Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns.

I. Die Kerne von Antithamnion cruciatum f. tenuissima Hauck und Antithamnion plumula (Ellis) Thur.

Von

Jos. Schiller (Triest).

Mit Tafel I und II und 15 Textfiguren.

Durch das Studium der marinen Algen hatte ich oft Gelegenheit, ihre sehr merkwürdigen Kernverhältnisse kennen zu lernen. Die Frage nach den genetischen und physiologischen Beziehungen zwischen Zellkern und Plastiden resp. Chromatophoren verlangte ein eingehenderes Studium der Zellen und Kerne der höheren Pflanzen. Durch günstige Umstände an der k. k. zoologischen Station sowie durch an der Anstalt arbeitende fremde Forscher bot sich Gelegenheit, tierische Zellen aus eigener Anschauung kennen zu lernen. Das Gesehene drängte mich ganz entschieden auf die Seite jener Forscher, die den Kern als den wichtigsten Bestandteil der Zelle ansehen[1]). Da es gelang, auch die Entstehung der Plastiden aus dem Zellkerne zu verfolgen, konnte ich in der zitierten Studie die Bedeutung und dominierende Stellung des Kernes stärker betonen als dies bisher unter den Botanikern geschah. Auch Haberlandt[2]) hat in der letzten Auflage seiner Physiologischen Pflanzenanatomie[2]) einer modernen Auffassung der Bedeutung des Kernes Ausdruck gegeben.

Beim Studium der sich mit physiologischen Kernfragen beschäftigenden Literatur zeigte es sich, daß wenige, sichere Beispiele

---

1) Jos. Schiller, Die Bedeutung des Kernes auf Grund neuerer Untersuchungen. Jahresber. d. k. k. Staatsrealschule in Triest, 1908/09).

2) Leipzig 1909, S. 21 f.

von normalen vegetativen Zellen bekannt sind, in denen der Kern durch seine Lage, seine Gestalt, seinen Bau und seine Tätigkeit einwandfrei seine Bedeutung selbst klar demonstriert.

Hierfür schienen mir zunächst die in einfach gebauten jungen Sprossen vorhandenen Kerngenerationen zweckentsprechend zu sein, die sich oft durch weite Strecken hin in deutlichen Zellreihen verfolgen lassen. Da aber die einzelnen Zellen solcher Reihen von den Nachbarzellen in einer uns noch ziemlich unklaren Weise beeinflußt werden (beispielsweise können wir über die Richtung der zuströmenden organischen und anorganischen Substanzen nichts Sicheres sagen), gab ich dieses Untersuchungsmaterial vorderhand bald ganz auf, da mir für meine ersten Untersuchungen Fadenalgen und ähnlich gebaute Pilze geeigneter schienen. So erwies sich die Rhodophyceen-Gattung *Antithamnion* als für obige Zwecke sehr geeignet unter den Algen.

Bei dieser Pflanze ist bekanntlich ein fadenförmiger Thallus vorhanden, der aus ziemlich großen, nackten Zellen besteht, die nahe ihrem oberen Ende gegenständige oder wirtelige Kurztriebe abgeben. Die Kerne der Zellen der Fadenachse sind alle genetisch gleichwertig und lassen sich von der Scheitelzelle bis hinab zur Basis in allen Stadien auf das beste verfolgen, da die einzelnen Entwicklungsstadien der Kerne wie an einer Schnur aneinander gereiht folgen. Bei der Untersuchung suchte ich der Hauptsache nach folgende Fragen zu beantworten:

1. Welche Form und Größe besitzen die Kerne der aufeinander folgenden Zellen der Hauptachse und der eventuellen Nebenachsen (Langtriebe, Kurztriebe)?
2. Welchen Bau und Inhalt zeigen jene Kerne?
3. Wie verhalten sie sich gegenüber Verdunkelung und Reagentien?
4. In welchem physiologischen Zusammenhange mit der Zelle steht Lage, Form und Inhalt der Kerne?

Die spezielle Untersuchung erstreckte sich auf zwei Spezies der Gattung *Antithamnion*, nämlich *A. cruciatum* (Ag.) *f. tenuissima* Hauck Herbar und *A. plumula* (Ellis) Thur. Erstere Pflanze stammt aus einer Kultur, die ich seit April 1908 besitze und die gut gedeiht; letztere sammelte ich von Ende Februar bis Ende No-

vember in regelmäßigen Zwischenräumen im Golfe von Triest an einer bestimmten Stelle beim Triester Leuchtturm.

Meine Hoffnung, die Kerne lebend studieren zu können, mußte ich aufgeben, da sie von den intensiv gefärbten Chromatophoren verdeckt werden und trotz Anwendung verschiedener Hilfsmittel doch nicht scharf und in ihrem ganzen Umfange zu sehen sind. Als gute Fixierung für Rotalgen wende ich seit einiger Zeit besonders ein Gemisch von gleichen Teilen absolutem Alkohol und konz. Sublimatlösung in Aqua destillata an und füge auf je 100 ccm 3 ccm konz. Eisessig hinzu. Darin bleiben die Algen durch 10—20 Min., worauf mehrmaliges Waschen in Alkohol von zunächst 50 %, dann 30 % erfolgt. Aus diesem gelangen sie auf 2 Stunden in Jodmeerwasser, um das Sublimat ganz zu entfernen. Das Jod wurde in 30 % Alkohol ausgewaschen. Darin blieben zugleich die Algen solange, bis sie ungefärbt erscheinen. Nach Abspülen in destill. Wasser erfolgte die Färbung in Hämatoxylin nach Delafield (bezogen von Grübler) in der Weise, daß zu je 2 ccm der Farblösung 5 ccm destill. Wasser gegeben wurden. Hierin blieben die Objekte durch 5 Stunden, worauf Auswaschen in Leitungswasser und sodann die Differenzierung in schwacher Salzsäure in üblicher Weise vorgenommen wurde. Der Kern erscheint danach sehr schön und distinkt gefärbt. Auch Eisenhämatoxylinfärbung ergab gute Resultate.

A. *Antithamnion cruciatum f. tenuissima.*

I. Die Stämmchen und Langtriebe.

Wie schon Schmitz[1]) nachwies, enthält diese früher zu *Callithamnion* eingereihte Gattung in jeder Zelle nur einen einzigen Kern. Dieses Verhalten ist um so auffälliger, wenn man die sonstigen weitgehenden morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Übereinstimmungen der beiden Gattungen berücksichtigt. Bei der Gattung *Callithamnion* in der jetzigen Umgrenzung sind die Kerne meist klein und von typischem Bau. Ein einziger Nukleolus ist fast Regel. Das gilt auch für *Seirospora Griffithsiana* Harv. (*Callithamnion scirospermum* Griff.).

---

1) O. Schmitz, Über die Zellkerne der Thallophyten. Sitzungsber. d. niederrheinischen Gesellsch. in Bonn, erschienen in den Verhandl. des naturh. Ver. der preuß. Rheinlande u. Westfalen, 1880, Sitzungsber. S. 125.

Betrachten wir in der Scheitelzelle und den nächstfolgenden Zellen den Kern, so läßt sich konstatieren, daß er einen großen Teil der Zelle ($^2/_3$—$^1/_2$ des Vol. der Zelle) ausfüllt, daß er von annähernd kugliger Gestalt ist und keine scharfe Umgrenzung gegen das Plasma besitzt (Taf. I, Fig. 1, Scheitelzelle). In der Scheitelzelle sowie in den fünf folgenden Zellen der sich entwickelnden Fadenachse ist der Kern ringsum von Plasma umgeben, das auch die Zelle selbst vollständig ausfüllt. In den darauf folgenden, bis ungefähr zur 12. Zelle der Achse entstehen allmählich Vakuolen, so daß das Zellinnere von Plasmasträngen durchzogen erscheint, die an den Kern herantreten. Da aber eine eigentliche Kernmembran fehlt, so treten Kernsubstanz und Zellplasma in unmittelbare Berührung.

Der Kern der Scheitelzelle ist kuglig oder eiförmig, ohne jede bei 1200 × Vergrößerung sichtbare Membran. Sein dichter Inhalt erscheint fein gekörnelt; ein eigentliches, bei jener Vergrößerung sichtbares Kernreticulum ist nicht vorhanden. Der Nukleolus ist sehr groß und dicht. Er färbt sich intensiv; ein Hof ist niemals vorhanden. Seine Lage hat der Kern immer am unteren Ende in jener Partie der Zelle, in welcher die Teilung erfolgt (Taf. I, Fig. 1). Der Scheitelzellkern ist also charakterisiert: 1. Eine Abgrenzung der Kernsubstanz vom Zellplasma durch eine gewöhnliche Membran fehlt. 2. Der Kern weist eine dichtere Struktur als das Plasma auf; ein netziger Bau ist nicht zu konstatieren. 3. Der Nukleolus ist sehr groß und nie von einem Hof umgeben.

Die eben abgegliederte Zelle hat die Form einer niedrigen Scheibe, deren Kern klein und vielfach ebenfalls scheibenförmig abgeplattet ist. Diese sowie die nächstfolgenden (5—9) Zellen wachsen stark heran, bleiben aher dabei noch isodiametrisch. Auch der Kern vergrößert sich. Dabei zeigen sich folgende Veränderungen: 1. Die Kernsubstanz wird dichter, als sie in der Scheitelzelle war. 2. Der winzig kleine Nukleolus des Kernes der eben von der Scheitelzelle gebildeten Zelle wird immer größer, färbt sich aber allmählich weniger stark. Sein Bau wird ein stetig lockerer. In seiner Mitte macht sich oft eine hellere rundliche Partie bemerkbar. 3. Die Kernmembran erscheint nirgends deutlich entwickelt. 4. Das Zellplasma enthält in den ersten 5 Zellen noch keine oder nur sehr kleine Vakuolen in ihren ersten Anfängen. 5. Die Chromatophoren lassen sich von der 5. Zelle an als kleine Platten bei stärkerer Vergrößerung (800 ×) unterscheiden.

Die Kerne (Taf. I, Fig. 3—12) stellen Typen dar, wie sie sich in den aufeinander folgenden Zellen des 1—4 cm langen Hauptstämmchens vorfinden. Davon stammen die Kerne (Fig. 4—6) aus den oberen, Fig. 7—10 aus den mittleren, Fig. 11 aus den unteren Partien des Sprosses, während der Kern der Fig. 12 einer nahe der Basis gelegenen Zelle angehört.

Die Form der Kerne ist zunächst noch eine kuglige (Fig. 3). Diese Kugelform geht aber alsbald über in eine ovale, wobei der Längsdurchmesser den Querdurchmesser immermehr an Länge übertrifft. Indessen bleibt in der Folge die ovale Form nicht rein erhalten (Fig. 8—11). Außer diesen gezeichneten Kernformen treten in manchen Zellen einzelner Pflanzen ganz abweichend gestaltete Kerne auf, die aber infolge ihres selteneren Auftretens für die Beurteilung der Kernverhältnisse ohne Bedeutung sind. Analog mit den Zellen höherer Pflanzen geht auch hier das Längenwachstum der Kerne parallel mit dem der Zelle, so daß den längsten Zellen auch die längsten Kerne angehören (Fig. 6—11). Vollständig verloren geht aber die ovale Form der Kerne den untersten Zellen (Basalzellen) der Pflanzen, da sie sich immer mehr abrunden (Fig. 12). Dasselbe ist auch sofort der Fall, sobald durch Fragmentation aus dem ovalen Kerne zwei oder mehrere hervorgehen.

Seine Lage nimmt der Kern fast ausnahmsweise in der Mitte oder etwas oberhalb der Mitte der Zelle ein.

