Beobachtungen an isolierten Palisaden- und Schwammparenchymzellen.

Von

W. Bobilioff-Preisser, Zürich.

Mit Tafel VI und VII.

Einleitung.

Das Leben eines Gesamtorganismus wird bekanntlich als Summe des Lebens der ihn zusammensetzenden Zellen betrachtet. Die Folge davon ist, daß jeder Zelle des Organismus eine gewisse Selbständigkeit zugeschrieben werden kann. Und, je nachdem, wie weit die einzelne Zelle den Funktionen des Organismus angepaßt ist, kann diese Selbständigkeit stärker oder schwächer zum Ausdruck kommen. Die Einstellung der einzelnen Zelle auf die Funktionen des Gesamtorganismus wird in erster Linie durch eine Vereinigung des Protoplasmas mittels Plasmaverbindungen bewirkt. Um die Grenzen der Selbständigkeit der einzelnen Zelle genauer definieren zu können, ist es notwendig, das Verhalten von Zellen zu studieren, die unabhängig vom ganzen Organismus kultiviert werden. Einer solchen Isolation der einzelnen Zellen steht prinzipiell nichts im Wege. Der praktischen Ausführung stellen sich jedoch mannigfache Hindernisse entgegen. An tierischen Geweben sind solche Versuche bereits mit positiven Resultaten ausgeführt worden, und durch Anwendung verfeinerter experimenteller Methoden ist es gelungen, die Teilung und das Wachstum von Zellen nachzuweisen, die aus tierischen Geweben isoliert worden waren. Um so erstaunlicher ist es, daß bei pflanzlichen Zellen, deren Isolation aus den Geweben ohne Schwierigkeiten gelingt, die Resultate bis jetzt sehr bescheiden waren, wie aus der Arbeit von Haberlandt hervorgeht.(1)[1]) Er hat Versuche an isolier-

[1]) In einem Referat über die Arbeit von Haberlandt teilt Winkler kurz mit (Bot. Ztg. 60. 1902. p. 262), daß es ihm gelungen ist, an isolierten Wurzelparenchymzellen von *Vicia Faba* einige Teilungen zu beobachten. Er sagt dabei, daß die ausführliche Beschreibung der Versuche, einschließlich der von ihm für das Isolieren der Zellen angewandten Methode, später erscheinen wird. Das ist aber bis jetzt noch nicht geschehen.

ten Zellen aus dem Palisaden- und Schwammparenchym der Blätter von Angiospermen angestellt und auch chlorophyllfreie Haare mehrerer Pflanzen in den Kreis seiner Studien gezogen. Haberlandt konstatiert, daß solche Zellen in geeigneten Nährlösungen verhältnismäßig lange Zeit, etwa 1 Monat, lebend erhalten bleiben, zur Stärkebildung befähigt sind, gleichmäßig nach allen Richtungen etwas wachsen können, und daß die Zellen im Stande sind, ihre Membran zu verdicken. Dagegen gelang es ihm nicht, an den isolierten Zellen Teilungen hervorzurufen, und E. Küster (2) äußert sich in seiner Kieler Antrittsvorlesung über die von Haberlandt ausgeführten Versuche in folgender Weise: „Wenn Haberlandt nur bescheidenes Wachstum und niemals Teilung an isolierten Zellen beobachten konnte, so geht daraus nur hervor, daß die in seinem Experiment den Zellen gebotenen Bedingungen nicht den im Gewebe verwirklichten entsprechen. Es steht zu hoffen, daß künftige Untersuchungen noch glücklichere Ergebnisse zeitigen werden.“ Ähnlich lauten andere, zahlreiche, von verschiedenen Seiten ausgesprochene Äußerungen über die von Haberlandt angestellten Untersuchungen. Bei solchen Versuchen muß man das Folgende anstreben: 1. Den isolierten Zellen Bedingungen zu geben, die denen in dem ursprünglichen pflanzlichen Verbande möglichst entsprechen. 2. Verletzungen bei der Isolation nach Möglichkeit zu vermeiden zu suchen. Das sind beides ideale Forderungen, und in der Tat ist es nur möglich, sie zum geringsten Teil zu verwirklichen. Das erste suchte ich durch die von mir angewandte Methode zu erreichen, das zweite läßt sich dadurch erreichen, daß man solche Objekte zu den Versuchen auswählt, in denen die Zellen in möglichst lockerem Verbande sich befinden und infolgedessen keine allzugewaltigen Eingriffe beim Isolieren nötig machen. Man darf aber nicht vergessen, daß die Resultate in erster Linie durch die latenten Eigenschaften der Zellen bedingt sind. Wenn man infolgedessen Zellteilung beobachten will, so wird das am ehesten an solchen Zellen zu erreichen sein, die auch unter normalen Bedingungen in ihrer ursprünglichen Lage in den Geweben, denen sie angehören, zur Teilung befähigt sind. Solche Zellen findet man in den embryonalen Geweben. Ihre Isolation ist mit Schwierigkeiten verbunden, da sie in dem Verbande dieser embryonalen Gewebe dicht aneinander gelagert sind. Außerdem sind auch die Zellen aus besonders gut regenerationsfähigen Pflanzenorganen geeignete Objekte, aber in diesem letzteren Falle kommen nur wenige Pflanzen in Betracht.[1]) Arbeitet man mit Zellen aus ausgewachsenen Organen, und gibt man ihnen die im Verbande herrschenden Bedingungen, so ist Zellteilung von vorne herein nicht zu erwarten, es herrschen aber in den isolierten Zellen immer abnormale Bedingungen, schon aus dem einfachen Grunde, weil die korrelative Wirkung der benachbarten Zellen kaum zu ersetzen ist; das letztere ist auch nicht notwendig, wenn man die Zelle als solche, als

[1]) Versuche mit solchen Pflanzen habe ich bereits begonnen.

Elementarorganismus, betrachten will; man muß deshalb nach einer Methode streben, bei welcher die der Zelle gegebenen Bedingungen von denen im pflanzlichen Gewebe nicht allzuweit entfernt sind, und bei welcher man in der Lage ist, bestimmte äußere Reize einwirken zu lassen. Es ist zu vermuten, daß bei ausgewachsenen Zellen Teilungen am ehesten durch Reize herbeigeführt werden können. Auch das Wachstum der Zellen, das Haberlandt und ich beobachtet haben, ist meines Erachtens fast ausschließlich auf Reizwirkungen zurückzuführen. Bei manchen Pflanzen gelingt es durch Einführung von bestimmten chemischen Stoffen in das Substrat, das Auftreten von Wachstum an den isolierten Zellen zu beobachten, bei anderen Pflanzen dagegen tritt Wachstum an den isolierten Zellen auf, ohne daß irgendwelche bestimmte chemische Stoffe beteiligt sind. Infolgedessen ist im ersten Falle eine Wirkung von chemischen Reizen anzunehmen, im letzteren ist die Reizwirkung infolge Verletzung, welche bei jeder Isolation unvermeidlich ist, nicht ausgeschlossen. Das alles schließt auch nicht die Möglichkeit aus, daß bei den isolierten Zellen die hemmenden Faktoren, welche in den Geweben wirksam sind und ein weiteres Wachstum der im Verbande befindlichen Zellen verhindern, ausgeschaltet werden. Daß bei isolierten Zellen infolge der Ausschaltung von Hemmungen Wachstum auftritt, ist von Haberlandt angenommen worden. Im Allgemeinen haben solche Erwägungen nur hypothetischen Wert, und deshalb ist man vorläufig darauf angewiesen, einfach die Tatsachen zu konstatieren, welche sich bei der experimentellen Erforschung ergeben. Jene inneren Veränderungen der isolierten Zellen hingegen, welche in den unter normalen Bedingungen lebenden Zellen nicht vorkommen, sind einer Reizwirkung zuzuschreiben. Diese Reizwirkung braucht hier nicht immer ausschließlich chemischer Natur zu sein, sondern kann auch auf dem durch die Verletzung hervorgebrachten Reiz beruhen. Solche Veränderungen innerhalb der Zellen infolge von Verletzung sind genügend bekannt, z. B. Lageveränderung des Kernes und Plasmabewegung nach Tangl (3), Kretzschmar (4) und anderen mehr.

Die Ursachen, die die Form der Zelle im Verbande bewirken, sind nur zum Teil bekannt; in erster Linie üben die Nachbarzellen einen gewissen Einfluß aus; schon aus diesem Grunde ist bei den isolierten Zellen eine Formveränderung zu erwarten. Diese tritt auch tatsächlich ein. An der Formveränderung wirken aber auch die folgenden Ursachen in hohem Grade mit: 1. Turgorschwankungen, welche durch die abnormalen Bedingungen auftreten, 2. die Spannungsänderung der einzelnen Zelle. Diese Formveränderung ist in der ersten Zeit nach der Isolation besonders klar, und kann bei den unregelmäßigen Schwammparenchymzellen außerordentlich deutlich wahrgenommen werden.

Die Formveränderung der Zellen kann auch durch Wachstum bedingt werden; dieses stellt sich auch öfters ein und kann zweierlei Natur sein, entweder erfolgt eine gleichmäßige Zunahme

der Größe der Zelle nach allen Richtungen, oder es werden an der Zelle lokale Fortsätze gebildet. Zellteilung konnte ich nie einwandsfrei beobachten.

Über das Leben der isolierten Zellen kann man sich nur dadurch Gewißheit verschaffen, daß man die Veränderungen ihrer Bestandteile beobachtet und nach Möglichkeit analysiert. Also die Veränderungen von Plasma, Kern, Chromatophoren und Membran. Von diesen Gesichtspunkten ist auch Haberlandt bei seinen Untersuchungen isolierter Zellen ausgegangen. Auf diese Weise kann man nämlich aus der Summe der beobachteten inneren Vorgänge bis zu einem gewissen Grade zu einem Schlusse über den Zustand der ganzen Zelle gelangen. Eine solche Betrachtung erscheint auch noch aus dem Grunde angebracht, weil den einzelnen Zellbestandteilen eine gewisse Selbständigkeit zugeschrieben wird; einige Forscher haben sogar die Vermutung ausgesprochen, daß die pflanzliche Zelle als ein symbiontisches Verhältnis ihrer Bestandteile anzusprechen ist (5, 6, 7, 8, 9).

I. Methodisches.

Die von mir ausgeführten Beobachtungen beschränken sich auf Zellen von ausgewachsenen oder im Wachstum begriffenen Laubblättern mehrerer Angiospermen. Die Zellen aus ganz jungen Blättern sind, weil zu zart, zu den Versuchen nicht geeignet; sie leiden auch sehr stark bei der Isolation, und ihre Existenz im isolierten Zustande ist von beschränkter Dauer; einige Stunden nach dem Isolieren tritt bei ihnen meist Plasmolyse ein. Die Zahl der Pflanzen, aus deren Blättern die Palisaden- und Schwammparenchymzellen sich isolieren lassen, ist beträchtlich; bei weitem aber die größte Zahl der Pflanzen ist für solche Versuche ungeeignet, da die Zellen beim Übertragen auf das künstliche Substrat in mehr oder weniger kurzer Zeit zu Grunde gehen. Einige Pflanzen, mit welchen ich Versuche ausgeführt habe, seien erwähnt: Helianthusarten, Rosaarten, *Convolvulus arvensis*, C. *sepium* und *Antirrhinum majus*. Es sind aber bei meinen Untersuchungen die Hauptresultate mit 2 Pflanzen erreicht worden, nämlich mit *Thunbergia alata* und *Viola lutea* var. *grandiflora*. Ich werde bei den nächtsfolgenden Beschreibungen die beiden Pflanzen nur mit den Gattungsnamen bezeichnen. Die Zellen von *Viola* lassen sich zwar nur verhältnismäßig kurze Zeit im isolierten Zustande am Leben erhalten, nämlich bis 2 Monate, da aber bei ihnen die Kernverlagerung und auch die Plasmabewegung deutlich zu verfolgen sind, dienten diese als Hauptobjekte der Untersuchung. Die Pflanzen von *Viola* sind ausdauernd. Es sind im Verlaufe des Winters Versuche ausgeführt worden einerseits mit Zellen aus den Blättern der im Freien überwinternden Pflanzen, andererseits mit Zellen von Pflanzen, welche im Spätherbst (Anfang November) aus dem Garten ausgegraben worden waren und im Treibhaus Aufstellung gefunden hatten. Es konnten keine auffallenden Unterschiede beobachtet werden; das letztere Verfahren ist aber vorteilhafter, da man hier öfters Gelegenheit hat, den Kern wahr-

zunehmen. Bei *Viola tricolor* lassen sich die Assimilationszellen ebenfalls leicht isolieren, sind jedoch zu den Versuchen ungeeignet, da sie bald absterben. Das zeigt aufs Deutlichste, daß man der physiologischen Eigentümlichkeit der einzelnen Pflanzen Rechnung zu tragen hat, und daß trotz der Verwandtschaft für jede Art ganz bestimmte Verhältnisse maßgebend sind.

