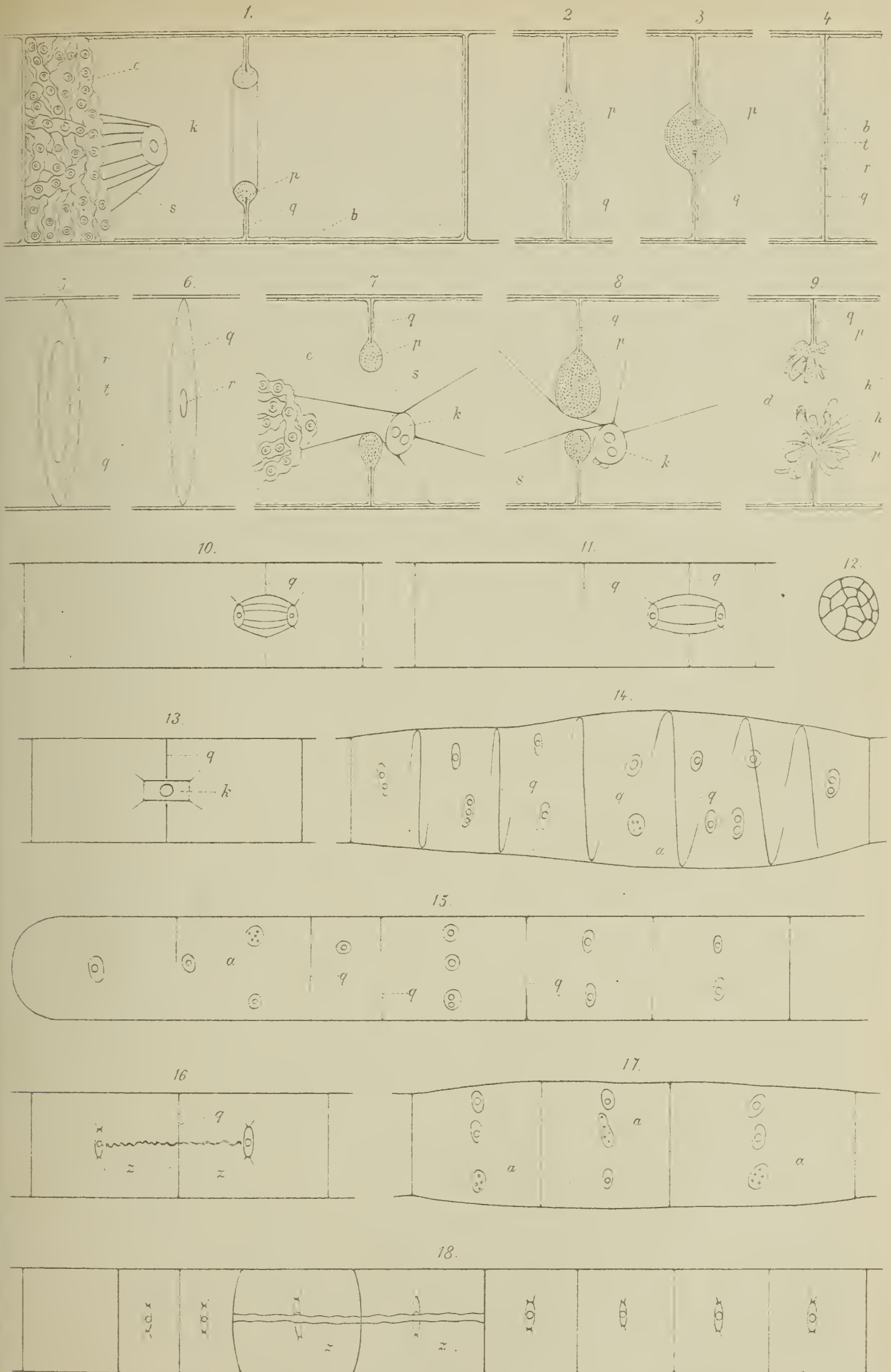
Fig. 50. Zelle mit Plasmawand durch die große Vakuole.

Fig. 51. Kernlose Zelle mit Plasma, aus dem viele kleine Vakuolen hervorgegangen sind.

Fig. 52. Kernlose Zelle mit Plasma wie in Fig. 51, nach Hinzufügung einer zehnprozentigen Salpeterlösung.

Figur 53 und Fig. 54. Struktur des Plasmas in alten kernlosen Zellen bei verschiedener Einstellung.