Die jüngsten Kerne sind infolge Fehlens einer Membran sehr beachtenswert. Allen anderen kommt hingegen stets eine solche zu; sie ist teils zarter, teils derber entwickelt. Das Kerngerüst ist in diesen älteren Kernen stets vorhanden, kann aber durch Anlagerung von meist kleineren seltener größeren Chromatinpartikelchen mitunter etwas unklar werden. Die Maschen des Gerüstes sind in den oberen Kernen sehr klein (Fig. 3, 4). In den folgenden Kernen erscheinen sie etwas weiter (Fig, 5, 7, 8), und in den Kernen der mittleren Zellen der Achse sind sie am weitesten (Fig. 11). Merkwürdigerweise erscheinen die Kerne der untersten Zellen infolge Verengerung der Maschen des Kernnetzes wieder dichter. Besonders hinweisen möchte ich auf die Kerne Fig. 6 und Fig. 11. Bei ersterem ist das Netzwerk recht undeutlich geworden; es macht einen verwischten Eindruck. Dasjenige des Kernes in Fig. 11 dagegen wies große Hohlräume auf und überdies ließ sich auch hier das Netzwerk streng verfolgen.

Die Kerne der Scheitelzelle und der nächstfolgenden noch embryonalen Zellen sind infolge des Fehlens der Membran in innigstem Kontakte mit dem Plasma der Zelle. Während das Plasma in den Scheitelzellen den Kern vollständig einhüllt, somit jener Kontakt sich auf die ganze Oberfläche des Kernes erstreckt, wird er in den unterhalb der Scheitelzelle folgenden Zellen allmählich ein partieller, da Vakuolen auftreten und nur Ausläufer der Kernsubstanz in das Plasma dringen (Fig. 2). Bei den in Fig. 5, 8, 9 gezeichneten Kernen gehen die polaren Enden in eine feine Spitze aus, die unmerklich in einen sehr zarten Plasmastrang (Kinoplasma) übergeht. Ich habe zwar nicht die Fixierung mit Osmiumdämpfen und die entsprechende Weiterbehandlung vorgenommen, wie sie Lidforss[1]) angibt; aber jede gute Fixierung läßt die Kernfortsätze erkennen. An fortsatzlose Kerne (Fig. 6, 7) treten Stränge von dichterem Plasma heran. Wo sie die Kernoberfläche treffen, ist die Membran nicht dünner. Die Struktur der Plasmastränge läßt auf Strömungen schließen (Fig. 7).

Als geformter Kerninhalt sollen im nachfolgenden Chromatinkörnchen und Nukleolen angesprochen werden. Erstere sind meist klein und treten in den aufeinander folgenden Kernen meist recht unvermittelt auf (s. Taf. I, Fig. 4 u. 5, 6 u. 7).

Von besonderem Interesse sind die Nukleolen, da sie uns zweifellos ein Urteil auf die Tätigkeit und Arbeitsleistung des Kernes erlauben. Wie schon oben erwähnt, zeichnet sich der Nukleolus der Scheitelzelle durch ganz besondere Größe, durch seine dichte homogene Substanz und sein intensives Farbvermögen aus. Alle diese Eigenschaften teilen in etwas verringertem Grade die Nukleolen der nächstfolgenden 5—9 Zellen (Typus Fig. 2). Mit der Auflockerung des Plasmas der Zelle geht auch eine Auflockerung des Nukleolus vor sich. Zunächst entsteht im Innern des Nukleolus eine weniger färbbare Partie (Fig. 3). Sein Tinktionsvermögen nimmt in den folgenden Zellen noch mehr ab, wie uns die Fig. 4, 5 u. folg. zeigen sollen. Eine gröbere Körnelung des Nukleolus läßt sich nicht in Abrede stellen (Fig. 4). Diese gröbere Körnelung wird immer feiner (Fig. 6 ff.). Damit parallel laufend konstatiert man, daß die ursprünglich scharfe Umgrenzung (s. Fig. 4)

---

1) B. Lidforss, Über kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen Zellkernen und Chromatophoren. Lunds Universitäts Arsskrift, N. F., Afd. 2, Bd. 4, No. 1: Kongl. fysiogr. Sällskapets Handl., N. F., Bd. 19, Nr. 1.

schwindet (Fig. 6); die kugelige Form geht in eine polygonale über, wobei die Ecken spitz und ausgezogen erscheinen (Fig. 6, 7 ff.), als würden Fortsätze in die umliegende Kernmasse dringen. Sobald diese Veränderungen im Nukleolus auftreten, vergrößert er sich außerordentlich rasch und bald tritt eine Zerteilung auf. Diese Vorgänge veranschaulicht deutlich Fig. 7. Während dieses raschen Wachstums hat der Nukleolus seine körnelige Struktur verloren. Nach der Zerteilung des Nukleolus in zwei kann der eine Teil oder beide Teile sehr rasch wiederum zerteilt werden (Fig. 8), so daß man in einem Kerne 3, 4 und noch mehr Kernkörper von verschiedener Gestalt und Größe findet. Auf ihr Auseinanderweichen sei aber noch ganz besonders hingewiesen! Zunächst noch eng aneinander liegend (Fig. 8), entfernen sich die Teilprodukte alsbald voneinander (Fig. 9, 10), wobei die kleineren Nukleolen ihre Lage im Zentrum des Kernes sofort aufgeben und gegen dessen Peripherie wandern. Da sie dabei an Färbbarkeit und Größe verlieren, sehe ich mich mit Rücksicht auf analoge Beobachtungen und Deutungen anderer Autoren bei anderen Objekten auch hier zu der Annahme genötigt, daß diese nukleolaren Veränderungen auf eine langsame Auflösung zurückzuführen sind, wobei die Nukleolarsubstanz in gelöster Form austritt. Ein Austreten von geformter Substanz aus dem Kerne konnte niemals gesehen werden.

Für die Richtigkeit dieser Deutung spricht zunächst die oben gegebene Entwicklungsgeschichte der Nukleolarsubstanz. Würden wir die Deutung umkehren und in jenen blauen kleinen nukleolaren Körperchen der Kernperipherie entstehende Nukleolarsubstanz erblicken, dann müßte sich dieselbe im Kernzentrum aufspeichern, sie würde zur Reservesubstanz, für deren etwaige Verwendung die Entwicklung der Sprosse keine Anhaltspunkte gibt.

Nukleolen der oben beschriebenen Art (Fig. 6—10) finden sich in den ausgewachsenen Zellen des Hauptstammes und der mit gleich großen Zellen versehenen Nebenäste. Ganz abweichend sind dagegen die Kerne der nahe der Basis gelegenen Zellen (Fig. 11, 12). In bezug auf die Kerngröße stimmen sie bisweilen noch mit den Zellen aus der mittleren Region überein (Fig. 11), meistens nimmt aber ihre Größe rasch nach unten ab, so zwar, daß die unteren Kerne zur Größe der Kerne der oberen Zellen (Fig. 4, 5) herabsinken. Mit dieser Größenabnahme geht wieder die Reduktion der Nukleolarsubstanz Hand in Hand, sowohl was Menge, als auch was Masse anbelangt. Nukleolen solcher Kerne wie in Fig. 11 färben

sich schwach, sie enthalten Vakuolen und haben ein homogenes, glasiges Aussehen. Noch weiter ist die Reduktion des Kernes samt Nukleolarsubstanz in den noch tiefer gelegenen Kernen (Typus Fig. 12) gegangen. Das Maschenwerk der Kerne wird undeutlicher, der Nukleolus hat noch mehr von seinem Färbungsvermögen eingebüßt und macht im Vergleich zu den übrigen einen völlig degenerierten Eindruck.

Zur Zeit starken Wachstums der Pflanzen im Frühjahr verhält sich die Nukleolarsubstanz von dem soeben Gesagten teilweise abweichend. Man findet in dieser Zeit in den Zellen der mittleren Partien der Stämmchen einen großen runden Nukleolus und um ihn herum kleinere in größerer Auswahl (4—9), welche von dem großen abgeschnürt werden.

II. Kurztriebe.

Die Kerne der Scheitelzellen der noch wachsenden Kurztriebe erinnern an die Kerne der Scheitelzelle der Hauptstämmchen. Diesen stehen sie aber in bezug auf die Größe sehr nach. Hingegen ist die Grenze des Kernes gegen das umliegende Plasma gleichfalls keine scharfe; der in Einzahl vorhandene Nukleolus ist groß und dicht. Auch darin stimmt die Kernsubstanz der Scheitelzelle der Kurztriebe mit den oben beschriebenen überein, daß sie weniger dicht als das Zellplasma ist. Die nach unten folgenden Zellen besitzen nur einen sehr kleinen Kern mit einem winzigen Kernkörperchen, das fast stets in Einzahl vorhanden ist. Dieses Aussehen kommt allen Kernen der Zellen der Kurztriebe (vgl. Textfig. 1 *b*) mit alleiniger Ausnahme der Basalzelle zu, die auf einer Zelle des Hauptstammes oder eines Langtriebes sitzt. Diese Basalzelle (Textfig. 1 *a*) besitzt einen auffallend großen Kern mit dichtem Netzwerk, großem und stark färbbarem Nukleolus. Ein solcher Kern erinnert sofort an die schon oben beschriebenen Kerne aus der obersten Region der jungen Stammzellen (Taf. I, Fig. 3). Dieser auffallende Unterschied gegenüber den anderen Kernen der Kurztriebzellen drängte sich dem Interesse um so mehr auf, da er jederzeit und überall zu beobachten war. Über die Ursachen seines abweichenden Verhaltens werde ich weiter unten sprechen, da zunächst noch ein anderes sehr auffälliges Verhalten der Basalzellen zu erwähnen ist.

Die im vorigen Herbste bis Mitte Dezember angefertigten Präparate zeigten mir alle die Basalzelle so, wie dies die Abbildung

der Zelle in Textfig. 1*a* zur Anschauung bringt. Das hier nicht mitgezeichnete reichlich vorhandene Plasma besaß, von den manchmal vorhandenen geringen Stärkemengen abgesehen, keine weiteren geformte und färbbare Substanzen.

Dagegen fielen mir in den heuer von April ab gemachten Präparaten die Basalzellen von in Delafieldschem Hämatoxylin gefärbten Material sofort durch ihre tief blauschwarze Färbung in die Augen. Bei stärkerer Vergrößerung zeigte sich die Ursache: Die Basalzellen enthielten tiefblau gefärbte Körner in wechselnder Menge und Größe. Die genaue Untersuchung ergab folgendes.

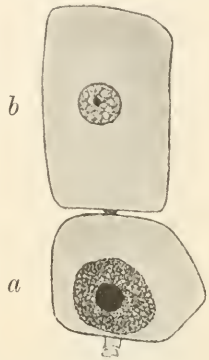


Fig. 1.
a die Basalzelle eines Kurztriebes,
b die nächstfolgende Zelle. Vergr. 1000.

Schon die jüngsten, eben von der Zelle des Hauptstammes abgetrennten Kurztriebbasalzellen führen die kleinen, rundlichen Körperchen in ihrem dichten plasmatischen Inhalte in wechselnder, meist geringer Anzahl (Taf. I, Fig. 13). Die älteren Kurztrieb - Basalzellen führen sie dagegen in größerer Anzahl, oft massenhaft, so daß die Zelle ganz angefüllt erscheint (Textfiguren 2—7). In diesem Falle lassen sich auch in der nächstfolgenden event. auch noch in der nächsten Zelle der Seitenzweige die fraglichen Körner beobachten.