Die kleinen Palisadenzellen und die unregelmäßigen Schwammparenchymzellen von *Thunbergia* lassen sich noch bedeutend leichter als die Assimilationszellen von *Viola* isolieren. Zu den mit *Thunbergia* ausgeführten Versuchen sind die Zellen einerseits den Blättern solcher Pflanzen entnommen worden, die im Sommer im Freien wuchsen, anderseits stammten die Zellen aus Pflanzen, die im Herbst und Winter im Treibhaus gezogen worden sind. Bei der Isolation muß man stets darauf bedacht sein, jede Infektion aufs peinlichste zu vermeiden. Deshalb habe ich immer mit sorgfältig sterilisierten Geräten gearbeitet, und es sind auch ausschließlich sterilisierte Substrate zur Kultur verwendet worden. Infektion wirkt sehr störend, und es konnten manche Versuche, bei denen trotz aller Sorgfalt eine Infektion aufgetreten war, nicht zu einem befriedigenden Abschluß gebracht werden. Eine Infektion ist in manchen Fällen unvermeidlich, da dieselbe oft von den Blättern herstammt und auch von der Jahreszeit mit abhängig ist; so sind z B. die Zellen, welche aus Thunbergiapflanzen isoliert wurden, die im Sommer im Garten gewachsen waren, immer ausgiebig mit Schimmelpilzen infiziert; jene Zellen dagegen, die aus den Warmhauspflanzen isoliert waren, neigten bedeutend weniger zur Infektion.

Das Isolieren erfolgt in der Weise, daß man kleine Stücke der Blätter auf einem Objektträger in einem kleinen Tröpfchen Flüssigkeit mit Hilfe von zwei Nadeln zerzupft; dadurch fallen die Zellen aus ihrem lockeren Verbande heraus; oder man entfernt zuerst die Epidermis des Blattes und kratzt dann mit einer Nadel etwas von dem Assimilationsgewebe weg; diese Methode ist vorteilhafter, da man dadurch die Infektion leichter vermeiden kann. Die auf der Nadel befindlichen Zellen werden dann entweder direkt auf das feste Substrat aufgetragen, oder zuerst in den entsprechenden Nährlösungen verteilt. Auf dem festen Substrate, welches in dünner Schicht dem Deckgläschen auflag, habe ich die isolierten Zellen nach der Methode kultiviert, welche bei mykologischen Arbeiten stets Anwendung findet. Als Substrat diente Agar, welcher mit den entsprechenden mineralischen oder organischen Nährlösungen hergestellt war. Gelatine ist in diesen Fällen ungeeignet, da sie zwei Nachteile hat; einmal tritt bei ihr Infektion viel leichter ein, außerdem erleiden die auf sie aufgetragenen Zellen bald Schrumpfungen. Mit Hilfe einer Platinöse wurde der Agar auf dem Deckgläschen dünn ausgebreitet, und nach dem Erstarren, was in kurzer Zeit erfolgt, wurden die isolierten Zellen aufgetragen. Nachher wurde das Deckglas umgedreht, so daß die Agarschicht nach unten zu liegen kam, und auf einem Ring der feuchten Kammer aufgelegt. Das Auftragen der

isolierten Zellen erfolgt am besten mit Hilfe einer Lanzettnadel; diese wurde in die Flüssigkeit, in welcher die Zellen verteilt waren, eingetaucht und nachher flach auf dem Agar hin und her gezogen. Die Flüssigkeit wird von der Agarschicht aufgesogen und die Zellen liegen dann trocken auf dem Agar. Man ist auch in der Lage, mikroskopisch zu kontrollieren, wann die Flüssigkeit durch den Agar aufgesogen wird. Wie oben erwähnt, kann man die Zellen auch, ohne sie vorher in der Flüssigkeit zu verteilen, direkt auf die Agarschicht auftragen; das kann auch noch auf die Weise geschehen, daß man kleine Stückchen der Blätter, von denen die Epidermis möglichst entfernt wurde, auf der Agarschicht hin und her streicht. Dadurch fallen die Zellen aus dem Verbande heraus und verteilen sich auch auf der Agarschicht. Man muß dabei besonders Sorge tragen, daß die feuchte Kammer stets mit Wasserdampf gesättigt ist, denn die Eintrocknungsgefahr der isolierten Zellen ist sehr groß.

Durch diese Methode erzielt man für die isolierten Zellen folgende Bedingungen: sie liegen fest auf einer Unterlage; die Aufnahme der Nährstoffe kann nur aus dieser Unterlage erfolgen; der zur Atmung notwendige Sauerstoff und die zur Kohlensäureassimilation notwendige Kohlensäure werden aus der in der feuchten Kammer befindlichen Luft bezogen; die Zellen befinden sich in einer mit Wasserdampf gesättigten Atmosphäre. Durch diese Kulturmethode werden den Zellen Bedingungen geboten, die den im natürlichen Verbande herrschenden entschieden näher kommen, als jene, die man den Zellen bei der Kultur in Flüssigkeiten zu bieten vermag. Im letzteren Falle muß nämlich die Aufnahme der Nährstoffe, der Kohlensäure und des Sauerstoffes aus der umgebenden Flüssigkeit erfolgen. Eine Abnormität der hier herrschenden Bedingungen liegt auch noch darin, daß die Zellen einer festen Unterlage entbehren und deshalb durch gelegentliche Strömungen der Flüssigkeit, infolge unregelmäßiger Erwärmung, Erschütterung des Gefäßes etc, zu vielfacher Lageveränderung gezwungen sind. Durch die Kultur auf festem Substrat ist man in der Lage, den Verlauf der Veränderungen, welche an den Zellen sich abspielen, an einer und derselben Zelle einwandsfrei zu verfolgen und durch Abzeichnen in bestimmten Zeiträumen einen genaueren Einblick in die zeitliche Aufeinanderfolge der Veränderungen zu erhalten. Außerdem kann man den Zeitpunkt des Absterbens der Zelle relativ genau feststellen. Das alles ist natürlich bei der Kultur der Zellen in größeren Flüssigkeitsmengen ausgeschlossen. Die Kultur der Zellen im hängenden Tröpfchen empfiehlt sich nicht, denn, abgesehen davon, daß die Zellen sich in Flüssigkeit befinden, ist es auch bei aller Sorgfalt in der Herstellung und späteren Behandlung der Kulturen kaum möglich, dieselben mehr als wenige Wochen zu erhalten, da sie austrocknen. Trotzdem habe ich zum Vergleich auch Parallelkulturen von Zellen sowohl in größeren Flüssigkeitsmengen, als auch im hängenden Tröpfchen hergestellt. Die letztere Methode kam dann zur Anwendung, wenn säurehaltige Substrate verwendet

wurden, da der Agar durch diese leicht verflüssigt wird. Die Kulturen in größeren Flüssigkeitsmengen sind in Röhrchen von ca. 10 cm Inhalt angesetzt worden; diese wurden mit je ca. 3 cm Flüssigkeit gefüllt, sterilisiert und die betreffenden Zellen eingeimpft. Aber nach meiner Erfahrung ist diese Methode auch noch aus dem Grunde nicht zu empfehlen, weil die Zellen nach kurzer Zeit dicht mit Bakterien bedeckt werden. Die in Flüssigkeit kultivierten Zellen bleiben auch ziemlich lange am Leben; durchschnittlich war ihre Lebensdauer aber nur ungefähr halb so groß, als die jener Zellen, die auf festem Substrat kultiviert wurden. Agar gelangte mit verschiedenen mineralischen Nährlösungen zur Anwendung, und zwar mit solchen, wie sie auch zu Algenkulturen benützt werden, nämlich nach Knop, Beyerinck, und Artari (10). Bei manchen Algen legt man auf eine schwachalkalische Reaktion der Lösung, wie sie durch Anwesenheit von Dikaliumphosphat bedingt wird, besonderen Wert (11). Obwohl die Zellen mancher Pflanzen durch alkalische Reaktion, welche durch Zusatz von KOH erreicht wurde, günstig beeinflußt werden, konnte man zwischen den Kulturen mit Mono- und Dikaliumphosphat keinen Unterschied beobachten. Wo im Folgenden keine besonderen Bemerkungen gemacht sind, wurde mit Beyerinck'scher Lösung, in welcher Mono- durch Dikaliumphosphat ersetzt war, gearbeitet. Diese Lösung hat folgende Zusammensetzung:

0,05 %	Ammoniumnitrat
0,02 %	Dikaliumphosphat
0,02 %	Magnesiumsulfat
0,01 %	Calziumchlorid
	Spuren Eisensulfat
Summe 0,1 %	

Knop'sche Lösung wurde auch, und zwar in einer Konzentration von 0,1 %, angewandt, die Artari'sche 0,375 %. Man kann auch höhere Konzentrationen anwenden, nämlich bis zu 1 %; höher zu gehen, ist nicht ratsam, da die Lebensdauer bedeutend reduziert wird. Diese Lösungen wurden mit 1,5 % ausgewaschenem Agar versetzt.

Den mineralischen Lösungen sind zugesetzt worden: 1. N-haltige Substanzen: Asparagin, Pepton. 2. Zuckerarten: Dextrose, Lävulose, Saccharose. 3. Säuren: Apfelsäure, Bernsteinsäure, Zitronensäure, Essigsäure, Milchsäure, Oxalsäure, Salzsäure. 4. Kalilauge.

Bei Anwesenheit der N-haltigen organischen Substanzen war keine Besonderheit im Entwicklungsverlauf zu konstatieren. Die Zuckerarten begünstigen in geringem Maße das Gedeihen der Kulturen; auf Dunkelkulturen haben sie besonders günstig eingewirkt. Die Säuren üben einen entschieden ungünstigen Einfluß aus: die Zellen bleiben nur wenige Tage am Leben, wobei bald Schrumpfungen auftreten; die Chloroplasten verändern bald ihre

Farbe, behalten aber ihre scharfen Umrisse. Merkwürdigerweise schadet Salzsäure den Zellen am wenigsten; bei ihrer Anwendung bleiben sie nämlich etwas länger am Leben als bei anderen Säuren. Durch Einwirkung von KOH gelingt es, einen ausgesprochen günstigen Einfluß zu erzielen. Im Allgemeinen wird dadurch die Lebensdauer etwas verlängert, bei *Thunbergia* speziell tritt starkes Wachstum der Zellen auf, wie es unter anderen Bedingungen nie beobachtet werden konnte. Die Säuren sind in einer Konzentration von 1/800, 1/400 und 1/200, die Lauge in 1/500, und 1/250 Mol. zur Anwendung gebracht worden. In diesen Konzentrationen sind auch die mineralischen Salze in der obenerwähnten Zusammensetzung zur Anwendung gelangt.