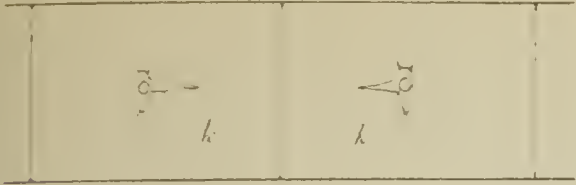




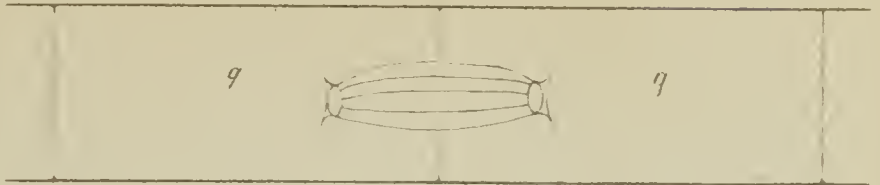




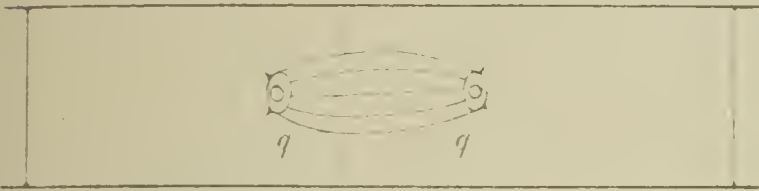
19



20



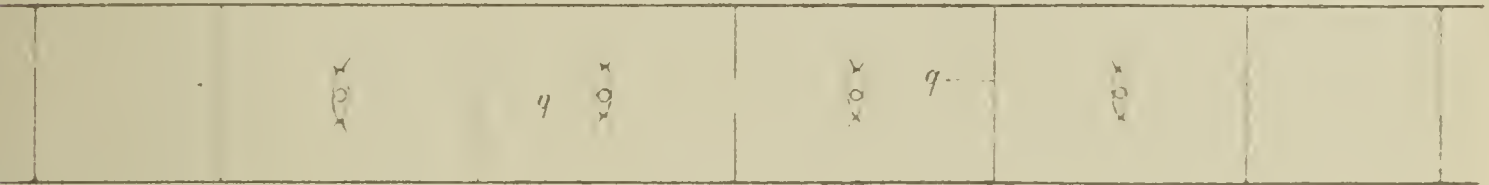
21



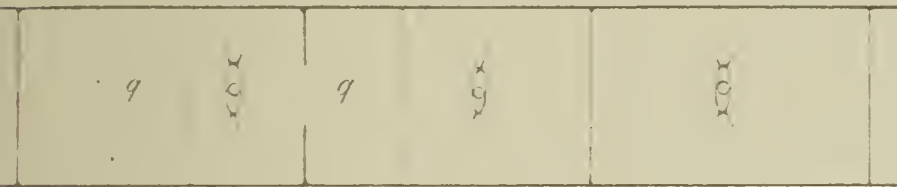
22



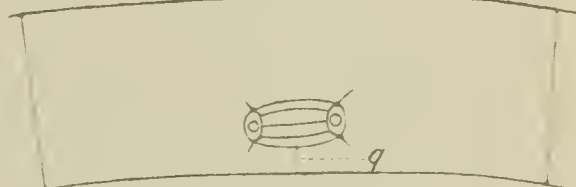
23



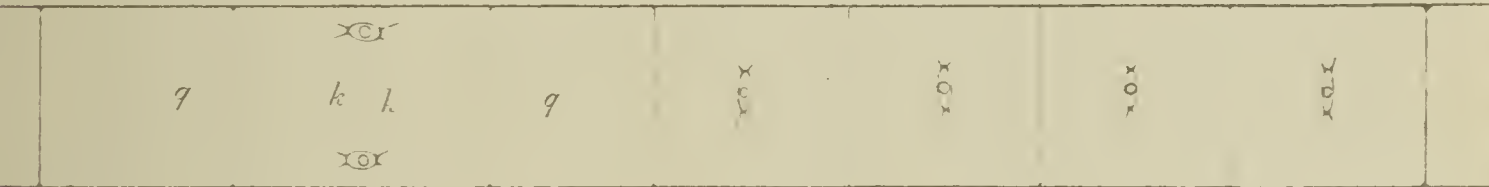
24



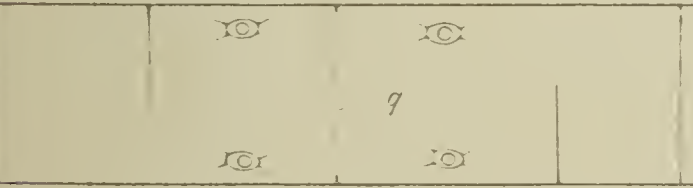
25



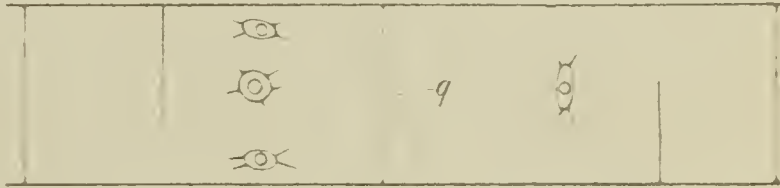
26



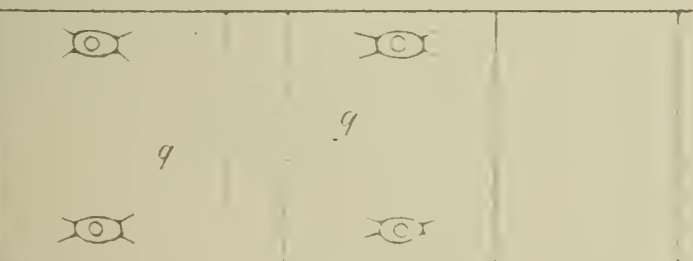
27



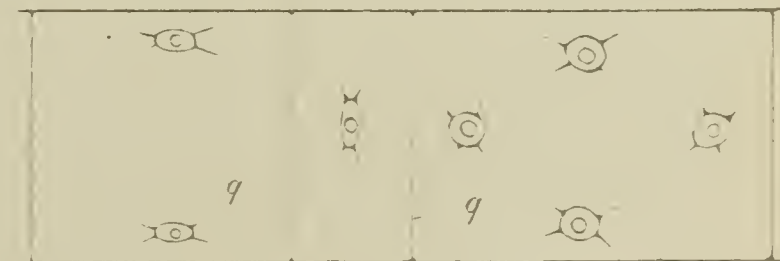