Die ursprünglich winzigen, nur mit starker Vergrößerung sichtbaren Körnchen sind von rundlicher Gestalt (Textfig. 2, 3, 4). Sie wachsen rasch, unter Umständen bei Verdunkelung sogar sehr rasch binnen wenigen Stunden zu ansehnlichen Körnern heran, wobei sie entweder ihre runde Gestalt bewahren oder eine ganz unregelmäßige Gestalt annehmen (Textfiguren 5, 6, 7). Neben kleinen treten unvermittelt größere auf (Textfig. 4). Die größeren Körner teilen sich (Textfig. 4). Eigentümliche Bildungen weisen die beiden Zellen in Textfig. 6, 7) auf. Hier erwecken die Körner den Anschein, als ob sie Fortsätze zwischen den Inhalt der Zelle aussenden würden. Dieser besteht aus Stärkekörnern, mit denen die

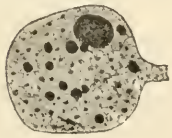


Fig. 2.
Basiszelle mit entsteh. Körnchen. Kern in Ruhelage. Vgr. 1000.

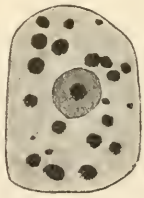


Fig. 3.
(Kurztrieb) - Basiszelle mit lebhaft wachsenden rund. Körnchen. Kern in das Zentrum vorger.

Zelle vielfach in den mittleren Partien der Pflanzen ganz angefüllt erscheint (Textfig. 2, 4, 6). Jene Fortsätze könnten mithin nicht direkte Bildungen der Körner selbst sein, sondern durch Pressung ihrer weicheren Substanz seitens der harten Stärkekörner entstanden sein. Auch die halbkreisförmigen Eindrücke lassen sich leicht als durch die anliegenden runden Stärkekörner hervorgebracht erklären. Indessen konnte ich in der in Textfig. 7 dargestellten Zelle diese Ausbuchtungen und Fortsätze sehr gut beobachten, ohne daß die Immersion Stärkekörner oder sonstige geformte Inhaltskörper erkennen ließ. Desgleichen ist die Oberfläche der beiden großen Körner in Textfig. 4 glatt, wiewohl gleichfalls die Zelle mit Stärke ganz erfüllt ist. Erklären lassen sich diese beiden Fälle wohl in dem Sinne, daß im ersteren Falle die Stärke aufgelöst wurde und verschwunden ist, im zweiten der bis jetzt auf die großen Körner

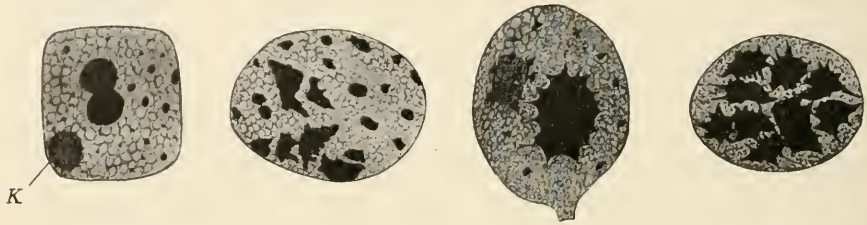


Fig. 4. Basiszelle mit zwei großen, sich teilenden Körnern und vielen kleinen. Kern i. Ruhe. Vergr. 1000.

Fig. 5. Basiszelle mit ganz unregelmäßig gestalteten Körnern. Zelle mit Inhalt dicht angefüllt. Vergr. 1000.

Fig. 6. Basiszelle mit einem einzigen, groß ausgebuchteten Korn. Daneben einige winz. kleine Körnch. Kern in Ruhe. Vgr. 1000.

Fig. 7. Basiszelle mit vielen Körnern, die mit Fortsätzen versehen und ausgebuchtet sind. Stärke in fester Form nicht vorhanden. Vergr. 1000.

seitens der Stärkekörner ausgeübte Druck — wenn ein solcher überhaupt schon vorhanden — zu klein war. Ob also die Fortsätze und Eindrücke der größeren Körner aktiver Natur sind, d. h. auf ein Gestaltungsvermögen der Körner selbst zurückgehen, oder ob sie passiver Natur, d. h. durch den Druck anliegender Stärkekörner hervorgerufen, das läßt sich aus den morphologischen Befunden allein nicht ganz sicher klarstellen.

Hämatoxylin nach Delafield färbt sie weit intensiver als die Nukleolen; sie erscheinen tief blauschwarz gefärbt. Boraxkarmin erzeugt nur eine schwach rötliche Färbung. In Jod erscheinen sie schwach gelblich braun, in Jodjodkali stark gelblich braun. Salpetersäure konz. × Wasser im Verhältnis 3 : 1 läßt sie unverändert

im Verlaufe von 30 Min. Diese Reaktionen sagen leider nur, daß die Körner aus einer Eiweiß-Verbindung bestehen[1]).

Der Entstehungsgeschichte nach könnten die fraglichen Körner aus dem Plasma oder dem Kerne stammen. Sie liegen in der Zelle zerstreut, ohne daß sich ein Ort nennen ließe, an dem sie wenigstens während einer gewissen Zeit oder während eines bestimmten Entwickelungsstadiums hauptsächlich vorkämen. Ich glaube mit Rücksicht auf die Chromidien-Epidemie im besonderen noch betonen zu müssen, daß ich sehr darauf achtete, ob zunächst eine lokale Beziehung zum Kerne irgendwie vorhanden sei. Das war aber nie der Fall. Zwar findet man sie auch in der Nähe des Kernes, dessen Membran sogar anliegend, sowohl größere als auch kleinere Körner. Das Plasma ist zwar meist wie ganz allgemein im Pflanzenreich in der Umgebung des Kernes dichter (Fig. 13) und gerade die kleinsten Körnchen sind in seiner unmittelbarsten Nähe. Vergleichen wir aber die folgenden Textfiguren 2, 3, 4! Hier sind die kleinsten Körnchen am weitesten vom Kerne entfernt. Was ich in meinen Präparaten zu sehen bekam, ließ auf einen Ursprung aus dem Kerne in keinem Falle schließen; wohl aber wiesen die Größenverhältnisse der Körner und ihre Lage auf eine Entstehung im Plasma der Zelle hin.

Zu diesen Resultaten gelangt man auch, wenn man die Zellen vieler Pflanzen zu verschiedenen Jahres- und Entwicklungszeiten vergleichend prüft. Die Kerne der Kurztrieb-Basalzellen an den oberen Teilen der Pflanzen enthalten ein dichtes Maschenwerk, in welchem niemals geformte oder färbbare Bestandteile außer dem in Einzahl vorhandenen Nukleolus vorkommen. Gerade hier müßte eine Bildung und ein Austreten der Körnchen im Kerne resp. aus demselben zu sehen sein. Die Kerne der basalen Kurztriebzellen an den mittleren und unteren Teilen der Pflanzen sind kleiner als die in weiter oben gelegenen Zellen und offenbar in einem zeitweiligen Ruhezustande (Textfig. 2, 4), wie dies aus ihrer konstanten Lage in der unteren Ecke der Zelle in der Richtung gegen das Stämmchen, sowie aus dem Umstande erhellt, daß die Zellen vielfach Stärke speichern. Diese Kerne sind auf keinen Fall mehr imstande, Substanzen in größerer Menge zu produzieren und nach außen abzugeben. Es fehlen somit dem Kerne alle jene Momente,

1) Nach Absendung des Manuskripts wurde ich auf morphologisch ähnliche Bildungen aufmerksam, die K. Shibata (Cytolog. Stud. über die endotrophen Mykorrhizen, diese Zeitschr., Bd. XXXVII, S. 655) in den Pilzvesikeln bei *Psilotum triquetrum* beschreibt.

unter denen wir sonst im Pflanzen- und Tierreiche die Chromidien-Bildung vor sich gehen sehen.

Somit gibt auch die Entwicklungsgeschichte keinen Anhaltspunkt, diese Körner als aus dem Kerne entstehend, als Chromidien, zu bezeichnen. Sie müssen somit im Plasma entstehen, wofür unten auch ein direkter Beweis erbracht werden wird[1]).

Der Frage nach der Bedeutung und der Funktion der Körner stelle ich voran die Frage nach den Ursachen des abweichenden Verhaltens der Basalzelle der Kurztriebe gegenüber den anderen Zellen derselben. Auf diese Frage erhielt ich die Antwort leicht durch den Umstand, daß ich die Pflanzen in regelmäßigen Abschnitten durch ein ganzes Jahr hindurch untersuchte. Dadurch zeigte es sich, daß zu gewissen Zeiten von Februar bis Anfang September die Kurztriebäste bis auf die Basiszelle abfallen, worauf diese Zelle einen neuen Kurztrieb produziert. Es kommt aber auch der Fall vor, daß die Basiszelle einen Kurztrieb bildet, bevor noch der alte abgefallen ist. Dieser geht in der Folge langsam zugrunde. Somit stellt der Kern der Basiszelle einen dauernd teilungsfähigen Zellkern dar, wozu dessen Größe sowie der reichliche Zellinhalt notwendige Bedingungen sind.

Da die Körner gerade vor und während der Periode, in welcher die Kerne Teilungen eingehen und den neuen Kurztrieb bilden, am reichlichsten vorhanden sind, mußte es scheinen, als ob sie beim Aufbau der neuen Organe als Baumaterial Verwendung finden würden. Auch liefern zweifellos die Kohlehydrate Stoffe zu ihrer Bildung, da gerade während des Auftretens der Körner eine Stärkeabnahme in den Stammzellen und den Kurztriebzellen oft — nicht immer — sicher festgestellt werden konnte. Auch läßt sich die Form der größeren Körner dahin auslegen, daß sie durch ihre Fortsätze und Einbuchtungen, mögen diese nun aktiv oder passiv entstanden sein, die Stärkekörner umgeben und sie dadurch leichter zur Auflösung bringen können.

Zwei Tatsachen sprechen noch ganz besonders dafür, daß die Körner ein rasch zur Verfügung stehendes Baumaterial darstellen.

1. Schreitet die Basiszelle des Kurztriebes zur Bildung eines neuen Ästchens, was durch Ausstülpung ihrer Membran frühzeitig kund wird, so verlieren in der Folge die Körner an Größe und

---

1) Welchen indirekten Anteil der Kern durch Substanzabgabe in gelöster Form (Kernstoffwechsel-Zwischenprodukte) hat, läßt sich wohl vorderhand kaum entscheiden.

ihre substantielle Veränderung zeigt sich in ihrem immer geringer werdenden Färbungsvermögen gegenüber Delafieldschem Hämatoxylin. Liegen die fraglichen Körner auch, wie schon oben erwähnt, in der zweiten oder dritten Zelle des Kurztriebes, so färbt sich zur Zeit ihrer Auflösung das Plasma des Tüpfelkanales, der in die Basiszelle führt, intensiver blau als sonst.

2. Sind die Pflanzen, bei denen ich mich durch Stichproben überzeugt hatte, daß sie die Proteinkörner nicht führten, der Verdunkelung ausgesetzt, so traten schon nach ca. 16 Stunden die ersten Spuren derselben auf. Es waren ungemein kleine scharf begrenzte Körperchen, die massenhaft wie schwarze Punkte zerstreut im Plasma verteilt lagen. Nach 36 Stunden waren sie größer geworden, ohne daß ihre Zahl vermehrt zu sein schien. Nach 48 Stunden hatte ihre Größe abermals zugenommen, wobei einige Körner ohne erkennbaren Grund den übrigen in der Größe sehr vorausgeeilt waren.

Nun trat aber jene oben angedeutete Beziehung zwischen der Neubildung von Kurztrieben und dem Auftreten der Körnchen deutlich zutage, da die verdunkelten Pflanzen vielfach ihre Kurztriebe bis auf die Basiszelle abwarfen, um sie später unter normalen Lebensbedingungen sofort wieder zu ersetzen. So hat es der Experimentator mit Hilfe des Dunkelversuches in der Hand, das Abwerfen der Kurztriebe (Laubfall) und die Bildung der Körner zu veranlassen, durch Darbietung von normalen Lebensbedingungen aber den rückläufigen Prozeß einzuleiten.

Die Entstehung der Körnchen während der Verdunkelung gestattet aber auch die Beibringung des direkten Beweises der schon oben postulierten Forderung, daß die Körner ohne eine direkte, sichtbare Beteiligung des Kernes im Plasma gebildet werden.