Ursprünglich habe ich beabsichtigt, die Formveränderung, welche Zellen nach der Isolation erleiden, einer längeren Besprechung zu unterziehen und als selbständiges Kapitel zu behandeln Der einwandsfreien Beobachtung der Formveränderung der isolierten Zellen stellen sich jedoch so viele Schwierigkeiten entgegen, daß ich gezwungen bin, das zu unterlassen und in kurzem Folgendes zu erwähnen:

Die unregelmäßigen Schwammparenchymzellen sind nach der Isolation einer nicht unbedeutenden Gestaltveränderung unterworfen. Die Fortsätze der Zellen verändern ihre Gestalt, und zwar besonders stark unmittelbar nach der Isolation, indem sie ein wenig größer oder kleiner werden. Die weitere Formveränderung der Zellen erfolgt in der Weise, daß sie die Tendenz bekommen, sich abzurunden. Dadurch werden die Einbuchtungen zwischen den einzelnen Fortsätzen ausgeglichen. Die Abrundung ist eine Erscheinung, die erst dann eintritt, wenn die Zelle schon unmittelbar vor dem Absterben sich befindet. Man kann oft sehen, daß frisch isolierte Zellen ganz plötzlich sich abrunden und verkleinern und daß nachher rasch Plasmolyse eintritt. In jenen Zellen dagegen, welche lange Zeit lebensfähig bleiben, ist die Abrundung in der ersten Zeit sehr unbedeutend; sie tritt erst später auf, und dann gewöhnlich schwächer als an den Zellen die weniger widerstandsfähig waren. Eine sehr starke Abrundung ist manchmal durch ein besonders lebhaftes Wachstum der Zelle bedingt.

II. Wachstum.

Das Wachstum der isolierten Zellen kann in zweifacher Weise vor sich gehen; entweder findet eine gleichmäßige Zunahme der Größe nach allen Richtungen statt, oder es werden an bestimmten Stellen der Zelle Fortsätze gebildet. Das letztere erfolgt in der ersten Zeit, ungefähr 3 bis 6 Tage, nachdem die Zelle isoliert wurde. Nachdem der neugebildete Fortsatz seine definitive Größe erreicht hat, bleibt die Zelle noch längere Zeit am Leben. Die erstere Art des Wachstums erfolgt unter gewöhnlichen Verhältnissen erst nach längerer Zeit, nämlich 10 bis 20 Tage nach der Isolation. Darauf geht die so gewachsene Zelle nach 2 bis 12 Tagen zu Grunde. In beiden Fällen ist auch eine erhebliche Kontraktion der Chloroplasten wahrzunehmen; sie sammeln sich an verschiedenen Stellen

der Zelle an und bilden auch Gruppen um den Kern herum, wobei sie ihre Farbe vollständig verändern, indem sie gelb werden; Gleichmäßiges Wachstum tritt manchmal auch an solchen Zellen auf, welche zuerst schon lokale Fortsätze gebildet haben. Im Allgemeinen kann man sagen, daß die Zellen der meisten Pflanzen zu gleichmäßigem Wachstum befähigt sind; ein solches kann auch schon in der ersten Zeit auftreten, ist aber dann meist sehr unbedeutend.

Viola. Die Bildung der Fortsätze ist merkwürdiger Weise nur bei *Viola* nachgewiesen worden, und zwar nur bei Palisadenzellen. Bei dieser Pflanze war auch ein starkes Wachstum nach allen Richtungen nachweisbar; dabei erfolgt die Größenzunahme der Zelle sehr rasch, und 2 bis 3 Tage vom Beginn des Wachstums an hat die Zelle ihre definitive Größe erreicht. Bei *Viola* wird das Wachstum durch KOH in schwacher Konzentration etwas begünstigt. Zuckerarten haben scheinbar keinen Einfluß. Das Wachstum nach allen Richtungen tritt bei Schwammparenchymzellen ebenso wie bei Palisadenzellen auf. (Taf. VI, Fig. 1). An Palisadenzellen habe ich eine Anzahl Messungen ausgeführt, wovon im Folgenden einige erwähnt seien:

1. Am Anfang 95 μ lang; nach 22 Tagen 111 μ lang
   „ „ 27 μ breit; „ „ „ 45 μ breit
2. Am Anfang 97 μ lang; nach 20 Tagen 117 μ lang
   „ „ 24 μ breit; „ „ „ 39 μ breit
3. Am Anfang 92 μ lang; nach 18 Tagen 122 μ lang
   „ „ 33 μ breit; „ „ „ 39 μ breit
4. Am Anfang 65 μ lang; nach 20 Tagen 105 μ lang
   „ „ 25 μ breit; „ „ „ 38 μ breit.

Membranverdickung ist in keinem Falle eingetreten. Gegen das Ende der Lebensdauer der Zellen waren die Chloroplasten stets etwas gelblich und ihre Größe hatte eine bedeutende Abnahme erfahren. Am Beginn der Versuche hatten die meisten Chloroplasten einen Durchmesser von ungefähr 4,3 μ, zum Schluß einen solchen von 2,9 μ im Durchschnitt. Natürlich findet man davon zahlreiche Abweichungen. Meist waren sie auch zu Gruppen angesammelt, von denen einige dem Kern angelagert waren. Soweit man aus den Beobachtungen schließen kann, geht die Vergrößerung des Kernes derjenigen der Zelle nicht ganz parallel, sondern dieser nimmt nur unbedeutend an Größe zu. Am 2. oder 3. Tag, nachdem die Zelle ihre definitive Größe erreicht hat, nimmt die Größe des Kernes bedeutend ab, und beim Absterben ist er ganz klein geworden und hat sich völlig abgerundet. Eine Übersicht über diese Verhältnisse gibt folgendes Beispiel:

Am Anfang war der Kern 8.8 μ lang; 7,8 μ breit.
nach 22 Tagen „ „ „ 9,5 μ „ 8,5 μ „
„ 24 „ „ „ „ 13,5 μ im Durchmesser.
„ 27 „ „ „ „ 6,4 μ „ „

Die Zelle war am Anfang	63 μ lang;	30 μ breit,
nach 22 Tagen	110 μ „	40 μ „

weiter erfolgte keine Zunahme der Größe der Zelle, und nach 27 Tagen konstatierte ich teilweise Plasmolyse der Zelle.

Während des gleichmäßigen Wachstums findet eine intensive Plasmabewegung statt und der Kern verändert öfters seine Lage. Nachdem aber die Zellen ihre definitive Größe erreicht haben, nimmt die Intensität der Plasmaströmung allmählich ab, und auch der Kern verändert manchmal seine Lage, aber dann nur geringfügig. Wenn dagegen Fortsätze gebildet werden, so beobachtet man in der Zeit ihrer Entstehung eine intensive Plasmaströmung, welche zur Ansammlung von Protoplasma in dem Fortsatz führen kann; auch der Kern verändert seine Lage. Die Lageveränderung des Kernes scheint aber zu den gebildeten Fortsätzen in keiner Beziehung zu stehen.

Zelle 1. Palisadenzelle von *Viola*.

Unmittelbar nach der Isolation konnte im Aussehen der Zelle keinerlei Besonderheit konstatiert werden, und irgendwelche Andeutung eines Fortsatzes war nicht zu bemerken (Taf. VI, Fig. 2). Erst nach 5 Tagen beginnt ein solcher sich auszubilden und zwar in Gestalt einer kleinen Vorstülpung rechts oben (Taf. VI, Fig. 3). Das im Fortsatz befindliche Plasma war homogen und stark lichtbrechend. Aus der Lage der Chloroplasten kann man die ursprünglichen Umrisse der Zelle bestimmen, denn diese gehen nicht in den neugebildeten Fortsatz hinein, sondern verharren in ihrer früheren Lage. Nach ca. 6 Tagen hat der Fortsatz seine definitive Größe erreicht, und parallel diesem Größerwerden ging eine schwache Membranverdickung, welche auch weiterhin noch fortschreitet. Der Fortsatz ist zuerst vollständig frei von Chloroplasten, dagegen konstatiert man in ihm deutlich eine Anhäufung von Protoplasma (Taf. VI, Fig. 4). Im übrigen Teil der Zelle reduziert sich das Protoplasma langsam und die Chloroplasten vereinigen sich allmählich zu Gruppen. Nach 15 Tagen sieht man, daß ein Teil der Chloroplasten in den Fortsatz hineinwandert und ihn ausfüllt. Außerdem sind in dem Teil der Zelle, welche der ursprünglichen Ausgangsform entspricht, noch 2 Gruppen von Chloroplasten vorhanden, eine kleine links seitlich, eine größere unten (Taf. VI, Fig. 5). Diese Kultur hat im Dunkeln gestanden.

Zelle 2. Palisadenzelle von *Viola*.

Dieser Versuch ist dadurch von Interesse, weil hier der Kern von Anfang an sichtbar war, und man deshalb seine Beziehung zur Fortsatzbildung beobachten konnte. Die Zelle hatte ursprünglich die normale Form einer Palisadenzelle; die Chloroplasten waren gleichmäßig verteilt, der Kern lag rechts im Plasmawandbelag (Taf. VI, Fig. 6). Bei der im Licht erfolgten Kultur

ergab sich folgendes: Nach 3 Tagen konstatierte man, daß eine Ausstülpung sich zu bilden begann, und zwar oben links, oben rechts war etwas später eine Andeutung einer zweiten Ausstülpung zu bemerken; diese letztere stellte jedoch ihr Wachstum ein, ohne sich zu einem Fortsatz auszubilden. Die erstere wuchs zu einem Fortsatze aus. Schon 1 Stunde nach dem Isolieren war Plasmabewegung deutlich nachweisbar. Der Kern veränderte fortwährend seine Lage; nach 3 Tagen lag er ungefähr in der Mitte der Zelle und war ausgesprochen rund. Die ursprünglichen Umrisse der Zelle an der Stelle der Fortsatzbildung konnte man bei seiner Ausbildung aus der Lage der Chloroplasten und einer veränderten Lichtbrechung des Protoplasma bestimmen (Taf. VI, Fig. 7). Nach 10 Tagen lag der Kern auf der linken Seite; er war etwas nach oben verschoben und wieder länglich geworden (Taf. VI, Fig. 8). Im Fortsatz beobachtete man eine Verdickung der Membran und eine noch stärkere Ansammlung von Protoplasma. Die Chloroplasten mieden in diesem Falle den Fortsatz, und die Protoplasmabewegung war zu dieser Zeit deutlich verlangsamt. In diesem Zustand verblieb die Zelle noch 10 Tage lang, und dann erfolgte ein gleichmäßiges, schwaches Wachstum der Zelle. Der Kern wanderte etwas nach rechts oben; verkleinerte sich im weiteren Verlaufe und rundete sich ab. Die Chloroplasten wanderten deutlich aus der Nähe des Fortsatzes aus (Taf. VI, Fig. 9).

Der Kern war am ersten Tage 12,1 μ lang; 7,0 μ breit,
„ „ „ nach 18 Tagen 7,2 μ im Durchmesser.

An diesem Tage ist die Zelle abgestorben.

Haberlandt (12) behauptet, daß der Kern sich an jene Stellen der Zelle begibt, wo Flächenwachstum und Membranverdickung stattfindet. In dem obenbeschriebenen Falle konnte ich aber keine Beziehung zwischen der Lage des Kernes und der Fortsatzbildung mit Membranverdickung nachweisen; ich konnte lediglich die Ansammlung von Protoplasma in dem Fortsatz beobachten. Bekanntlich sind die Ergebnisse von Haberlandt durch Untersuchungen von Küster teilweise widerlegt worden (13).

Zelle 3. Palisadenzelle von *Viola*.

Dieses Beispiel zeigt aufs deutlichste, daß man sich auf diesem Gebiete vor jeder Verallgemeinerung hüten muß.