28



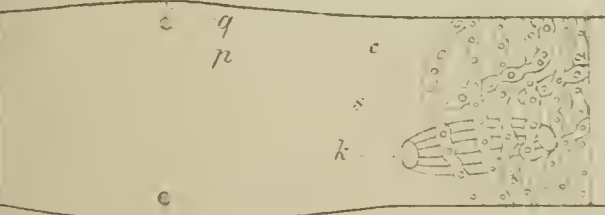
29



30



31

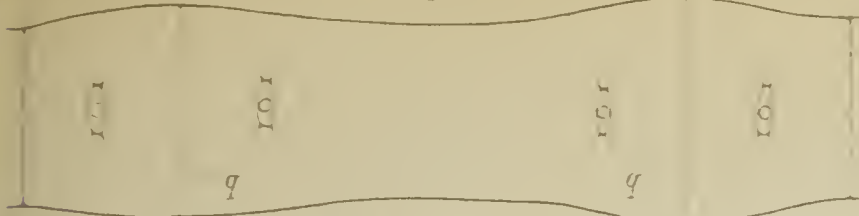


32

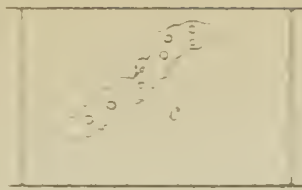




33



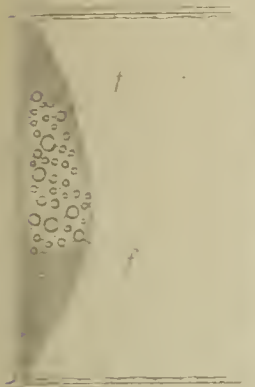
34



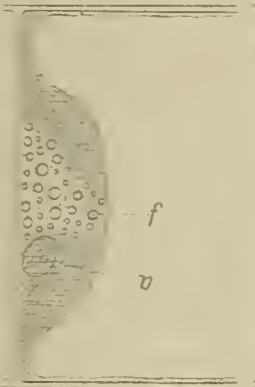
35



36



37



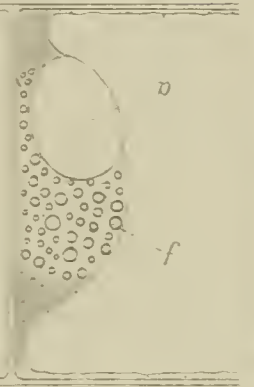
38



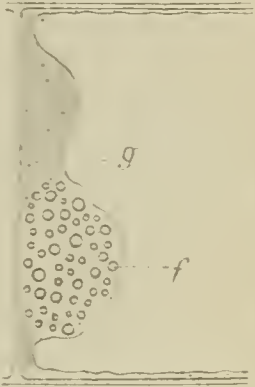
39



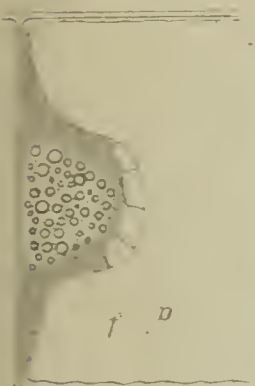
40



41



42



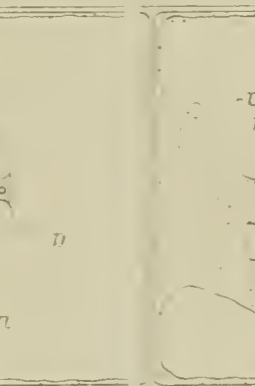
43



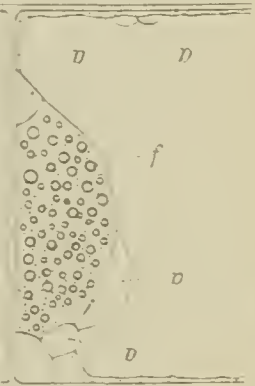