Des weiteren haben wir in unserer Alge unter den Ceramiaceen einen Vertreter für die besonders von Rhodomelaceen bekannte Erscheinung des „Laubwechsels“, der dadurch noch interessanter wird, daß wir, wie bei höheren Pflanzen, unter den oben geschilderten Umständen das Abwerfen der Assimilationsorgane (Kurztriebe) bewirken können.

Betreffs der Behandlung des 3. Punktes: Wie verhalten sich die Kerne gegenüber Verdunkelung und Reagentien? sei bemerkt, daß ich nur den Einfluß des ersten Faktors untersuchen konnte.

Ich brachte zu diesem Zwecke meine Kulturgläser an einen dunklen Ort im Aquarium und umhüllte sie noch mit einem dichten, zu photographischen Zwecken dienenden schwarzen Samttuche, so

daß wohl eine völlig ausreichende Verdunkelung erzielt wurde. Die Temperatur an diesem Orte wies gegenüber dem normalen Standorte der Kulturen keinen Unterschied auf.

Nach 24 stündigem Verweilen wurden einige Pflanzen untersucht. Dabei zeigte sich in bezug auf Größe, Form und Lage der Kerne gar kein Unterschied gegenüber den zu Beginn untersuchten Kontrollpflanzen. Hingegen war die Zahl der Nukleolen vermindert. Es fand sich da meist nur noch ein einziger oder höchstens zwei, wo drei Nukleolen erwartet werden mußten, und 2—3 Nukleolen, wo deren 4—6 in den entsprechenden Kernen der Kontrollpflanzen vorhanden waren. Nach 48 stündigem Verweilen war die Zahl meist noch etwas herabgegangen; diesfalls waren die Nukleolen noch größer geworden, mehr abgerundet und dichter und durch ein auffällig intensives Tinktionsvermögen ausgezeichnet. Es konnte somit nur ein Zusammenfließen der Nukleolensubstanz, niemals aber eine Zerteilung und Wanderung gegen die Kernmembran beobachtet werden. Bei noch länger andauernder Verdunkelung bis zu 4 Tagen zeigten die Nukleolen keine sichtbare Veränderung mehr, es war ein stationärer Zustand erreicht. Schädigung zeigten die verdunkelten Pflanzen meist erst nach dem 6. Tage.

Diese Tatsachen weisen darauf hin, daß die Kerne von *Antithamnion cruc. v. tenuissima* unter dem Einflusse der Verdunkelung die Produktion von Nukleolensubstanz sistieren und daß die im Kern in Bildung begriffene resp. schon fertig vorhandene in einen einzigen großen oder einige weniger größere, runde, dichte Nukleolen zusammenfließt. Solche Kerne sind unter dem Einflusse der Verdunkelung offenbar in ein Ruhestadium eingetreten.

Ich habe im Vorausgehenden jene Kernphänomene geschildert, die sich an meinem Material während der Dauer eines Jahres abspielten. Die Interpretation kann, so scheint es mir, nur auf physiologischer Grundlage gegeben werden und dürfte mit der Beantwortung der letzten Frage: In welchem physiologischen Zusammenhange mit der Zelle steht die Form, Lage und der Inhalt des Kernes? zusammenfallen.

Bezüglich der Form der Kerne wurden oben zwei Typen vorgeführt, nämlich die kugligen der jüngsten und der ältesten Zellen, und die ovalen bis spindeligen (bipolare, multipolare) Kerne der mittleren Zellen eines Stämmchens. Die Entwicklung verlief also in der Weise, daß die in den jungen Zellen enthaltenen runden Kerne parallel mit dem Längenwachstum der Zelle ebenfalls ein

Längenwachstum zeigten und daß die ältesten Kerne allmählich wieder der Kugelform sich näherten, wiewohl sich ihre langgestreckten Zellen nicht verkürzten. Diese Beobachtung veranlaßt mich, auch hier wieder ganz entschieden dafür einzutreten, daß die Kernform aktiv erworben und nicht von der heranwachsenden Zelle erzwungen ist. Bekanntlich sprach Miehe[1]), nachdem früher schon Haberlandt, Rosen u. a.[2]) sich ähnlich geäußert hatten, die Form der spindeligen Kerne mit großer Entschiedenheit als Zwangsformen an und sah in den langen Kernfortsätzen nur die Wirkung eines Zuges. Hierzu veranlaßten ihn seine Beobachtungen der Kernfortsätze bei *Hyacinthus*, die er deutiich bis an die Hautschicht verfolgen konnte und die nach seiner Meinung dort festgewachsen sind. Dadurch würde beim allmählichen Heranwachsen der Zelle der Kern gestreckt und seine Gestalt dadurch bestimmt. Doch war schon früher, besonders von Kohl[3]) festgestellt worden, daß solche spindelige Kerne auch in Zellen vorkommen, deren Dimensionen und Inhaltskörper sehr wohl das Beibehalten einer kugeligen Form gestatten würden, und sieht sich zu der Annahme genötigt, daß dem Zellkerne ein aktives Ausgestaltungsvermögen zukomme, dessen voller Ausübung bisweilen wohl äußere Hindernisse entgegenwirken. Unter den in neuester Zeit erschienenen Arbeiten verweise ich besonders auf die schon oben erwähnte Publikation von Lidforss, aus der überzeugend hervorgeht, daß dem Kerne ein aktives Gestaltungsvermögen eigen ist. Ein solches scheint mir auch aus meinen Beobachtungen mit Sicherheit hervorzugehen. Denn wie könnte man anders die mannigfachen Kernformen erklären, die bei *Antith. cruc. var. tenuissima* und ganz bssonders bei dem später zu besprechenden *Antith. plumula* auftreten, wiewohl die Zellform dieselbe ist? Ja, in den ältesten Zellen werden die Kerne sogar rund, wiewohl die Zelle noch ihre Gestalt beibehält und Plasmastränge Kern und Hautschicht verbinden. Die Plasmastränge resp. kinoplasmatischen Fortsätze, die von den Spindeln der Kerne gegen die Hautschicht verlaufen, sind als weiche, elastische Stränge ganz außerstande, den durch sein Gerüst und seine Membran gewiß weit festeren Kern auszudehnen! Sie dienen der Übertragung der von

1) H. Miehe, Histologische und experimentelle Untersuchungen über die Anlage der Spaltöffnungen einiger Monokotylen. Bot. Centralbl., Bd. LXXVIII, 1899, S. 386 ff.

2) Jos. Schiller, a. a. O., S. 2, 1909.

3) F. G. Kohl, Zur Physiologie des Zellkerns. Bot. Centralbl., Bd. LXXII, 1897, S. 168, 169.

Zelle zu Zelle gehenden Impulse, zur Stoffleitung, allgemein zu physiologischen Zwecken. Darüber haben ja Strasburger und Lidforss hinreichende Tatsachen zutage gefördert.

Des weiteren mußte geprüft werden, ob auch der Lage des Zellkernes eine Bedeutung zukomme. Eine vergleichende Untersuchung ergab, daß der Zellkern in den jungen embryonalen und isodiametrischen Zellen in der Mitte liegt und daß er diesen Platz konstant beibehält. Beim Längenwachstum der Zelle behält er gleichfalls seine zentrale Lage konstant bei. Selten rückt er etwas gegen oben vor. Daß diese Kernlage keine willkürliche ist, ergibt sich z. T. aus der Verteilung der Stärke in den Zellen. Diese findet sich entweder nur im oberen Teile der Zellen, wo die Kurztriebe (Assimilationsorgane!) inseriert sind, oder an beiden Enden und die an diesen Orten angehäuften Stärkemengen sind oft durch Monate hindurch vorhanden. Dagegen ist die Umgebung des Kerns meist ganz frei von geformter Stärke, wohl aber zeigte die Jodreaktion gelöste Stärke an. Diese Tatsache glaubte ich anführen zu sollen, wiewohl sie mit Rücksicht auf den noch embryonalen Entwicklungszustand der Zellularphysiologie gegenwärtig noch nichts sagt.

Die der Spitze eines Stämmchens angehörenden Kerne (Fig. 1 und 2) sind gegenüber den anderen Kernen durch das Fehlen einer Membran auffällig. Das gleiche Verhalten zeigen die folgenden Kerne der Zellen der Scheitelregion, selbst noch zur Zeit des Auftretens der Vakuolen (Fig. 2). Das besagt, daß eine Membranabgrenzung zwischen Kern und Plasma auf gewissen Entwicklungsstadien nicht nötig ist. Wenn die Kernwand tatsächlich, wie dies z. B. Haberlandt[1]) neuerdings betont hat, in Analogie mit der Vakuolenwand eine den Stoffverkehr zwischen Zellkern und Cytoplasma regulierende Membran darstellt, dann läßt das Fehlen der Membran in solchen lebhaft tätigen jungen Zellen wohl nicht den Schluß zu, daß kein Stoffaustausch zwischen Kern und Plasma stattfindet, vielmehr bei den großen Anforderungen, die an den Kern infolge der beständig vorsichgehenden Teilungen und des lebhaften Zellenwachstums gestellt werden, ein sehr lebhafter Stoffwechsel vorhanden ist, daß aber die zum Austausch gelangenden Substanzen eine noch so geringe Differenzierung aufweisen, daß eine regulierende Membran nicht zur Entwicklung gelangt[2]).

---

1) G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl., 1909, S. 28.

2) Bei meinen cytologischen Studien der Kernvorgänge in den Tetrasporenmutterzellen und den Procarpien bei *Nitophyllum punctatum* fand ich ebenfalls die Kerne auf gewissen Stadien ohne Membran.

Desgleichen ist in solchen embryonalen Kernen ein Reticulum (Lininnetz) noch nicht vorhanden. Mit Rücksicht auf ähnliche Kerne in den embryonalen Teilen höherer Gewächse führe ich diesen Fall deswegen hier an, weil hier bei unserer Alge die Substanz des Kerns so locker ist, daß von dem Kernnetze unbedingt etwas gesehen werden müßte, wenn es vorhanden wäre, zumal bei einer Vergr. von ca. 1600 × und bei der angewandten intensiven künstlichen Beleuchtung. Da aber trotzdem die Produktion von Nukleolar- und Chromatinsubstanz vor sich geht, ist hierauf jene Kernstruktur offenbar ohne Einfluß und ihre Bedeutung zurzeit völlig unbekannt.

Schon oben wurde darauf verwiesen, daß der Nukleolus auf Grund seines Baues und seines färberischen Verhaltens in zwei Modifikationen auftritt. Hier fragt es sich, inwiefern vom zellphysiologischen Standpunkte sich ein Verständnis gewinnen läßt.

Die Kerne der obersten Zellen (1 bis ca. 8) mit ihren dichten und stark färbbaren Nukleolen unterliegen Teilungen, die Scheitelzelle natürlich in unbegrenzter Anzahl, die übrigen nur je zwei Teilungen behufs Bildung je zweier Kurztriebe. Zu Beginn dieser Kernteilungen sah ich aber den Nukleolus aus dem Kernraum verschwinden. Haecker[1]) hat bekanntlich die Nukleolen vom Standpunkte seiner Kernsekrettheorie als ein „Abspaltungs- resp. Zwischenprodukt des Stoffwechsels“ angesehen, das noch „während der Kernruhe oder zu Beginn der Mitose als eine Art Sekret aus dem Kernraume entfernt wird, und zwar entweder in gelöster oder ungelöster Form“. Sehen wir den Kern als den alleinigen Produzenten von lebender Substanz an, so muß die in den Zellraum ausgestoßene Nukleolarmasse beim Ersatz und Aufbau des sich durch die Zellteilung beständig verringernden lebenden Plasmakörpers der Zelle verwendet werden. Da der Bedarf an lebender Substanz ein umso größerer sein wird, je lebhafter die Teilungen stattfinden, so wird die Produktion von lebender Substanz in Form von großen und — mit Rücksicht auf die geringe Kerngröße — dichten Nukleolen zur notwendigen Folge.