In diesem Falle ist eine Membranverdickung, wie sie in den beiden oben angeführten Beispielen konstatiert werden konnte, nicht eingetreten. Ein Fortsatz bildete sich erst nach 6 Tagen. Nach der Fortsatzbildung blieb die Zelle 14 Tage lang unverändert und erst dann, also am 20. Tage nach der Isolation, trat gleichmäßiges, sehr beträchtliches Wachstum auf. Nach 26 Tagen starb die Zelle ab. Eine ausgesprochene Einwanderung der Chloroplasten in den Fortsatz wie bei Zelle 1, oder eine Wanderung aus dem Bereiche des Fortsatzes, wie bei Zelle 2, waren hier nicht zu beobachten.

Thunbergia. An den Zellen von *Thunbergia* ist unter gewöhnlichen Verhältnissen kein Wachstum zu beobachten; die Zellen jedoch, welche auf Kalilauge haltigen Substraten kultiviert wurden, zeigten ein deutliches Wachstum nach allen Richtungen, welches in manchen Fällen ganz beträchtlich war. Die Zellen sind in 0,1% Beyerinck'scher Lösung mit $^1/_{500}$ Mol. oder $^1/_{250}$ Mol. KOH verteilt und auf einen Agar von gleicher Zusammensetzung übertragen worden. Schon nach wenigen Stunden war dann eine Größenzunahme der Zellen zu konstatieren. Auch die Chloroplasten erleiden eine Veränderung, indem sie ihr Volumen vergrößern. Ihre scharfe Umgrenzung behalten sie aber doch bei. In manchen Fällen ist diese Volumenvergrößerung der Chloroplasten so stark, daß sie sich gegenseitig berühren; sie befinden sich dann in einer mosaikartigen Anordnung, welche sonst bei *Thunbergia* nicht angetroffen wird. Nach Verlauf von 24—30 Stunden sind die Zellen schon beträchtlich gewachsen und die Chloroplasten haben ihre mosaikartige Anordnung beibehalten. Nach 3 - 4 Tagen sterben die meisten Zellen ab, und bei den noch lebenden kann in seltenen Fällen noch ein weiteres Wachstum stattfinden, welches dann aber sehr beträchtlich sein kann. Solche Zellen bleiben dann noch längere Zeit, über 1 Monat, am Leben; in dieser Zeit kontrahieren sich die Chloroplasten wieder und ihre Farbe bleibt dann intensiv grün; erst kurz vor dem Absterben erhält das Grün einen bräunlichen Ton.

Zelle 4. Palisadenzelle von *Thunbergia*.

Die Zelle war

am ersten Tag	40,0 μ	lang;	21,1 μ	breit
nach 10 Tagen	50,1 μ	„	45,6 μ	„
„ 33 Tagen	54,3 μ	„	51,2 μ	„

In den ersten Stunden nach der Isolation erfolgte die gewöhnliche Anschwellung der Chloroplasten, und die Zelle nahm dann stetig an Größe zu, bis nach 10 Tagen die definitive Größe beinahe erreicht war. Die nach 33 Tagen vorgenommene Messung ergab nur eine schwache Zunahme der Größe; zu diesem Zeitpunkt ist die Zelle auch abgezeichnet worden (Taf. VI, Fig. 11 und 12). Die Chloroplasten waren gleichmäßig in der Zelle verteilt. Im Plasma sah man mehrere Mikrosomen, die in Bewegung begriffen waren. Nach 35 Tagen wanderten die Chloroplasten nach der unteren, schmäleren Partie der Zelle und sammelten sich alle dort an. In alten, gewachsenen Zellen ist dieses Ansammeln der Chloroplasten immer zu beobachten. Zu diesem Zeitpunkt des Ansammelns waren die Chloroplasten intensiv grün; von da an begannen sie sich bräunlich zu färben. Nach 40 Tagen war die Zelle abgestorben. In den frisch isolierten Zellen waren die Chloroplasten mit Stärke angefüllt, welche rasch verbraucht wurde. Starkes Wachstum tritt hier überhaupt nur an solchen Zellen auf, wo die zuerst vorhandene Stärke nach einiger Zeit verschwindet, während jene Zellen, in denen die Stärke nicht ver-

braucht wird, nur eines geringen Wachstums fähig sind. Diese Art des Wachstums ist besonders charakteristisch für Palisadenzellen. Es erfolgt jedoch auch, wenn auch schwächer, an den Schwammparenchymzellen, und zwar ist es dann von ganz genau den gleichen Veränderungen im Innern der Zelle begleitet. Die Größenzunahme der Zelle ist hier aber bedeutend geringer (Taf. VI, Fig. 13). In den Schwammparenchymzellen sammeln sich auch nach längerer Zeit die Chloroplasten, aber nicht zu einer, sondern zu wenigen Gruppen, und zwar meist in den Fortsätzen der Zelle. Die Gruppierung der Chloroplasten ist oft unvollständig und manche von ihnen bleiben einzeln in den Fortsätzen liegen.

Kultiviert man die Zellen von Anfang an im Dunkeln, so ist ein bedeutend schwächeres Wachstum der Zellen zu konstatieren. Aber auch hier bleiben die Zellen mehr als 1 Monat am Leben.

Bei diesen Versuchen mit KOH hat man große Schwierigkeit, die Kulturen bakterienfrei zu erhalten, da bekanntlich die Bakterien schwachalkalische Substrate bevorzugen.

III. Kulturen im Dunkeln.

Haberlandt sagt (1, p. 72) über seine im Dunkeln angestellten Versuche Folgendes: „Im Dunkeln gehen die Zellen weit rascher zugrunde, in Knop'scher Nährlösung schon nach 4 bis 6 Tagen, bei Zusatz von 1% Rohrzucker einige Tage später; noch länger bleiben sie in 5% Rohrzuckerlösung am Leben.“ Desto auffallender war es, daß bei meinen Versuchen die Zellen von *Thunbergia* auf rein mineralischen Substraten im Dunkeln länger am Leben geblieben sind, als bei parallelen Versuchen am Licht. Und überhaupt war das Aussehen der im Dunkeln kultivierten Zellen viel besser, als dasjenige der am Licht kultivierten. Die Zellen von *Viola* gehen im Dunkeln durchschnittlich einige Tage früher zu Grunde als am Licht; dagegen zeigt sich bei dieser Pflanze kein Unterschied in Bezug auf das Wachstum der Zellen. Wachstum stellt sich im Dunkeln in ebenso vielen Fällen ein wie am Licht, mit Ausnahme von Thunbergiazellen welche auf KOH-haltigem Substrat kultiviert worden waren. Die Chloroplasten von *Viola* nehmen im Dunkeln schneller eine gelbe Farbe an als am Licht, auch die Verkleinerung der Chloroplasten geht im Dunkeln schneller vor sich. Wenn die Chloroplasten von *Thunbergia* zuerst mit Stärke angefüllt waren, so verarbeiten sie diese und nach 4 bis 5 Tagen sind sie völlig stärkefrei. Auch die Zellen der meisten anderen Pflanzen, die von mir untersucht wurden, zeigten dasselbe Verhalten wie die Zellen von *Viola*.

Zelle 5. Schwammparenchymzelle von *Thunbergia*.

Die Gestaltveränderung der Zelle war schwach nachweisbar; die Zelle rundete sich im Laufe der ersten Tage ganz wenig ab; die Stärke, welche am Beginn reichlich vorhanden war, verschwand nach 4 Tagen vollständig; die Chloroplasten haben ihre Gestalt im allgemeinen beibehalten, nur einer (oben rechts) breitete

sich etwas aus. Nach 20 Tagen bemerkt man, daß die Membran in der unteren Partie der Zelle sich etwas verdickte, und nach 30 Tagen hatte die Membranverdickung ihren definitiven Zustand erreicht. Von diesem Zeitpunkt an erfolgte an der Zelle überhaupt keine Veränderung, nur die Farbe der Chloroplasten erblaßte stetig, aber sehr langsam. Infolgedessen gilt die Zeichnung, die nach 30 Tagen angefertigt wurde, auch für den Zustand, in dem die Zelle nach 75 Tagen und sogar einige Tage später sich befand (Taf. VI, Fig. 14). Im ganzen blieb die Zelle 98 Tage am Leben und ist dann infolge langsamer Plasmolyse abgestorben.

Zelle 6. Schwammparenchymzelle von *Thunbergia*.

Die im Laufe der Zeit in der Zelle stattgefundene Gestaltveränderung ist sehr gering. Die beigegebene Zeichnung der Zelle ist 100 Tage nach der Isolation hergestellt worden (Taf. VI, Fig. 15). Schon zu dieser Zeit bietet die Zelle ein merkwürdiges Aussehen. Alle Chloroplasten sind nämlich linsenförmig und gleichmäßig in der Zelle verteilt. Sie sind vollständig stärkefrei. Das Protoplasma der Zelle war zu dieser Zeit stark reduziert. Die Farbe der Chloroplasten war nach 70 Tagen noch intensiv grün, und erst dann erblaßte sie allmählich. Der grünliche Ton der Farbe wurde bis zum Absterben beibehalten; ein vollständiges Erblassen trat nicht ein. Die Zelle blieb noch länger als im ersten Falle am Leben, und ist erst nach 120 Tagen abgestorben.

Solche Fälle sind nicht selten; im Allgemeinen aber bleiben die Zellen etwas weniger lange am Leben, nämlich 60 bis 70 Tage, wobei ihr Verhalten auf mineralischen und zuckerhaltigen Substraten beinahe genau dasselbe ist. Auf zuckerhaltigen Substraten können sie etwas länger leben.

Versucht man, diese Tatsache zu erklären, so gelangt man zur Annahme, daß solche Zellen sich den gegebenen Verhältnissen anpassen und in einen „Dauerzustand“ übergehen. Wenn die Zellen auf mineralischen Substraten und im Dunkeln sich befinden, so ist ein Bezug von organischen Nährstoffen sowohl als auch Kohlensäureassimilation ausgeschlossen. Die in der Zelle vorhandenen organischen Nährstoffe werden verbraucht, und ein Teil von ihnen wird direkt oder indirekt zur Verdickung der Membran verwendet. Man kann annehmen, daß die Membranverdickung einen Übergang zum Dauerzustand der Zelle darstellt; daß diese Verdickung nicht im ganzen Umfange der Zelle stattfindet, kann auf die Abwesenheit der erforderlichen Nährstoffe zurückgeführt werden. Durch die Anwesenheit von Zuckerarten wird die Membranverdickung in keiner Weise begünstigt. Allerdings kann man bei *Thunbergia* eine Membranverdickung gelegentlich auch an jenen Zellen konstatieren, die am Licht kultiviert wurden; doch kommt dies bedeutend seltener vor, als der erst angeführte Fall.

Überträgt man eine solche im Dauerzustande befindliche Zelle ans Licht, so kann man oft finden, daß eine Neubildung der

Stärke unterbleibt; nur in seltenen Fällen konstatiert man eine neuerliche Stärkebildung. Die Menge der gebildeten Stärke ist aber bedeutend geringer als in Zellen, welche frisch aus den Blättern isoliert sind. Überträgt man eine solche Zelle, die eine Zeitlang im Licht sich befand, wieder ins Dunkle, so beobachtet man meist, daß die neugebildete Stärke nicht verbraucht wird. Es lag nahe, durch abwechselndes Belichten und Verdunkeln der Kulturen die Lebensdauer der Zellen zu verlängern zu suchen, man erreicht dadurch aber das Gegenteil; denn solche Zelle gehen viel früher zu Grunde als jene, welche die ganze Zeit im Dunkeln sich befanden.

IV. Plasma- und Kernbewegung.

Plasmabewegung. De Vries (14) hat die Plasmabewegung als einen physiologischen Prozeß aufgefaßt, welcher der normalen Zelle eigen ist und dem Transport der Nährstoffe dient. Nach den ultramikroskopischen Ergebnissen von Gaidukov (15) findet Plasmabewegung allgemein in den pflanzlichen Zellen statt. Die Untersuchungen von de Vries wurden mannigfach kritisiert, und in der Folge sind zahlreiche neuere, experimentelle Untersuchungen über diesen Gegenstand erschienen. Diese Arbeiten haben gezeigt, daß die Plasmabewegung in vielen Fällen auf Reizwirkung zurückzuführen ist, und zwar besonders auf solche Reize, die durch Verletzung hervorgerufen wurden (Frank 16, Hauptfleisch 17, Kretzschmar 4, Bierberg 18, und andere mehr). Diese experimentellen Ergebnisse schließen aber die Möglichkeit nicht aus, daß schon vor jener Plasmaströmung, die dadurch sichtbar wird, daß die Mikrosomen sich mitbewegen, eine andere Plasmaströmung vor sich geht, nämlich die des hyalinen Plasmas, welche mit optischen Mitteln sehr schwer wahrzunehmen ist.