44



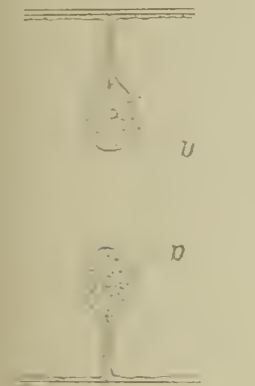
45



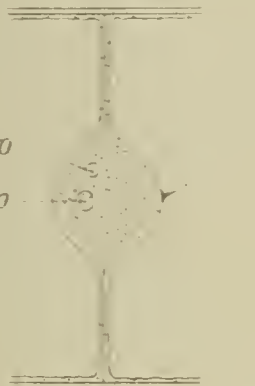
46



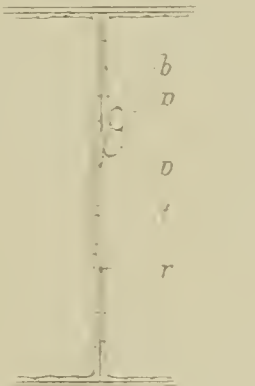
47



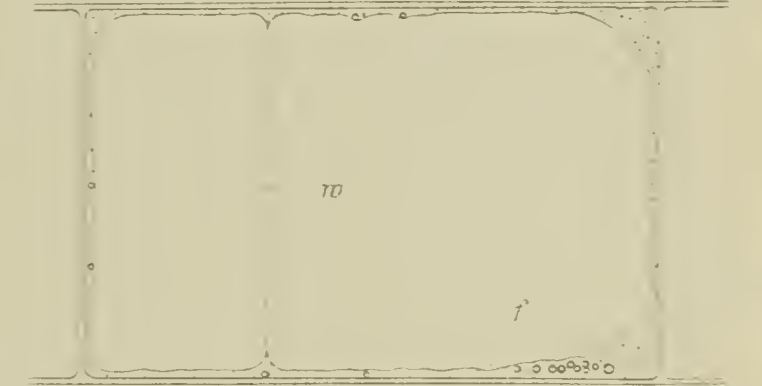
48



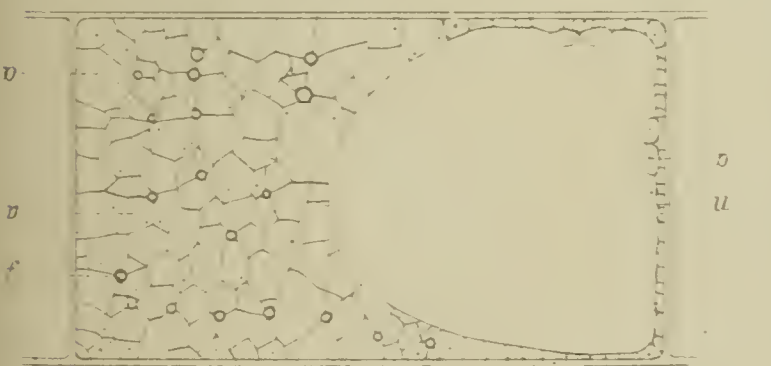
49



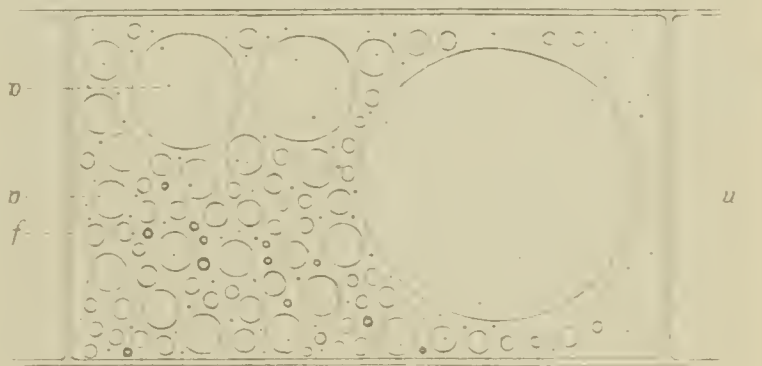
50



51



52



53



54



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [BH\\_24\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Wisselingh C. van

Artikel/Article: [Zur Physiologie der Spirogyrazelle. 133-210](#)