Zum Verständnis der Kerne (Taf. I, Fig. 4, 5 u. 6) muß berücksichtigt werden, daß sie im Wachstum begriffen sind. Es wird allerdings nur zum geringsten Teile ein wirkliches Wachstum sein, vielmehr deuten meine Präparate nur auf eine Auflockerung der

1) V. Häcker, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena, 1899, S. 116.

früher sehr dichten Kernsubstanz hin. Stellen wir uns wieder auf dem Boden der Häckerschen Theorie, derzufolge die Nukleolarsubstanz „während der vegetativen Tätigkeit der Zelle und des Kernes in oder an den chromatischen Balken und Fäden zur Abscheidung gelangt“, so erscheint es selbstverständlich, daß während dieser Kernveränderungen die Abspaltung und Ansammlung von Nukleolarsubstanz unterbleibt. Daß diese Deutung richtig ist, ergibt sich aus der Betrachtung der nächstfolgenden Kerne (Typus Fig. 6), die zeigen, daß die Produktion von Nukleolarsubstanz sofort beginnt, sobald die Kerne ihre definitive Größe nahezu erreicht haben.

Wodurch ist aber die lebhafte Produktion von Nukleolarsubstanz veranlaßt? Der Hauptstamm mit seinen Langtrieben ist nicht bloß in morphologischer, sondern auch in physiologischer Beziehung der wichtigste Teil der Pflanze. In ihn strömen aus den Kurztrieben, den wichtigsten Assimilationsorganen, die Assimilate hinein, wo sie, wie schon oben erwähnt wurde, oft in gewaltigen Mengen aufgestapelt werden. Durch die Zellen des Hauptsprosses müssen sie nun an die Verbrauchsorte zur Anlage neuer Organe oder zu deren Wachstum transportiert werden. Diese Prozesse sind aber mit mannigfachen chemischen Umlagerungen verbunden. Daß daran der Kern beteiligt sein muß, geht per analogiam aus vielen Beobachtungen bei höheren Pflanzen sicher hervor. Die rege Produktion von lebender Substanz seitens der Kerne und deren Abgabe an das Plasma ist ein deutliches Zeichen der lebhaften Wechselbeziehungen zwischen Kern- und Zellplasma, die gerade in den großen Zellen der Hauptsprosse und Langtriebe so deutliche sind, weil eben hier jene soeben angegebenen mannigfachen physiologischen Prozesse sich abspielen müssen, während die Kurztriebe hauptsächlich der Kohlensäureassimilation dienen[1]). Diese einfache physiologische Arbeitsteilung scheint mir für meine noch vorzunehmenden zellularphysiologischen speziellen Untersuchungen ein günstiger Umstand zu sein.

Ist das Obige richtig, so werden wir an jenen Teilen des Hauptstammes, in denen jener Prozeß im Plasma der Zelle nicht stattfindet, auch in den Kernen einen Stillstand konstatieren können. Das ist in der Tat in den unteren, nahe der Anheftungsstelle der

---

1) Es braucht wohl kaum gesagt zu werden, daß die mit Chromatophoren versehenen Hauptsproßzellen in bezug auf die Assimilation weit hinter den Kurztrieben zurückbleiben.

Fäden gelegenen Zellen der Fall. Dieselben sind arm an Inhaltsstoffen und liegen weit entfernt von den leitenden Partien des Sprosses. Ein kleiner kümmerlicher Nukleolus in dem kleiner und rund gewordenen Kerne zeigt deutlich, wie unproduktiv er geworden ist und daß die Wechselbeziehungen nahezu am Nullpunkte angelangt sind.

In Übereinstimmung mit meinen Ergebnissen bei der untersuchten Rotalge hat auch Schwarz[1]) bei verschiedenen höheren Pflanzen durch zahlreiche Messungen ermittelt, daß die Zellkerne und Nukleolen wachsender, sich nicht mehr teilender Zellen eine Zeitlang an Größe zunehmen, um sich dann später zu verkleinern. Es liegen somit bei höheren Pflanzen ganz gleiche Verhältnisse vor.

Die Einzahl der Kerne ist bei *Antithamnion*, wie wir seit den oben erwähnten Untersuchungen von Schmitz wissen, die Regel. Doch zeigte sich die nahe Verwandtschaft mit *Callithamnion* während meiner Untersuchungen auch zytologisch darin, daß sich immer wieder Zellen vorfanden, die 3—7 Kerne führten. Doch war dies nur in den großen, älteren Zellen des Hauptstammes der Fall. Sie entstehen durch Fragmentation des Kernes. Einige Male sah ich 5—8 Kerne wie Perlen in gerader Linie eng aneinander liegend. Die Ursache der Vielkernigkeit war meist nicht zu erkennen. Gewisse vielkernige Zellen zeigten Verletzungen oder Deformierungen, so daß vielleicht ein äußerer Anstoß die Vielkernigkeit veranlassen mag.

B. *Antithamnion plumula* (Ellis) Thur.

Während *Antithamnion cruc. f. ten.* eine sehr zarte Alge mit spärlicher Verzweigung ist, bietet *Ant. plumula* das gerade Gegenteil. Es ist bekanntlich eine mittelgroße bis zu 12 cm lange Alge mit zahlreichen Langtrieben und reichlich verzweigten Kurztrieben, die meist zu je 4 an jeder Stammzelle entspringen. Allerdings sind überwiegend nur zwei vollständig entwickelt. Ein Blick auf die bezüglichen Kerne von *Ant. plumula* zeigt denselben gewaltigen Unterschied. Wenn man die beträchtlich großen Stammzellen sieht, so ist es fast unverständlich, daß sie nur einen einzigen Kern

1) F. Schwarz, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des pflanzlichen Zellkernes nach der Teilung. Beitr. zu „Biologie der Pflanzen", IV. Bd., 1. Heft, 1884, zitiert nach Zacharias: Über Beziehungen des Zellenwachstums zur Beschaffenheit des Zellkernes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XII, S. 103.

führen. Erst die Größe und Eigenschaften dieser Kerne machen uns die Einzahl verständlich.

Die auf *Antithamnion plumula* sich beziehenden Abbildungen der Kerne (Figuren 14—31) stammen alle von einer Pflanze und stellen auch hier wie bei *Ant. cruc. v. ten* aufeinander folgende Kerntypen von der Spitze einer Pflanze bis nahe der Basis dar. Doch konnte ich die Zellen der kriechenden Stämmchen, aus denen, wo sie vorhanden sind, sich bekanntlich die aufrechten erheben, nicht untersuchen, da mir solche nur wenige Male vor Augen kamen und dabei so mit Epiphyten usw. bedeckt waren, daß von dem Zellinhalte nichts zu sehen war. Ganz ähnlich erging es auch meist bei den untersten Zellen der Hauptstämmchen.

Indem ich auch hier die oben angegebene Reihenfolge innehalte, sei zunächst über Form und Größe berichtet. Der Kern der Scheitelzelle und der nächstfolgenden 2—5 Kerne stimmen mit denen bei *Ant. cruc. f. ten.* überein. Die Fig. 14 bei *Ant. plumula* würde ungefähr der Fig. 2 bei *Ant. cruc. f. ten.* entsprechen. Dieser Kern zeigt keine regelmäßige Umgrenzung, eine Eigenschaft, die fast allen Kernen dieser Pflanze zukommt. In der Tat ist die Mannigfaltigkeit der Kernform eine so große, daß man kaum in einer einzigen Zelle einen Kern sieht, der dem in einer anderen Zelle vollständig gleich wäre. Welch gewaltiger Unterschied gegenüber *Ant. cruciatum!* In den jüngeren Zellen erscheinen die Kerne zunächst polygonal (Figuren 14—18), dann in den folgenden mehr rundlich (Figuren 19—21). Auf diesem Stadium der Kerne wachsen die Zellen sehr bedeutend. Dasselbe tun auch die Kerne, die überdies noch eine auffällige Lappung aufweisen (Figuren 22—25). Durch diese wird nicht bloß die Größe bedeutend vermehrt, sondern auch, was gewiß für den Kernstoffwechsel noch weit wichtiger ist, die Oberfläche ganz außerordentlich vergrößert. Die Richtung der Lappen ist sehr häufig dieselbe in mehreren aufeinander folgenden Kernen. Doch ändert sie sich in einer anderen Region des Stämmchens häufig plötzlich.

Auf die gelappten Kerne folgen in noch weiter abwärts gelegenen Stammzellen langgestreckte Kerne, die zunächst noch verschiedene Ausbuchtungen besitzen können, indessen selbe immer mehr verlieren und damit eine regelmäßige Umgrenzung erhalten. Diesen Kernen folgen noch mehr in die Länge gestreckte. Als einen solchen Typus bringe ich den in Fig. 26 (Taf. II) wiedergegebenen Kern. Sie verschmälern sich in der Folge noch mehr und werden dabei

immer kleiner (Fig. 27, 28, Taf. II). An ihnen tritt eine Stelle alsbald hervor, an welcher der Kern sich verschmälert und seine Kernkörperchen von dort zurückzieht (s. Fig. 27 u. 28 unterhalb der Mitte). Dieses Ausziehen des Kernes geht in noch weiter unten gelegenen Zellen unaufhörlich weiter (Figuren 29, 30), so daß mehr oder weniger deutlich die bekannte Hantelform auftritt, die wie in vielen anderen Fällen so auch hier mit einer Zerschnürung des Kernes verbunden ist. Einen solchen Kern, der eben vor diesem Prozesse steht, bringe ich in Fig. 30, bei welchem die eingeschnürte Partie schon sehr schmal ist. Fig. 31 zeigt die vollständige Trennung der beiden Teile. Hinweisen möchte ich auch hier auf die Verringerung der Kernmasse in diesen unteren Zellen. Sollte sich die geschilderte Kernfragmentation in die Zellen der Basis und der Sohle hinein fortsetzen, aus der bekanntlich nach den Beobachtungen zum Teile wenigstens in der kommenden Vegetationsperiode die neuen Pflanzen hervorgehen, so entsteht die nicht unwichtige Frage, wie die Regulation der Vererbungssubstanzen in den Kernen erfolgt, da ja die Fragmentation eine gleichmäßige Aufteilung derselben keineswegs mit sich bringt. Dazu muß erwähnt werden, daß die Kernfragmentation zwar in vielen Pflanzen, besonders in den Herbstpflanzen auftrat, aber durchaus nicht in allen.

Die geschilderten Kernvorgänge kann man zu allen Zeiten an allen Pflanzen vorfinden. Die Abbildungen (Figuren 14—31) beziehen sich auf eine Pflanze, die ich im September 1909 beim Triester Leuchtturme fischte.

Ebenso wie bei der vorhergehenden Pflanze liegen die Kerne in der Mitte oder oberhalb der Mitte der Zelle, innerhalb dieses Raumes jedoch an ganz verschiedenen Stellen. Die langgestreckten Kerne (Figuren 26—30) liegen meist quer oder ein wenig schief zur Längsachse der Zelle: parallel zu derselben liegen sie seltener. Stets liegen sie dem peripheren Plasmaschlauche an und nehmen, im Falle sie quer liegen, die Wölbung der Zelle an.

Bei Betrachtung der Kerne (Figuren 14—27) fällt das Fehlen einer Membran sofort in die Augen. Selbst mit den stärksten Systemen sieht man nur eng aneinander gelagerte Körnchen. Selbstverständlich muß schon aus physikalischen Gründen ein, wenn auch noch so zartes Häutchen die Kernsubstanz vom Zellplasma trennen. Dagegen tritt in den unteren Zellen, die schon die Tendenz zur Fragmentation zeigen, eine deutliche Membran mit den gewöhnlichen Eigenschaften auf (Figuren 28—31). Bei *Ant. plumula*

fehlt somit die Membran allen Zellen bis auf die untersten, während bei *Ant. cruc. v. ten.* dies nur bei den obersten und jüngsten der Fall war.