In den isolierten Zellen von *Viola* war in der ersten Zeit keine Plasmaströmung sichtbar; die Körnchen waren in der ersten Zeit schwach lichtbrechend und befanden sich in Ruhe. Nach 40 bis 60 Minuten konnte man oft schon deutliche Plasmabewegung konstatieren; diese ist wahrnehmbar entweder durch die Bewegung der Körnchen, welche inzwischen stärker lichtbrechend geworden sind und infolgedessen deutlich hervortreten, oder durch die Ausbildung von Plasmasträngen, welche aus hyalinem Protoplasma bestehen. Diese durchsetzen den Zellraum und sind besonders deutlich zwischen Kern und Plasmawandbelag. Plasmastränge sind gewöhnlich sehr spärlich vorhanden und treten nur zu einer bestimmten Zeit deutlich hervor; nämlich dann, wenn man Bewegung und Gestaltveränderung des Kernes wahrnimmt. Lebhafte Plasmaströmung wird aus der Bewegung der Plasmakörnchen erkannt. Wie gesagt, kann die Körnchen-Plasmaströmung schon nach 40 bis 60 Minuten beobachtet werden, dann ist sie aber gewöhnlich noch schwach; erst allmählich nimmt die Intensität der Strömung zu, um nach 2 bis 3 Tagen ihr Maximum zu erreichen. In der maximalen Intensität verharrt die Strömung un-

gefähr 3 bis 8 Tage und nimmt dann allmählich ab, bis die Körnchen sich wieder vollständig in Ruhe befinden. Ich konnte jedoch zahlreiche Ausnahmen von dieser Regel konstatieren; oft habe ich noch in 20 bis 25 Tage alten Zellen starke Körnchenbewegung wahrgenommen. Es handelt sich bei dieser Körnchenbewegung um eine typische Zirkulationsbewegung, welche sich hier noch durch Folgendes charakterisieren läßt: die Richtung der Strömung ist äußerst veränderlich und ebenso die Geschwindigkeit der Bewegung der einzelnen Körnchen; es laufen nämlich manche Körnchen nur kurze Strecken weit, ca. 10 μ, um dann von dem entgegengesetzten Strome ergriffen und zurückgeführt zu werden. Oft dagegen durchlaufen einzelne Körnchen längere Strecken, bis zu 50 μ, mit größter Geschwindigkeit. Es kommt immer zur Anhäufung der Körnchen zu größeren Gruppen, von denen dann einzelne Körnchen oder kleinere Gruppen weggerissen werden, um in die Wanderung einzutreten; oft werden sie dann zu der Gruppe zurückgeführt, von der sie ausgegangen sind. Da die Plasmaströmung, welche aus der Bildung von Plasmasträngen wahrzunehmen ist, dann besonders intensiv ist, wenn am Kern Form- und Lageveränderungen vor sich gehen, liegt es nahe, auf eine Beziehung zwischen Kern und Plasmaströmung zu schließen.

Kernbewegung. Die Bewegung des Kernes wird von den einen in der Weise gedeutet, daß sie eine aktive Beteiligung des Kernes annehmen, während andere dem Kern nur eine passive Rolle zuschreiben. Eine Verlagerung des Kernes zu beobachten hat man bei pflanzlichen Zellen oft genug Gelegenheit. Schon im Laufe der Entwicklung der Zelle findet eine Verlagerung des Kernes statt; in den jugendlichen, noch vakuolenlosen Zellen befindet der Kern sich in der Mitte; bei dem dann folgenden Wachstum erhalten die Zellen eine oder mehrere Vakuolen und dadurch wird eine Verlagerung des Kernes bedingt, welche dann dazu führt, daß der Kern nicht mehr im Zentrum sich befindet. Eine ähnliche Erscheinung ist auch die Tendenz des Kernes, jene Stellen der Zelle aufzusuchen, wo starkes Wachstum oder Membranbildung vor sich geht (Haberlandt, 12). In allen diesen Fällen hängt die Kernverlagerung mit einer Änderung des Gesamthabitus der Zelle zusammen. Man wird kaum fehlgehen, wenn man annimmt, daß in allen diesen Fällen der Kern sich passiv verhält. Auch in den übrigen Fällen ist man geneigt, dem Kern bei seiner Verlagerung eher eine passive Rolle zuzuschreiben, als eine aktive. Das schließt aber die Möglichkeit nicht aus, daß der Kern bei seiner Bewegung doch auch aktiv tätig ist. Da es heute nicht möglich ist, diese Frage einwandfrei zu beantworten, findet man vielfach die beiden Meinungen neben einander ausgesprochen.

Němec (19) zeigt, daß außer der Stärke auch die Kerne eine bestimmte Richtung gegenüber der Schwerkraftwirkung annehmen. Er äußert sich dahin, daß der Kern zu seiner Verlagerung sich passiv verhält, und daß diese durch rein physikalische Ursachen bedingt wird.

Nawaschin (20) nimmt an, daß dem Spermakern der An-

giospermen zur Zeit der Befruchtung ein selbständiges Bewegungsvermögen zukommt. Nawaschin glaubt diese Annahme noch dadurch stützen zu können, daß bei manchen Angiospermen die Spermakerne eine seltsame, korkenzieherähnliche Gestalt besitzen.

Am eingehendsten ist die Kernverlagerung in jenen Fällen studiert worden, wo sie durch Verletzungsreize bedingt wird. Diese ist zuerst von Tangl (3) und nachher von zahlreichen anderen Forschern beschrieben worden: Němec (21), Nestler (22), Miehe (23), Ritter (24), Schürhoff (25), Schweigler (26) und anderen mehr.

Die Wanderung des Kernes als Reaktion auf Verwundung wird bekanntlich als Traumatotaxis bezeichnet. Die traumatotaktische Reaktion kann in zweifacher Weise erfolgen; entweder bewegt sich der Kern nur in seiner eigenen Zelle, und das ist der häufigere Fall, oder der Kern wandert durch die Membran in eine Nachbarzelle hinein, doch ist das letztere selten. Die erste Art der Reaktion erfolgt in der Weise, daß kurz nach der Verletzung die Kerne sich zu jenen Membranen begeben, welche den verwundeten Zellen zugekehrt sind. An dieser Stelle verweilen sie eine Zeitlang und dann erfolgt eine Rückwanderung, durch die der Kern meist wieder an seine ursprüngliche Stelle gelangt. Im zweiten Falle wandert der Kern durch die Membran in die benachbarte Zelle hinein. Das Passieren der Membran erfolgt sehr schnell und ist mit einer Veränderung der Gestalt des Kernes verbunden, wobei die bekannten unregelmäßigen, hantelförmigen Bildungen des Kernes entstehen, welche im Moment des Passierens der Membran wahrgenommen werden. Diese Art der Wanderung ist nach Miehe auf eine aktive Tätigkeit des Kernes zurückzuführen (23). Schweigler dagegen will bewiesen haben, daß die traumatotrophen Kern- und Saftübertritte bei *Moricandia arvensis* durch die plötzliche Änderung des Turgors in den Zellen erklärt werden können (26).

Ritter spricht sich für passive Kernwanderung aus, und er erklärt die traumatotaktische Kernverlagerung als analog mit der von ihm bei vielen Pflanzen beobachteten chemotaktischen Kernwanderung (24). Vor Ritter hat Nestler traumatotaktische Kernverlagerungen bei zahlreichen Pflanzen studiert und ist geneigt, eine aktive Beteiligung des Kernes anzunehmen (22). Die Verschiedenheit der Meinungen über die Ursachen der Kernwanderung kann einerseits dadurch erklärt werden, daß sich der Untersuchung große Schwierigkeiten entgegenstellen, andererseits dadurch, daß mit verschiedenen Pflanzen gearbeitet worden ist. Im Allgemeinen scheint die Deutung der Ursache der Kernwanderung nicht einfach zu sein. In den Fällen, wo eine Veränderung der Gestalt des Kernes und, im Zusammenhange damit, eine Wanderung auftritt, ist es verlockend, eine aktive Beteiligung des Kernes anzunehmen. Andererseits kann man auch die Möglichkeit nicht außer acht lassen, daß der Kern von der Plasmaströmung mitgerissen wird. Es sind Beispiele genug bekannt, daß

Zelleinschlüsse und Zellbestandteile von der Plasmaströmung mitgeführt werden.

Meine eigenen Untersuchungen beziehen sich auf die Beobachtungen der Kernverlagerung an isolierten Assimilationszellen von *Viola*. In den meisten der isolierten Zellen dieser Pflanze kann der Kern deutlich wahrgenommen werden. Er erscheint meist von länglicher oder annähernd runder Gestalt. Ein Kernkörperchen kann nur in seltenen Fällen wahrgenommen werden; mehr als eines konnte ich nie beobachten.

20 bis 60 Minuten nach der Isolation bemerkt man, daß der Kern zu wandern beginnt. Diese Kernwanderung kann in der ersten Zeit sehr intensiv sein, der Kern beschreibt dabei eine kreis- oder ellipsoidförmige Bahn. In dieser intensiven Wanderung verharrt der Kern so lange, bis er zu seinem ursprünglichen Ausgangsort ungefähr zurückgekehrt ist. Eine solche Art der Bewegung ist bis zu einem gewissen Grade einer traumatotaktischen Reaktion zu vergleichen, und auch die vom Kern auf dieser Wanderung zurückgelegte Bahn ist derjenigen, die bei der traumatotaktischen Reaktion beschrieben wird, unmittelbar zu vergleichen. Ritter (24, p. 5) äußert sich über die traumatotaktische Kernwanderung in folgender Weise: „Von oben gesehen, legte der Kern während der traumatotaktischen Verlagerung einen im Uhrzeigersinne verlaufenden ellipsenförmigen Weg zurück". Anschließend an diese Bemerkung, äußert er sich über das Vorkommen der traumatotaktischen Reaktion wie folgt: „Die Reaktion erfolgt übrigens nicht in allen Zellen gleich schnell und bleibt auch in einzelnen Zellen ganz aus". Diese letzte Bemerkung trifft auch bei isolierten Violazellen vollständig zu.

Die intensive Kernwanderung dauert nur kurze Zeit, nämlich 15 Minuten bis 2 Stunden. Nach dem Aufhören dieser Wanderung und nachdem der Kern in seine ursprüngliche Lage zurückgelangt ist, kann es vorkommen, daß eine neue Wanderung beginnt; diese ist dann ohne regelmäßige Richtung und meist sehr schwach; trotzdem kann sie mehrere Tage dauern. Bei der intensiven Kernwanderung ist es jedoch nicht eine ausnahmslose Regel, daß der Kern wieder an seinen Ausgangspunkt zurückkehrt, sondern er kann auch an einer anderen Stelle der Zelle liegen bleiben. Außerdem kommt es auch vor, daß die intensive Wanderung des Kernes von Anfang an ausbleibt, und dann kann man nur eine schwache Bewegung wahrnehmen. Bei der schwachen Bewegung des Kernes, welche sich nach dem Aufhören der anfänglichen intensiven Bewegung einstellt, kann die Bewegungsrichtung leicht, und wie es scheint ohne merkliche Ursachen, geändert werden. Während der intensiven Wanderung des Kernes beobachtet man auch eine Plasmabewegung, welche aus der Bildung von Plasmasträngen erkannt werden kann. Trotz dieser Plasmabewegung beobachtet man meist keine oder nur eine sehr schwache Bewegung von Plasmakörnchen, da, wie bereits oben erwähnt, deren Bewegung erst später einsetzt und nach 2 bis 3 Tagen ihr Maximum erreicht. Bei der intensiven Kernwanderung

beobachtet man, daß der Kern seine Gestalt unablässig verändert, und daß die Intensität der Kernwanderung und der Gestaltveränderung einander proportional sind. Infolgedessen bin ich der Meinung, daß eine aktive Beteiligung des Kernes stattfindet, welche mit der Fähigkeit des Kernes, seine Gestalt zu verändern, zusammenhängt. Und ferner bin ich der Ansicht, daß die dabei auftretende Plasmabewegung, welche durch die Entstehung von Plasmasträngen sich kundgibt, auf eine Kernwirkung zurückzuführen und infolgedessen eine sekundäre Erscheinung ist. Für diese Annahme spricht auch die Tatsache, daß die intensive Bildung von Plasmasträngen gewöhnlich erst dann einsetzt, wenn der Kern schon angefangen hat, seine Gestalt und Lage zu verändern. Wenn die intensive Wanderung des Kernes aufgehört hat, läßt die Entstehung von Plasmasträngen sofort nach. Für die aktive Beteiligung des Kernes spricht auch noch die Tatsache, daß 2 bis 3 Tage nach der Isolation, wenn die Plasmakörnchenbewegung sehr stark ist, der Kern nur schwache Lageveränderungen ausführt. Die schwache Wanderung des Kernes ist gewöhnlich nicht von einer bedeutenden Gestaltveränderung desselben begleitet; deshalb kann man wohl zu der Annahme neigen, daß auch die Plasmaströmung an der Kernwanderung beteiligt sein kann. Wenn der Kern dagegen seitlich gelagert ist, kann man oft sehen, daß bei nur schwacher Verlagerung doch eine typische Gestaltsveränderung auftritt. Aus dem oben Gesagten ergibt sich, daß man im ganzen 3 Modi von Kernbewegung unterscheiden kann, wobei aber betont sei, daß dieselben nicht scharf gegeneinander abgegrenzt sind, und diese Einteilung überhaupt nur vorgenommen wird, um eine Übersicht zu erhalten.

Ich unterscheide also:

1. Intensive Kernwanderung, wenig Zeit in Anspruch nehmend und begleitet von lebhafter Gestaltveränderung des Kernes und starker Plasmabewegung, welch letztere sich an der Entstehung vom Kern ausgehender Plasmastränge zu erkennen gibt.

2. Schwache, längerandauernde Kernverlagerung, welche mehrere Tage hindurch, oft bis zum Absterben der Zelle, stattfindet. Bei dieser Bewegung kann man keine ausgesprochene Gestaltveränderung wahrnehmen; eine schwache Gestaltveränderung kommt jedoch auch hier vor und besteht in einer Abrundung oder einer schwachen Verlängerung des Kernes. Diese langsame Bewegung tritt entweder für sich allein auf, oder es kann auch der erste Modus der intensiven Bewegung allmählich in sie übergehen.

3. Schwache Bewegung des seitlich gelagerten Kernes, welche von ganz charakteristischen Gestaltveränderungen begleitet ist.

Die Kernverlagerung ist sowohl in Palisaden-, als auch in Schwammparenchymzellen konstatiert worden. Im ersteren Fall tritt sie jedoch viel deutlicher hervor.

Da die intensive Kernbewegung kurz nach dem Isolieren auftritt, erfolgt sie vermutlich infolge der Verletzung, wobei diese als Reiz aufzufassen ist.

Ritter hat das Auftreten von traumatotaktischen Verlagerungen auch an plasmolysierten Zellen beobachtet; diese Kernverlagerungen können mit denen in den isolierten Zellen verglichen werden, wobei aber der Unterschied zu berücksichtigen ist, daß im ersten Fall die Bewegungsrichtung des Kernes vor dem vollständigem Aufhören der Kontinuität zwischen den einzelnen Zellen noch durch den Nachklang des Verwundungsreizes gegeben werden kann.

Zelle 7. Palisadenzelle von *Viola*.[1])

Die 12 auf einanderfolgenden Stadien der Zelle sind im Laufe von 30 Minuten abgebildet worden, und sie zeigen die Veränderung, welche der Kern in dieser kurzen Zeit erlitten hat (Taf. VII, Fig. 1—12). Das Stadium 13 ist nach 24 Stunden abgezeichnet worden (Taf. VII, Fig. 13). Das erste Stadium ist genau $^1/_2$ Stunde nach der Isolation abgezeichnet worden; bis zu dieser Zeit hatte sich der Kern in scheinbarer Ruhe befunden. Zu diesem Zeitpunkt lag der Kern ungefähr zentral, etwas nach links verschoben (Taf. VII, Fig. 1). Seine Form war beinahe ausgesprochen rund. Es erfolgte dann sehr rasch eine Gestaltveränderung, die aber nur geringfügig war. Im Stadium 2 wurde der Kern nach links verschoben und nahm längliche Gestalt an (Taf. VII, Fig. 2). In den nächstfolgenden Stadien bis Stadium 6 exclusive beobachtete man nur eine schwache Formveränderung, die nur zu einer schwachen Lageveränderung führte. Im Laufe dieser 3 Stadien konnte man auch die Entstehung von Plasmasträngen ziemlich deutlich beobachten, die stets vom Kern aus zu dem plasmatischen Wandbelag gingen (Taf. VII, Fig. 3—5). Im Stadium 6 konstatiert man ganz plötzlich eine Veränderung der Form des Kernes und zugleich eine damit verbundene Lageveränderung; es entstand am Kern links ein Fortsatz. Im übrigen ist die Form des Kernes ganz unregelmäßig (Taf. VII, Fig. 6). In diesem Stadium beobachtete man auch eine äußerst intensive Bildung von Plasmasträngen, die von 4 Partien des Kernes ausgeht. Bei dem nächsten Stadium erfolgte eine sehr rasche Veränderung der Gestalt des Kernes, und zwar in der Weise, daß rechts ein Fortsatz entsteht, der linke, früher gebildete dagegen allmählich kleiner wird, und es scheint, daß der Kern etwas größer wird (Taf. VII, Fig. 7). Nachher erfolgt eine beinahe vollständige Abrundung des Kernes. Im Folgenden wird der Kern stark nach rechts verschoben, ohne seine längliche Gestalt bedeutend zu verändern. Wie diese Lageveränderung zwischen Stadium 8 und 10 erfolgt, ist nicht ganz klar, da dabei keine ausgesprochene Formveränderung eingetreten ist; möglicherweise hat sich diese der Beobachtung entzogen (Taf. VII, Fig. 8—10). In den nächsten 2 Stadien ist der Kern nach links

[1]) Bei der Herstellung der Zeichnungen auf Taf. VII wurde der Hauptwert auf möglichst genaue Wiedergabe der Kernverhältnisse gelegt; das Plasma ist ganz schematisch wiedergegeben, und die Chloroplasten überhaupt weggelassen.

verschoben worden; es ist dabei die neuerliche Bildung eines Fortsatzes beobachtet worden (Taf. VII, Fig. 11 und 12). Im Stadium 12 ist der Kern wieder zur Ruhe gelangt und beinahe vollständig abgerundet. Die Bahn, welche der Kern während seiner Wanderung beschrieben hat, ist ellipsenförmig, wobei er seinen früheren Ausgangspunkt ungefähr wieder erreichte. Nach Stadium 12 hörte die intensive Wanderung auf, und die nach 24 Stunden abgezeichnete Zelle zeigt, daß der Kern nur etwas nach oben verschoben war; dabei war er deutlich kleiner geworden (Taf. VII, Fig. 13). Zu dieser Zeit sind die Plasmastränge nicht mehr sichtbar, hingegen beobachtete man eine intensive Körnchenströmung. Die später noch folgenden Ortsveränderungen des Kernes waren in diesem Falle unbedeutend; er verschob sich noch etwas nach oben und nach 5 Tagen beobachtete man überhaupt keine Lageveränderung des Kernes mehr.

Im Allgemeinen geschieht die Wanderung des Kernes, welcher zuerst zentral gelagert war, nach einem bestimmten Schema. Stets wird eine Gestaltveränderung des Kernes wahrgenommen, die sich dadurch äußert, daß an ihm zu bestimmter Zeit Fortsätze entstehen, die im nächsten Augenblick verschwinden. Die beigelegte Abbildung (Taf. VII, Fig. 14a—f) eines anderen Kernes zeigt die Veränderung, welche der Kern im Laufe von 20 Minuten, während der Zeit der intensiven Kernwanderung, erlitten hat. Hier war der Kern auch, wie gewöhnlich, zuerst rund, dann entstanden an ihm Fortsätze und schließlich rundete er sich wieder ab. Die von ihm beschriebene Bahn war in diesem Falle beinahe ganz kreisförmig. Man kann aber in vielen Fällen beobachten, daß der Kern bei seiner Wanderung keine regelmäßige Bahn beschreibt und daß er durch plötzliche Formveränderung in der einen oder der anderen Richtung verschoben wird, um dann nach einiger Zeit zur Ruhe zu gelangen.

Zelle 8. Palisadenzelle von *Viola*.

In den Fällen, in welchen der Kern seitlich gelagert ist, kann seine Wanderung oft in ganz charakteristischer Weise erfolgen. Der Kern, welcher gewöhnlich etwas länglich erscheint, beginnt an dem einen oder anderem Ende anzuschwellen (Taf. VII, Fig. 15). Darauf hat er sich mit dem größer gewordenen Teil von der Membran abgehoben, um sich dann wieder an sie anzulegen (Taf. VII, Fig. 16). Diese Verschiebung vollzieht sich innerhalb eines Zeitraumes von 5 bis 15 Minuten, und beim neuerlichen Anschließend an die Membran erhält er seine ursprüngliche Form wieder (Taf. VII, Fig. 17).

Fig. 18 auf Taf. VII zeigt in Umrissen, wie weit der Kern sich im Laufe von 10 Minuten verschoben hat. Die oberen Umrisse des Kernes zeigen seine ursprüngliche Lage, die unteren dagegen diejenige, die er nach 10 Minuten angenommen hat. In solchen Fällen kann eine Bildung von Plasmasträngen gewöhnlich nicht beobachtet werden.

V. Form- und Lageveränderung der Chloroplasten.

Formveränderung. Die zuerst scheibenförmigen Chloroplasten von *Viola* kontrahieren sich bald nach dem Isolieren. Der Zeitpunkt, an dem die Kontraktion eintritt, ist sehr verschieden; sie kann schon ungefähr 1 Stunde nach dem Isolieren auftreten, meist dauert es aber länger, oft sogar einige Tage. Im Laufe der Entwicklung erfolgt eine Verkleinerung der Chloroplasten, die parallel mit dem Gelbwerden und Erblassen derselben geht. Die Verkleinerung ist dann besonders stark, wenn die Chloroplasten erblassen. Bei *Thunbergia* konnte ich Fälle konstatieren, wo die erblaßten Chloroplasten nach ungefähr 1 Monat nur noch 1 μ groß waren. Das Gelbwerden der Chloroplasten stellt sich bei *Viola* besonders intensiv ein. Die Chloroplasten nehmen dabei die mannigfaltigsten Farbennüancen an. Die Dunkelheit begünstigt die Farbenveränderung besonders. Bei *Thunbergia* sind die Chloroplasten schon in der Pflanze kontrahiert, und im Laufe der Entwicklung kommt es vor, daß hier, umgekehrt wie bei *Viola*, die Chloroplasten sich scheibenförmig ausbreiten; dies wird durch KOH $^1/_{500}$ und $^1/_{250}$ Mol. besonders begünstigt. In KOH nehmen die Chloroplasten von *Thunbergia* eine besonders schöne grüne Farbe an; auf die Chloroplasten von *Viola* dagegen hat KOH in dieser Hinsicht keinen Einfluß. In säurehaltigen Lösungen nehmen die Chloroplasten einen bräunlichen Farbenton an, ihre Umrisse aber bleiben scharf erhalten. Dem Erblassen und Gelbwerden der Chloroplasten und der gleichzeitigen Verkleinerung geht ein beinahe vollständiger Verbrauch der in den Chloroplasten befindlichen Stärke parallel. Manchmal aber wird die Stärke nur teilweise verbraucht, die Chloroplasten werden dann gelb; ihre Größe nimmt aber nur wenig ab. Wenn die Stärke gar nicht verbraucht wird, erblassen die Chloroplasten bis zum vollständigen Verlust der Farbe, ohne aber dabei ihre Größe zu verändern. Solche Zellen sind dann auch nicht mehr lebensfähig, was darauf hindeutet, daß die elementarste Funktion, der Verbrauch der in der Zelle vorhandenen Nährstoffe, nicht mehr stattfinden kann.