Auf den Kern selbst eingehend sei bemerkt, daß auch bei *Ant. pl.* zunächst nur eine sehr feine Körnelung im Kern zu sehen ist (Figuren 14, 15), aus der dann erst durch die regelmäßige Lagerung der Lininsubstanz das Reticulum herausgearbeitet wird. Der Kern in Fig. 16 zeigt beispielsweise dasselbe teilweise ausgebildet. Uberraschend groß sind in den folgenden Kernen (Figuren 17—23) die Maschen. Diese Kerne zeigten starkes Wachstum — für dieses gilt gleichfalls das schon oben Gesagte —, dabei erweitern sich die ursprünglich kleinen Maschen, was mit dem Auflockerungsprozesse im Zusammenhange steht. Dieselben sind teils mit ihrem homogenen Inhalte gefüllt, teils enthalten sie einen fein gekörnelten Inhalt (Figuren 18—21). Dieser Inhalt wird in den Kernen (Figuren 25, 26, 27) so dicht, daß das Maschenwerk nur selten an einzelnen Stellen hervortritt.

Die jüngeren Kerne wiesen auf zahlreichen Entwickelungsstadien neben den Nukleolen auch größere Chromatinkörner auf. Selbe sah ich zunächst in Kernen, die noch vollständig embryonalen Charakter trugen (Figuren 15, 16). Auch sie wachsen gleichzeitig mit dem Kerne heran (Figuren 17, 19). Doch gelang es mir nicht, größere Körnchen als die in dem in Fig. 19 dargestellten Kerne zu sehen. Auf älteren Stadien waren sie verschwunden. Der Wachstumsprozeß dieser Chromatinkörperchen spricht gegen eine Deutung derselben als Pseudochromosomen.

Der Nukleolus zeigt schon in den jüngsten Kernen die Tendenz zu starkem Wachstum. Denn schon der ganz junge Kern in Fig. 14 führt einen Nukleolus von unregelmäßiger Umgrenzung, der in den beiden Kernen (Figuren 15, 16) diese Eigenschaft in noch höherem Grade besitzt und zugleich mit pseudopodienartigen Fortsätzen in das Maschenwerk des Kerns greift. Der Wachstumsprozeß von Kern und Nukleolus geht zunächst noch vollständig parallel (Figuren 17, 18). Die Fig. 18 wurde hier eingeschoben, da in nächster Nähe des großen primären Nukleolus zwei kleinere von scharfer Umgrenzung und rundlicher Gestalt entstanden sind, die meinem Dafürhalten nach nicht aus dem großen durch Fragmentation hervorgegangen sind. Ohne daß aber im Kern ein Stillstand in seiner Vergrößerung eintritt, wachsen die Nukleolen sehr stark heran und vermehren sich (Fig. 19). Dieser Kern enthält bereits drei große

Nukleolen, wiederum mit unscharfer Umgrenzung und den charakteristischen Fortsätzen. Daß wir diese Fortsätze mit einer Substanzaufnahme in Beziehung bringen müssen, ist klar, da wir die Kernkörperchen lebhaft wachsen und sich vermehren sehen. In dem Kerne der Fig. 20 sehen wir den Vorgang der Nukleolenzerspaltung sehr deutlich. Rechts und unten liegt je ein in eine Spitze ausgehender Nukleolus. Der ursprünglich vorhandene dritte obere dagegen ist zunächst in zwei zerfallen und diese zwei weisen durch ihre gebuchtete Oberfläche sowie durch ihre teilweise schon tiefer gehenden Einkerbungen auf eine kontinuierlich vor sich gehende Zerspaltung hin. Nun geht die Vermehrung ungemein rasch vor sich. Der Kern in Fig. 21 führt bereits neun deutliche Nukleolen und der in Fig. 22 zeigt einen zentralen Herd, von dem aus bereits Kernkörper nach außen abgegeben werden. Dieser Prozeß spielt sich hier weit klarer und großartiger ab als bei *Ant. cruc. v. ten.* Wie sie immer kleiner und undeutlicher werden, je näher sie der Kernoberfläche zu liegen kommen, das läßt sich mit aller Sicherheit verfolgen. Wir werden daher die mittleren Partien des Kernes meist als den eigentlichen Entstehungsherd des Nukleolus betrachten müssen. Sehen wir doch auch den in Einzahl vorhandenen Nukleolus im ganzen Pflanzenreich normalerweise in der Mitte des Kernes liegen.

Die Riesenkerne (Figuren 24—27), die den unteren stärker beästeten Teilen der Hauptstämme und den großen Langtrieben eigen sind, erscheinen immer vollgestopft mit mannigfach geformten Nukleolen. Auch bei diesen liegen die stärker gefärbten Körperchen mehr im Innern; doch treten zahlreiche Nukleolen bis fast an die Oberfläche heran. Nicht minder zahlreich sind die Nukleolen in den Kernen der untersten Zellen (Figuren 29—30); doch läßt sich hier eine Nukleolenabgabe nach außen weniger beobachten. Hier scheint die Substanz aufgespeichert zu werden.

Solch eine gewaltige Produktion von Nukleolarsubstanzen ist in Pflanzenzellen, soweit ich die Literatur einsehen konnte, kaum zur Beobachtung gekommen. Am meisten Ähnlichkeit weisen noch die von Zimmermann[1]) bei einer *Chara spec.* gefundenen Kerne in den älteren Blattzellen auf, in denen die Nukleolarsubstanz in sehr zahlreichen verschieden gestalteten Körperchen vorhanden ist.

---

1) A. Zimmermann, Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes, S. 39, Jena 1896.

Doch hat sie Zimmermann nicht unter den oben entwickelten Gesichtspunkten studiert. Die ebenfalls in großer Anzahl vorhandenen Nukleolen in dem Embryosack-Wandbelage verschiedener Liliaceen, z. B. *Lilium Martagon*, scheinen mir nicht direkt mit den hier beschriebenen Nukleolen vergleichbar zu sein. Ihre Zahl ist zwar auch dort eine sehr beträchtliche, indessen sind sie morphologisch und ihrer Funktion nach von den beschriebenen ganz verschieden.

Kerne mit so massenhafter Nukleolarsubstanz, so mannigfacher Form und häufig so charakteristischer und auffälliger Lage, drängen wohl die Überzeugung auf, daß sie wichtige Aufgaben zu erledigen haben. Es mußte deshalb gleich beim ersten Anblick eine Frage in Betracht gezogen werden: sind die Kerne bei *Ant. plumula* immer so beschaffen? Die zuerst untersuchten Pflanzen stammen von Ende September, in welcher Zeit sie sich dem Ende ihrer zweiten Hochzeit (Sept./Okt.) schon näherten. Die Pflanze war weiters steril. Wie also, so fragte man sich weiter, werden die Kerne beschaffen sein während des üppigsten Wachstums der Pflanze, während ihrer Hochzeit? Wie, wenn sie nicht steril, sondern über und über mit Tetrasporangien versehen sind?

Ich fand heuer (1910) die ersten Exemplare anfang März. Sie waren steril und noch klein. Die Untersuchung der Kerne zeigte keinen wesentlichen Unterschied gegenüber den sterilen Herbstexemplaren. Die alle 14 Tage nun vorgenommene Untersuchung belehrte mich, daß eine teilweise recht beträchtliche Abweichung der Kerne gegenüber den Herbstkernen zutage trat, sei es in bezug auf ihre Größe, Form oder Nukleolensubstanz, insofern diese in größeren Dimensionen auftraten. Doch traten diese Abweichungen nur in manchen Exemplaren auf. Während der Hochzeit (Anfang April bis Mitte Juni) hatte die Pflanze alle Steine beim Leuchtturm von Triest, sowie am unteren Ende des alten Wellenbrechers an dessen innerer Seite okkupiert, in einer Tiefe von ca. $^3/_4$ m unter der Ebbelinie bis auf ca. 3 m Tiefe. Zu dieser Zeit fixierte ich nachmittags um 5 Uhr im Boote das frisch aus dem Meere genommene Material und behandelte es wie oben angegeben.

Die jungen Kerne, welche in bezug auf die Zellage an der Pflanze denen in Figuren 14—16 entsprechen würden, waren etwas größer und zeigten ausnahmslos einen größeren Nukleolus, der aber im übrigen in seinen Eigenschaften beispielsweise den Fortsätzen übereinstimmte. Die den Herbstkernen der Figuren 17—21 ent-

sprechenden Frühjahrskerne wiesen dagegen bei gleichen oder etwas größeren Dimensionen weit größere Mengen von Nukleolen auf. Erwähnt sei besonders, daß vielfach ein sehr großer Nukleolus im Zentrum des Kernes gelegen angetroffen wurde, nach dessen Teilung dann 2—4 große, dicht aneinander gelagerte Schollen vorhanden waren. Die Kerne der Langtriebe zeichneten sich durch ganz besonders reichliche Nukleolenbildung aus und stellten gelappte (Fig. 33), mehr kuglige Formen dar, während die Herbstkerne mehr plattenförmige und bandförmige Gebilde repräsentierten. Das scheint mir ein wesentlicher Unterschied zu sein. Beachtung verdienen diese dicken Frühjahrskerne einer anderen auffälligen Erscheinung wegen.

Schon bei schwacher Vergrößerung bemerkt man an vielen unter ihnen einen hellen Fleck, der bei stärkerer den Anschein erweckt, als ob ein Loch in sie führen würde. Dieser auffälligen Erscheinung eine eingehende Prüfung widmend, stellte man fest, daß tatsächlich eine Öffnung mit scharfem Rande da war. Bei tieferer Einstellung sah man die Wand, die die Offnung, oder besser gesagt, den Kanal umgrenzte (Fig. 35). Dieser verlief teils in gerader Richtung in den Kern hinein (Fig. 33), teils schief nach abwärts oder bog mehr oder minder scharf seitlich ab. Gegenüber solchen Beobachtungen schien noch eine besondere Kritik und Reserve geboten. Denn wenn auch Guttenberg[1]) in den Kernen der Wirtszellen mit *Synchytrium*-Gallen umfangreiche Kanalsysteme aufdeckte, die durch einen Porus nach außen münden, und des ferneren jene Kerne mit den hier beschriebenen die Lappung, den reichlichen nukleolären Inhalt und eine bedeutende Größe gemein haben, so mußte ich mir doch sagen, daß bei *Antithamnion* normale Kerne vorliegen, während die von Guttenberg beschriebenen Wirtszellen durch die Pilzgalle krankhaft verändert sind.

Daher prüfte ich, ob die Kerne nicht etwa durch die Fixierung geplatzt waren. Dagegen sprach, daß ich bei gleicher Fixierung und völlig gleicher sonstiger Behandlung niemals die Poren bemerkt hatte und des ferneren der Umstand, daß sie nur an den Kernen jener längeren und dickeren Zellen zu sehen waren, die den mittleren und unteren Teilen der Langtriebe angehörten. Daß Schrumpfung nicht die Ursache sein konnte, scheint daraus hervorzugehen, daß in Zellen mit Schrumpfung die Erscheinung genau so auftrat, wie

---

1) v. Guttenberg, Cytologische Studien von *Synchytrium*-Gallen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. LXVI, S. 458, 459, 464, 469.

in normal gebliebenen. Ferner fand ich während der Zeit vom 15. Mai bis 15. Juni bei der nach je 14 Tagen vorgenommenen Untersuchung jedesmal die Kanäle. Später war ich nicht mehr imstande, sie zu sehen, wiewohl ich von denselben Lokalitäten die Pflanzen nahm und natürlich auch sonst gleich behandelte,

Jene Pflanzen waren in üppigster Fruktifikation und zeigten überdies lebhaftes Wachstum. Diese dagegen waren klein, und wenn sie auch fruktifizierten, so war die Menge der Sporen weit geringer. Wir können daher wohl auch die physiologischen Zellvorgänge bei jenen als weit energischer annehmen.

Die Kerne haben gewiß mit typischen Drüsenkernen soviel gemeinsam, daß ein Ausführungsgang gar nicht befremden kann.

Die Exemplare von Ende Juni und Juli wiesen im Durchschnitt kleinere Kerne auf als die Herbst- und Frühjahrsexemplare. Die Anzahl der Nukleolen war gleichfalls geringer geworden. Nur die Mannigfaltigkeit in der Form der Kerne war erhalten. Zu dieser Zeit näherte sich die *Antithamnion*-Vegetation ihrem Ende. Die Pflanzen waren sehr klein, aber merkwürdigerweise traten jetzt gerade an den kleinsten Exemplaren die schönsten Antheridien und Cystocarpien auf. Die Exemplare mit mehr oder weniger reichlicher Tetrasporangienbildung trugen zu meiner nicht geringen Überraschung schöne, große Seirosporen an den Enden in der typischen Ausbildung wie bei *Seirospora Griffithsiana*. Die Beobachtung ist wichtig, weil Schmitz (Ber. d. d. Bot. Ges., 1893, S. 285: Die Gattung *Microthamnion J. Ag.* [= *Seirospora Harv.*]) gleichfalls Seirosporen bei unserer Pflanze beobachtet hat. Seither scheinen sie nicht mehr beobachtet worden zu sein.

Antithamnion plumula mit geschlechtlichen Sporen sah ich Ende August 1909 in Helgoland an Präparaten, die Herr Dr. M. Plaut unter Prof. Kuckucks Leitung angefertigt hatte. Diese vorzüglichen Exemplare, die ich dank dem Entgegenkommen des Herrn Plaut studieren konnte, wiesen Kerne auf, wie ich sie für die Juni-Juli-Exemplare Triests oben beschrieben habe.

Aus dem Mitgeteilten ergibt sich, daß die Kerne von *Ant. plum.* am größten und mit den zahlreichsten Nukleolen dann versehen sind, wenn sie unter den günstigsten äußeren Lebensbedingungen stehen (Hochzeit). Wenn sich somit der Einfluß äußerer Faktoren bis in den Kernen äußert, so kann das mit Rücksicht auf ihre Bedeutung nicht wunder nehmen. Das zeigen auch die Unter-

suchungen von Frank Schwarz[1]), denen zufolge mit ungünstigen äußeren Lebensbedingungen und dadurch hervorgerufenem langsamen Wachstum eine weitgehende Abnahme, bei kräftigem Wachstum dagegen eine Vermehrung der Chromatinmenge verbunden ist. Und bezüglich der Nukleolen sei auf eine Angabe von Zacharias[2]) verwiesen, daß bei *Galanthus* das Altern der Blätter einhergeht mit einer Abnahme der Nukleolarsubstanz der Kerne.

Der Einfluß der Verdunkelung auf die Kerne von *Antithamnion plumula.*

Den Einfluß der Verdunkelung studierte ich an Pflanzen, die während ihres massenhaftesten Auftretens gefischt worden waren.

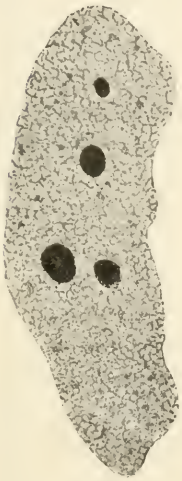


Fig. 8.
Kern nach 48-stündig. Verdunkelung. Vergr. 1000.

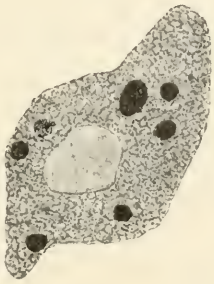


Fig. 9.
Kern nach 24-stündiger Verdunkelung mit Porus. Vergr. 1000.

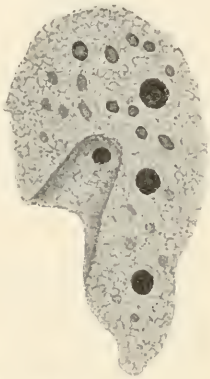


Fig. 10.
Kern bei mittlerer Einstellung gezeichnet, nach 16-stünd. Verdunkel. Die Nukleolarsubst. erst teilw. in größeren, dichten Nukleolen vereinigt. Kern auf der einen Seite tief eingedellt. Vergr. 1000.

In Kulturgläser gebracht verblieben die Pflanzen unter den oben angegebenen Modalitäten bis zu 48 Stunden im Aquarium. Länger als 4 Tage dauernde Verdunkelung ertrugen die Pflanzen nicht gut. Welchen Einfluß auf die im folgenden zu beschreibenden Veränderungen der Kerne die im Aquarium etwas höhere Temperatur als im Meere (18° : 14° C.) sowie verschiedener Gasgehalt hatten, läßt

1) Fr. Schwarz, Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Cohns Beitr. z. Biologie der Pflanzen, Bd. 5, Heft 1, S. 85.

2) E. Zacharias, Über den Nukleolus. Bot. Ztg., 1885, S. 257.

sich nicht näher angeben. Durch Zusatz von einigen Tropfen Knopscher Nährlösung zu den Kulturen suchte ich einen Mangel an Nährsalzen auszuschließen.

Schon nach 24 Stunden dauernder Verdunkelung, besonders aber nach 48-stündiger waren alle kleinen Nukleolen geschwunden. Die übrig gebliebenen waren groß, abgerundet, von sehr dichter Beschaffenheit und stark tingierbar (Textfig. 8, 9, 10). Somit traten auch hier dieselben schon oben für *Ant. cruc. v. ten.* angegebenen Erscheinungen auf. Nicht unerwähnt möge bleiben, daß speziell in jüngeren Langtrieben in der Nähe der Kerne, demselben häufig anliegend, 1—6 mit Delafield-Hämatoxylin nicht tingierbare runde Körper auftraten (Textfig. 11). Ihre Größe wechselt je nach der Zahl. Wiewohl die Stärkereaktion sehr undeutlich ausfiel, glaube ich mit Rücksicht auf ihre deutliche konzentrische Schichtung, sowie die Reaktion gegenüber Jodjodkali, daß es Florideen-Stärke ist. Wenn solche von zahlreichen derartigen Körnern umgebene Kerne häufig ganz auffällig verarmt an Nukleolarsubstanz sind, glaube ich doch nicht an eine Abgabe zu ihrem Aufbau. Denn sie treten nicht bloß an verdunkelten Pflanzen, sondern auch an den frisch dem Wasser entnommenen auf.

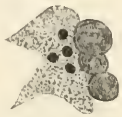


Fig. 11.
Kern durch 30 Std. verdunk., mit den anliegenden großen, aus Rhodophyceen-Stärke (?) bestehenden, geschichteten, kugligen Körp. Vergr. 650.

Dieses abweichende Verhalten der Kerne verdunkelter Pflanzen scheint mir größter Beachtung wert zu sein. Es läßt sich mit Rücksicht auf das ganz gleiche Verhalten der verdunkelten Kerne von *Ant. cruc. v. ten.* auch nur in demselben Sinne deuten, daß durch die Verdunkelung eine Unterbrechung in der Nukleolarproduktion eintritt, ein Teil zu Beginn der Verdunkelung aus dem Kerne hinausgeschafft, der übrige aber im Kerne festgehalten wird und die runden dichten Nukleolen bildet. Dafür spricht auch hier die Tatsache, daß die Pflanzen, unter normale Lebensbedingungen gebracht, schon am zweiten Tage wieder Kerne mit sich spaltenden alten und kleinen neugebildeten Nukleolen führen.

Mit diesen meinen Untersuchungsergebnissen bin ich in Gegensatz zu denen von E. Zacharias gekommen. Allerdings sah auch er in den alternden Blättern von *Galanthus* durch Verdunkelung eine Abnahme von Nukleolarsubstanz eintreten[1]). Allein dieselbe war schon an und für sich eine Folge hauptsächlich des Alterns

1) E. Zacharias, a. a. O., S. 293 ff.

der Blätter. Dagegen konnte dieser Autor bei *Spirogyra* trotz 14-tägiger Verdunkelung eine Abnahme der Nukleolen nicht bewirken und Johow machte ähnliche Erfahrungen mit Nitella[1]). Offenbar stellen die untersuchten Rotalgen gegen Verdunkelung weit empfindlichere Pflanzen dar. Sahen wir doch oben bei *Ant. cruc. v. ten.* infolge Verdunkelung nicht bloß eine Verminderung der Nukleolarsubstanz, sondern auch das Auftreten neuer eigentümlicher Körnchen in den Basiszellen der Kurztriebe, die bei eintretender Belichtung nach einigen Tagen wieder verschwanden. Somit spielen sich unter dem Einflusse der Verdunkelung hier weitgehende physiologische Prozesse ab.

Das Verhalten gegenüber Reagentien.

Die eigentümlichen Kernverhältnisse, nicht zuletzt die zusammenfassende Arbeit von E. Zacharias: Die chem. Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern in dem Progr. rei bot., 1909, III. waren mir Veranlassung, mich an der Hand einiger Reaktionen über das Verhalten der Kerne bei *Ant. plum.* zu orientieren. Dabei hoffte ich besonders die Frage, ob echte Nukleolen vorliegen, zu entscheiden.

1. Der Einfluß von konz. Natriumkarbonat.

Ant. plum. wurde um 5 Uhr nachmittags — der Himmel war völlig wolkenlos von früh an gewesen — gefischt und sofort, nachdem das Meerwasser mit Fließpapier abgetupft worden war, in das konz. Natriumkarbonat gebracht. Nachdem es 1 Std. 40 Min. darin gelegen, wurde es untersucht. Es zeigte sich fast gar keine Quellung und alle Zelleu hatten ihre normale Lage ausgezeichnet bewahrt. Selbst die sonst so leicht quellbaren Membranschichten zeigten eine kaum merkbare Quellung. Die bekanntlich lang ausgezogenen bandförmigen oder spindeligen Chromatophoren der großen Gliederzellen der Hauptstämmchen und der Langtriebe waren abgerundet, scheibenförmig oder annähernd kuglig. Dort, wo sie sich berühren, sind sie abgeplattet. Ihre Konturierung ist überall eine scharfe. Ihre Färbung haben sie hingegen nicht verloren. Der Kern ist durch die Chromatophoren noch verdeckt.

Nach 24-stündigem Verweilen in dieser Lösung war die Form und die Lage der einzelnen Äste und Zellen in gleich vorzüglicher Weise erhalten. Quellung war gleichfalls nicht eingetreten und

1) Zitiert nach Zimmermann: Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Jena 1896, S. 80.

selbst der Zellinhalt wies nirgends eine Kontraktion auf. Die Chromatophoren hatten keine weitere Veränderung, von einer weniger scharfen Konturierung abgesehen, erfahren. Hin und wieder sieht man, besonders an den ältesten Teilen der Stämmchen sehr gut erhaltene Chromatophoren. Hingegen ist die Färbung der Pflanzen eine grünliche geworden; insbesondere zeichnen sich da die Tetrasporangien aus. Der Kern nicht besonders gut sichtbar.

Nun erfolgte Auswaschen in Leitungswasser, sodann in Aqua destillata durch im ganzen zwei Stunden und Übertragung in Hämatoxylin nach Delafield. Nach der Differenzierung erfolgte Entwässerung und Aufhellung in Glyzerin, worin die Präparate auch eingeschlossen wurden.