Die übrigen Gestaltveränderungen der Chloroplasten sind besonders intensiv an solchen, welche ihre Farbe wenig verändert haben. Die Gestaltveränderungen der Chloroplasten sind sehr mannigfaltig. Es treten hufeisenförmige, halbmondförmige, linsenförmige und unregelmäßig gelappte Chloroplasten auf. Am häufigsten beobachtet man jene Form der Chloroplasten, welche Haberlandt in seiner Arbeit abgebildet hat (Haberlandt 1, Fig. 6).

Lageveränderung. Die Lageveränderung der Chloroplasten erfolgt in einer Weise, die es nicht erlaubt, auf eine ihr zu Grunde liegende, ausgesprochene Gesetzmäßigkeit zu schließen. Die Fälle, in denen man von einem regelmäßigen Verlauf sprechen kann, beschreibe ich im Folgendem: Vor dem Absterben der Zellen sammeln sich die Chloroplasten meist; entweder umgeben sie den Kern in ziemlich regelmäßiger Verteilung, oder gruppieren sich in bestimmten Partien der Zelle. Die Ansammlung der Chloroplasten um den Kern herum wird als Systrophe bezeichnet (Senn,

27, p. 70). Nach Senn tritt Systrophe bei zahlreichen Pflanzen unter den verschiedensten Verhältnissen auf. Von dem Gesichtspunkt aus, der dieser Betrachtung zu Grunde liegt, ist es besonders wichtig, daß Systrophe auch bei plasmolysierten Zellen zu beobachten ist (Senn 27, p. 136). Solche plasmolysierte Zellen kann man nämlich in Bezug auf die Abgesondertheit ihres Protoplasmas vom Plasma der benachbarten Zellen unmittelbar mit isolierten Zellen vergleichen. Über diese in physiologischer Richtung analogen Fälle kann man mit Senn (27, p. 142) sagen: „Der einzige Ort in der Zelle, an dem sich noch Nährstoffe vorfinden, ist der Kern. Zu diesem begeben sich darum die Chloro- wie die Leukoplasten". Und auch der theoretischen Schlußfolgerung, die Senn daraus zog, kann man in Hinsicht auf beide analoge Fälle beistimmen. Er nahm nämlich an, daß die Chloroplasten durch die im Kern befindlichen chemisch wirksamen Stoffe eine chemotaktische Anziehung erfahren.

Zelle 9. Palisadenzelle von *Viola*.

Diese Zelle ist im Verlauf der Entwicklung stark gewachsen.

Die Zelle war am Beginn des Versuches 50 μ lang; 25 μ breit;
Der Kern „ „ „ „ „ 13,1 μ „ 8,3 μ „ .
Nach 14 Tagen, kurz vor dem Absterben
war die Zelle 70 μ „ 33 μ „
und der Kern war 8,6 μ „ 5,3 μ „

Die Systrophe erfolgte ungefähr am 12. Tage; zu dieser Zeit hat auch der Kern eine andere Lage angenommen, seine Größe aber war noch normal, wie am Beginn des Versuches. Die Chloroplasten dagegen waren zu dieser Zeit schon gelblich und klein; sie hatten nämlich einen Durchmesser von durchschnittlich 1,8 μ. Im Laufe von 3 Tagen nach Eintritt der Systrophe hat sich der Kern ganz deutlich verkleinert, und nach 4 Tagen trat Plasmolyse ein (Taf. VI, Fig. 16 und 17).

Zelle 10. Palisadenzelle von *Viola*.

Nach dem Isolieren erfolgt sehr rasch eine Ansammlung der Chloroplasten um den Kern, nämlich schon nach 3 Tagen. Die Mehrzahl der Chloroplasten aber bleibt im plasmatischen Wandbelag bis zum Absterben der Zelle liegen. Dieses Absterben erfolgt ungefähr 7 Tage nach der Isolation, oder 4 Tage nach Eintritt der Systrophe. Der Kern war am Beginn des Versuches 14,2 μ lang und 10,2 μ breit. Am ersten Tage nach der Systrophe hat er seine ursprüngliche Größe annähernd beibehalten, nach 3 Tagen war er etwas kleiner geworden. Er war 10,6 μ ang und 9,3 μ breit. Die Chloroplasten sind an diesem Zeitpunkt schon gelblich geworden und haben ihren Umfang ein wenig vermindert (Taf. VI, Fig. 18).

Der Entwicklungsverlauf nach der Isolation folgt in der Mehrzahl der Fälle dem Verhalten von Zelle 9, während Analoga zum Versuch mit Zelle 10 weitaus seltener sind.

Aus diesen beiden Fällen und noch einer großen Anzahl anderer Versuche, deren Beschreibung ich hier unterlasse, folgt, daß die Systrophe eine kurz vor dem Absterben der Zelle eintretende Erscheinung ist. Darauf deuten auch die bei der Systrophe gewöhnlich auftretende Verkleinerung und die Veränderung der Farbe der Chloroplasten hin. Nachdem in solchen Zellen das Plasma vollständig reduziert ist, erfolgt der Tod der Zelle wahrscheinlich infolge von Mangel an Nährstoffen. Das stimmt auch vollständig mit der Annahme einer chemotaktischen Anziehung der Chloroplasten durch den Kern überein, denn er ist noch als einziger Träger der Nährstoffe zu betrachten; seine Verkleinerung nach erfolgter Systrophe kann dadurch erklärt werden, daß die Chloroplasten ihm die Nährstoffe entziehen und daß er dadurch naturgemäß zu Grunde gehen muß. Daß die Chloroplasten, abgesehen von der Gruppierung an den Kern, noch zu anderen Gruppen an verschiedenen Stellen der Zelle sich vereinigen können, ersieht man auch aus dem ersten Beispiel. Außer der Anlagerung der Chloroplasten an den Kern sind hier noch 2 andere Gruppen zu sehen, nämlich rechts oben und links oben; außerdem liegt noch ein einzelner verirrter Chloroplast unter der linken Gruppe. Theoretisch kann die Bildung solcher Gruppen auch durch eine chemotaktische Wirkung einzelner leistungsfähig gebliebener Chloroplasten erklärt werden. Die anziehende Wirkung solcher nährstoffreicher Chloroplasten ist der des Kernes vollständig gleich zu setzen. Systrophe erfolgt im Licht wie im Dunkeln in gleicher Weise, doch kann man im Allgemeinen sagen, daß sie durch Verdunkelung in geringem Maße begünstigt wird.

VI. Zusammenfassung.

Die wichtigsten Resultate sind folgende:

1. Die Palisaden- und Schwammparenchymzellen der Angiospermen lassen sich im isolierten Zustande auf festem Substrat, Agar, längere Zeit am Leben erhalten, z. B. die Zellen von *Viola lutea* var. *grandiflora* bis 2 Monate, die von *Thunbergia alata* bis 4 Monate.

2. Im Allgemeinen ist kein besonders großer Unterschied zwischen den Kulturen im Licht und im Dunkeln nachweisbar; die Lebensdauer wird durch Verdunkelung wenig beeinflußt, die Zellen von *Thunbergia* hingegen bleiben im Dunkeln etwas länger am Leben als am Licht.

3. Das Wachstum erfolgt auf zweierlei Weise; entweder nimmt die Zelle gleichmäßig nach allen Richtungen an Umfang zu, oder es werden an bestimmten Stel-

len der Zelle Fortsätze gebildet. Die erste Art des Wachstums wird durch KOH in schwacher Konzentration begünstigt.

4. In den Zellen von *Viola* beobachtet man Plasmabewegung. Diese ist daduch wahrnehmbar, daß entweder Plasmastränge von hyolinem Plasma gebildet werden, oder daß Körnchenströmung auftritt. Beide Arten der Bewegung sind kurz nach der Isolation sichtbar. Die Körnchenbewegung erreicht ihr Maximum erst nach 2 bis 3 Tagen und kann mehrere Tage hindurch fortdauern.

5. Bei *Viola* verändert der Kern seine Lage andauernd, besonders intensiv aber kurz nach der Isolation; dies e intensive Lageveränderung dauert nur kurze Zeit und ist mit Gestaltveränderung des Kernes verbunden. Ich nehme einerseits an, daß der Kern an seiner Lageveränderung sich aktiv beteiligt, und daß die dabei auftretende Plasmaströmung eine sekundäre Erscheinung ist; andererseits kann diese Plasmaströmung doch auch bei der Kernwanderung mitwirken, da bei der schwachen Verschiebung des Kernes keine oder fast keine Gestaltveränderung desselben zu beobachten ist.

6. Die Form- und Lageveränderung der Chloroplasten ist mannigfach. In älteren Zellen werden die Chloroplasten meist gelb und klein und verändern ihre Form mannigfach. Sie sammeln sich zu Gruppen und um den Kern herum; das letztere tritt kurz vor dem Absterben der Zelle ein.

Herrn Prof. Dr. C. Schröter bin ich zu aufrichtigem Dank verpflichtet für das lebhafte Interesse, das er dieser Arbeit entgegen brachte.

Zürich, Bot. Museum d. eidg. techn. Hochschule.

Literaturübersicht.

1. Haberlandt, G., Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen. (Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien. Abt. I. Bd. 111. 1902. p. 69.)
2. Küster, E., Über die experimentelle Erforschung des Zellenlebens. (Naturw. Wochenschr. Bd. 24. 1909. p. 434.)
3. Tangl, E., Zur Lehre von der Kontinuität des Protoplasma im Pflanzengewebe. (Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien. Abt. I. Bd. 90. 1884. p. 10.)
4. Kretzschmar, P., Über Entstehung und Ausbreitung der Protoplasmaströmung in Folge von Wundreiz. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39. 1904. p. 273.)

5. Mereschkowsky, C., Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. (Biol. Centralbl. Bd. 25. 1905. p. 593.)
6. — Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenesis, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen. (Biol. Centralbl. Bd. 30. 1910. p. 278.)
7. Famintzin, A., Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen. (Biol. Centralbl. Bd. 27. 1907. p. 353.)
8. — Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen. (Bull. d. l'Akad. Imp. d. Scienc. d. St. Pétersbourg. 1912. H. 1. p. 51. [Russisch.])
9. — Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 30. 1912. p. 435.)
10. Küster, E., Kultur der Microorganismen. Leipzig u. Berlin 1913. p. 107.
11. Richter, O., Die Ernährung der Algen. Leipzig 1911, p. 101.
12. Haberlandt, G., Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena 1887.
13. Küster, E., Über die Beziehungen der Lage des Zellkerns zu Zellenwachstum und Membranbildung. (Flora. Bd. 97. 1907. p. 1.)
14. De Vries, H., Über die Bedeutung der Circulation und der Rotation des Protoplasma für den Stofftransport in der Pflanze. (Bot. Zeitg. Bd. 43. 1885. p. 1.)
15. Gaidukov, N., Weitere Untersuchungen mit Hilfe des Ultramikroskopes nach Siedentopf. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 24. 1906. p. 155.)
16. Frank, B., Über die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle und deren innere und äußere Ursachen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 8. 1872. p. 216.)
17. Hauptfleisch, P., Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 24. 1892. p. 173.)
18. Bierberg, W., Die Bedeutung der Protoplasmarotation für den Stoff transport in den Pflanzen. (Flora. Bd. 99. 1909. p. 52.)
19. Němec, B., Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 36. 1901. p. 80.)
20. Nawaschin, S., Über das selbständige Bewegungsvermögen der Spermakerne bei einigen Angiospermen. (Österr. bot. Zeitschr. Bd. 59. 1909. p. 457.)
21. Němec, B., Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen. Jena 1901.
22. Nestler, A., Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkernes und des Protoplasmas. (Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien. Abt. I. Bd. 107. 1898. p. 708.)
23. Miehe, H., Über die Wanderung des pflanzlichen Zellkernes. (Flora. Bd. 88. 1901. p. 105.)
24. Ritter, G., Über Traumatotaxis und Chemotaxis des Zellkernes. (Zeitschr. f. Bot. Bd. 3. 1911. p. 1.)
25. Schürhoff, P., Das Verhalten des Kernes im Wundgewebe. (Beih. z. botan. Centralbl. Abt. I. Bd. 19. 1906. p. 359.)
26. Schweigler, J. H., Über traumatogene Zellsaft- und Kernübertritte bei *Moricandia arvensis*. DC. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 48. 1910. p. 551.)
27. Senn, G., Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzen-Chromatophoren. Leipzig 1908.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen sind mit Mikroskop Leitz, Objektiv 7, mit Zeichenokular hergestellt worden. Vergrößerung 420.

Tafel VI.

Fig. 1. Palisadenzelle von *Viola*. 20 Tage alt; gleichmäßig stark gewachsen.

Fig. 2—5. Palisadenzelle von *Viola*. Entstehung eines Fortsatzes.

Fig. 6—9. Palisadenzelle von *Viola*. Entstehung eines Fortsatzes und gleichmäßiges schwaches Wachstum der Zelle.

Fig. 10. Palisadenzelle von *Viola*. Gleichmäßig stark gewachsene Zelle mit großem neugebildeten Fortsatz.

Fig. 11. Palisadenzelle von *Thunbergia*. Umrisse der Zelle.

Fig. 12. Palisadenzelle von *Thunbergia*. Dieselbe Zelle wie auf Fig. 11; stark gewachsen; 33 Tage alt; auf KOH-haltigem Substrat.

Fig. 13. Schwammparenchymzelle von *Thunbergia*. 35 Tage alt auf KOH-haltigem Substrat; etwas gewachsen.

Fig. 14. Schwammparenchymzelle von *Thunbergia*. Dunkelkultur. Die Zelle ist nach 30 Tagen abgezeichnet worden; sie blieb 98 Tage am Leben.

Fig. 15. Schwammparenchymzelle von *Thunbergia*. Dunkelkultur. Die Zelle ist nach 100 Tagen abgezeichnet worden; sie blieb 120 Tage am Leben.

Fig. 16 u 17. Palisadenzelle von *Viola*. Die erste Abbildung zeigt die Umrisse der Zelle am Anfang; die zweite zeigt die gewachsene Zelle mit erfolgter Systrophe nach 14 Tagen.

Fig. 18. Palisadenzelle von *Viola*. Sechs Tage alte Zelle mit Systrophe.

Tafel VII.

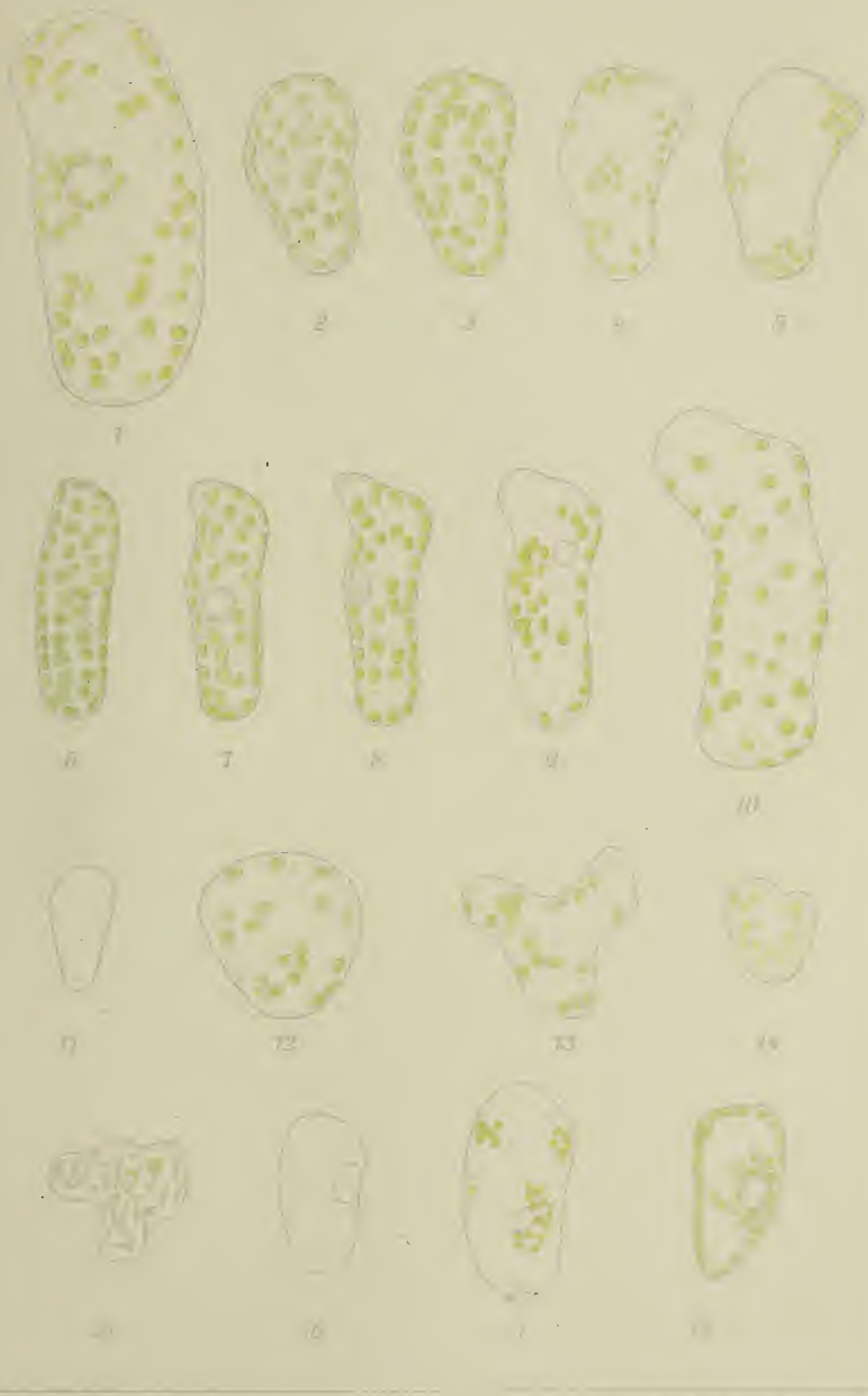
Fig. 1—12. Palisadenzelle von *Viola*. Zwölf aufeinander folgende Stadien des Kernes, abgebildet im Laufe von 30 Minuten, zur Zeit der intensiven Kernwanderung.

Fig. 13. Das dreizehnte Stadium derselben Zelle; 24 Stunden nach der Isolation.

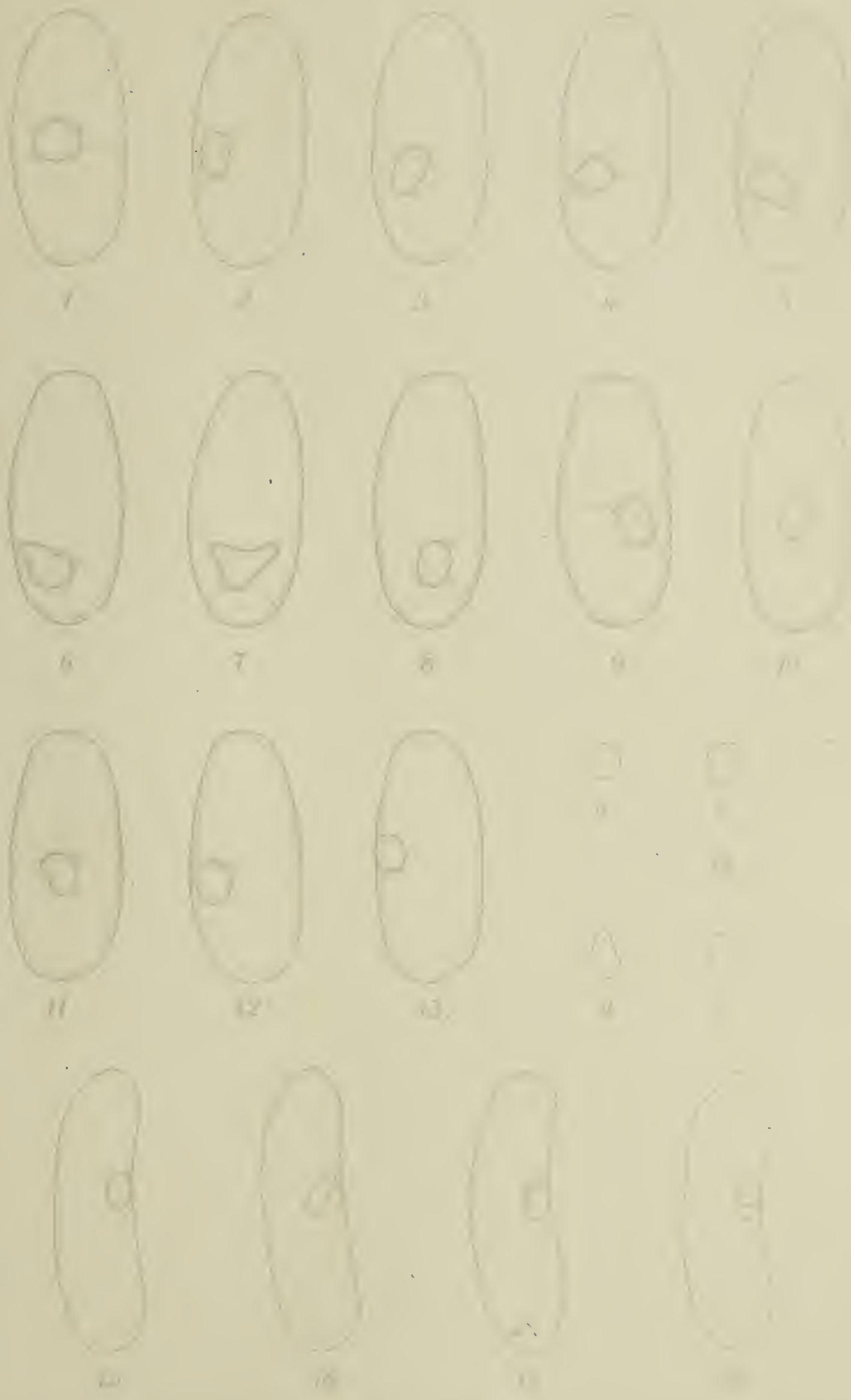
Fig. 14a—f. Sechs aufeinander folgende Stadien des Kernes im Laufe von 20 Minuten zur Zeit der intensiven Kernwanderung.

Fig. 15—17. Palisadenzelle von *Viola*. Wanderung des seitlich gelagerten Kernes im Laufe von 10 Minuten.

Fig. 18. Umrisse des Kernes kombiniert von Fig. 15 und 17.



BRITISH MUSEUM (NATURAL HISTORY)



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanisches Centralblatt

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: BH_33_1

Autor(en)/Author(s): Bobilioff-Preisser W.

Artikel/Article: Beobachtungen an isolierten Palisaden- und Schwammparenchymzellen 248-274