Der Kern der Tetrasporenmutterzelle trat durch seine diffuse Blaufärbung deutlich hervor; er war verschwommen und Details konnten weder an ihm noch an jenen der Kurztriebzellen und jüngeren Langtriebzellen konstatiert werden. Die Abgrenzung gegen das Plasma ist ganz verschwommen und von einem Kernreticulum keine Spur zu sehen. Desgleichen waren auch die Nukleolen nur in einer verschwindend kleinen Zahl von Kernen zu sehen. Dieselben waren sehr schwach gefärbt und eben nur gerade noch zu konstatieren. Sonst sah ich von Nukleolen nichts trotz Anwendung künstlicher, scharfer Beleuchtung. Dieses Verhalten des Kernes stimmt mit dem von Zacharias für die Nukleine angebenen überein; doch haben die *Antithamnion*-Kerne eine auffallend geringe Widerstandskraft gegenüber konzentrierter Sodalösung.

Weiter wurde *Ant. plum.* zunächst durch 15 Min. in absolutem Alkohol fixiert und dann in konzentrierte Sodalösung auf 24 Stdn. gebracht. Bei dieser Behandlung blieben die Chromatophoren normal. Die Form der Zellen war gut erhalten und die Quellung gering. Dagegen war der Zellinhalt zerrissen und teilweise kontrahiert. Die Färbung der Zellen ist schwach grünlich, die Tetrasporangien erscheinen schön grün gefärbt. Vom Kern ist nichts Deutliches zu sehen. Nach der Färbung mit Delafields Hämatoxylin und Aufhellung und Einbettung in Glyzerin ließ sich leicht feststellen, daß die Einwirkung auf den Kern eine weit intensivere war, da jetzt auch in Tetrasporangienmutterzellen die Kerne ganz verschwommen und fast ungefärbt waren. In den übrigen Zellen konnte ich nirgends etwas vom Kerne sehen. Wo er gelegen hatte, sah man höchstens einen violetten Hauch, der sich durch einige schwach gefärbte Nukleolenrelikte als Kernreste identifizieren ließ.

Einwirkung von 0,3 % HCl.

Die frisch in 0,3 % HCl gebrachten Pflanzen waren nach 24-stündigem Verweilen zerfallen, aber noch schwach rot gefärbt. Die Chromatophoren ließen sich nur an den größeren Zellen als helle Streifen erkennen; ihre Konturen waren unscharf. Der Inhalt der Zellen ist stark verändert. Stellt man auf die Mitte einer jüngeren Zelle ein, so erscheinen an der Zellwand zunächst die Chromatophoren. Sie sind völlig homogen geworden und stark gequollen. Ferner treten besonders in kleineren Zellen mehr in deren Mitte stark glänzende, kurzspindelige oder halbmondförmige Körperchen auf, die entweder unregelmäßig zerstreut, einzeln, zu mehreren oder in großen Mengen gehäuft beieinander liegen (Textfig. 12). Da sie schon nach kurzer Einwirkung der 0,3-proz. Salzsäure erscheinen, sind sie offenbar durch das Reagens ausgefällt worden. Die nähere Untersuchung dieser Körper lag vorderhand nicht in meinem Interesse. Der Kern und dessen Bau ist in allen nicht durch Kontraktion und Zerreißung des Inhaltes beschädigten Zellen gut wahrnehmbar. Das Kerngerüst ist scharf erhalten. In den Ecken der Kernmaschen fallen kleine glänzende Teilchen auf. Nukleolen erscheinen weder gefärbt, noch waren sie mit der Immersion nachweisbar.

Fig. 12.
Zelle nach Einwirkung von 0,3 % HCl mit homogen. Chromatophor. und den spindligen Körnch. Vergr. 1000.

Auch hier wurden Pflanzen in absol. Alkohol gegeben. Nach 10 Min. waren die vegetativen Teile grün gefärbt. Die Kollode war nicht gequollen, aber die Zellen zeigten meist beträchtliche Schrumpfung und zerrissenen Inhalt. Die Tetrasporangien- resp. Sporen waren schön rot geblieben. Nach $^3/_4$-stündigem Verweilen im absolut. Alkohol waren die Pflanzen entfärbt. Etwas Material hiervon wurde unter ein Deckglas gebracht und bei Zusatz von einigen Tropfen 0,3-proz. Salzsäure beobachtet. Dabei trat das bekannte Verhalten des Rhodophyceen-Farbstoffes auf: die Pflanzen wurden zunächst blaß-rötlich, dann immer stärker rot, bis nach einigen Minuten die fast ursprüngliche Intensität und Qualität der Farbe vorhanden war. Die Membranschichten beginnen nach dem Salzsäurezusatz sofort zu quellen und die Zweige strecken sich. Die Änderung der Zellbestandteile konnte infolge der eingetretenen Färbung nicht verfolgt werden.

Waren Pflanzen durch eine Stunde in absol. Alkohol gelegen und dann durch 24 Stunden in 0,3-proz. Salzsäure, so erschienen die Membranschichten etwas gequollen, der Zellinhalt zerrissen und zwar mehr in älteren, weniger in jüngeren Zellen (= Wirkung des Alkohols). Die Tetrasporangien waren rötlich gefärbt, die Äste farblos.

Gegenüber dem frisch in die Salzsäure gebrachten Materiale waren folgende Unterschiede vorhanden: der Zellinhalt wenig angegriffen; Chromatophoren samt Plasmaschlauch auch wenig gequollen. Spindelförmige Körper nicht vorhanden, dafür aber in geringerer Anzahl Körnchen von rundlicher Gestalt. Der Kern wie in dem anderen Material scharf und deutlich gezeichnet. Nukleolen meist schön sichtbar mit Delaf.-Hämatoxylin gefärbt, sogar an vielen Zweigen tadellos erhalten.

Das auffällige Verhalten bei Verdunkelung bestimmte mich noch zu folgendem Versuche. Frisch dem Meere entnommene Pflanzen wurden durch 24 Stunden verdunkelt und sodann auf 24 Stunden in eine 0,3-proz. Salzsäure getan. Es ergab sich, daß die Kerne wie überhaupt die ganze Zelle wenig angegriffen worden war. Die Chromatophoren ließen sich in vielen Fällen sehr gut verfolgen. Besonders aber hatten die Kerne einmal in bezug auf ihre Gestalt als auch ihre Struktur weit besser dem Reagens Widerstand geleistet als die obigen nicht verdunkelten, aber sonst gleich behandelten Pflanzen. Dies zeigte sich auch darin, daß die Nukleolen gut färbbar waren und wohlumschrieben hervortraten, und zwar genau so, wie ich das oben für die verdunkelten Kerne beschrieben habe. Wenn man nach den Gründen frägt, welche die größere Widerstandskraft gegenüber 0,3-proz. Salzsäure der verdunkelten Pflanzenzellen im Gegensatz zu den nicht verdunkelten bewirken, so können dieselben wohl nur darin gegeben sein, daß die Kerne durch die Verdunkelung in eine Art Ruhestadium kommen, dem ja bekanntlich allgemein eine große Widerstandskraft gegen äußere Einflüsse eigen ist.

Einwirkung von 10-proz. Steinsalzlösung.

Die Einwirkungsdauer auf frische Pflanzen betrug 24 Stunden.

Die Chromatophoren wiesen darnach eine leichte Quellung auf, hin und wieder sah man sie zusammengezogen und in der mittleren Partie bauschig angeschwollen. Der Plasmaschlauch war in den größeren Zellen teilweise zerrissen.

Nach der Färbung war bei Beobachtung in Glyzerin der Kern fast gänzlich verschwunden, vom Netzwerk und von Nukleolen war keine Spur mehr zu sehen. Nur in älteren Zellen sah ich einige Male einen verschwommenen, ganz unregelmäßig begrenzten Fleck, der völlig homogen erschien. Somit erwies sich die 10-proz. Steinsalzlösung als ein sehr energisches Lösungsmittel der Kernsubstanzen, speziell der Nukleolen der untersuchten Florideenkerne. Mit diesen stimmt die von Zacharias gemachte Beobachtung an Kernen von *Galanthus* gut überein, der nach mehrtägigem Verweilen in derselben Lösung eine große Menge von Nukleolensubstanz entfernt und nur geringe lockere Reste übrig geblieben sah.

Einwirkung von Pepsin-Salzsäure.

Diese Verdauungsflüssigkeit, von Grübler bezogen, ließ ich durch drei Tage bei einer Zimmertemperatur von 20—26° C einwirken, nachdem ich die Pflanzen vorher in Alk. absol. durch 6 Stunden hatte liegen lassen. Frisch in die Verdauungsflüssigkeit gebrachtes Material kam nicht zur Untersuchung.

Im Salzsäure-Pepsin zerfielen die Pflanzen alsbald in einzelne Stücke; durch Schütteln konnte vollständiger Zerfall herbeigeführt werden. Quellung spez. der Membranschichten trat immer auf. Die Chromatophoren erschienen in den jüngeren Zellen schwach körnelig bis homogen, in den älteren homogen mit teilweise verwischten Grenzen und gequollen. In den jüngeren und mittleren Zellen erschienen wiederum jene spindeligen stark glänzenden Gebilde, wie sie schon oben nach Einwirkung von 0,3 % Salzsäure auftraten und beschrieben wurden. Doch waren sie jetzt bei gleicher Länge weit dicker und nicht in so großer Zahl vorhanden. Die aus den Zellen durch die Verdauungsflüssigkeit herausgelösten Substanzen scheint keine geringe zu sein; nähere Angaben kann ich aber nicht machen.

Der Kern war immer ausgezeichnet erhalten. Innerhalb der scharfen Umrisse trat das Kerngefüge klar hervor. Nukleolen hingegen kamen niemals mir zu Gesicht, weder gefärbt noch ungefärbt, wiewohl der Kern sein Tinktionsvermögen nicht eingebüßt hatte. Dafür aber treten hellere Stellen auf in größerer Anzahl und so gelegen, daß sie offenbar die herausgelösten Nukleolen vertreten. Das Herauslösen der Nukleolensubstanz durch die Pepsin-Salzsäure stimmt wiederum mit den Befunden von Zacharias an den Nukleolen von *Galanthus nivalis* überein.

Als wichtigstes Ergebnis der vorgenommenen Reaktionen ergibt sich für die vorliegende Arbeit, daß die oben als Nukleolen auf Grund ihres morphologischen, entwicklungsgeschichtlichen und färberischen Verhaltens angesprochenen Gebilde tatsächlich aus Nukleolensubstanz bestehen, sowie daß der Kern der untersuchten Floridee chemisch sich mit den von Zacharias für viele pflanzliche Kerne angegebenen Tatsachen deckt.

Gehen wir zum Schlusse auch hier wieder an die Diskussion der Frage, in welchem physiologischen Zusammenhange mit der Zelle die Lage, Form und der Inhalt des Kerns steht.

Fig. 13.
Der Kern der tragenden Langtriebzelle lang ausgezogen und mit seinen beiden Enden gegen die Basis der aufsitzenden Zellen schauend. Vergr. 108.

Was hier über die Lage des Kernes in zellphysiologischer Beziehung zu sagen wäre, wurde schon oben zum größten Teile bei Behandlung derselben Frage bei *Ant. cruc. v. ten.* gesagt. Hier möchte ich nur auf einige wenige auffällige Lagen des Kernes hinweisen, die uns recht deutlich die Bedeutung derselben vor Augen führen. Entspringt von einem Hauptstämmchen oder einem Langtrieb ein neuer Langtrieb, so daß auf einer Zelle zwei andere gabelig aufsitzen (siehe Textfig. 13), so rückt der Kern meistens von der Mitte der tragenden Zelle gegen die Basis der beiden Zellen vor und seine Enden schauen gegen die beiden Zellen. Oft sieht man auch, wie der an den Tüpfel der Basiszelle eines Kurztriebes herangetretene Kern einen Fortsatz gegen den Tüpfel aussendet (Textfig. 14). Wenn man auch nicht imstande ist, aus den sich momentan darbietenden Erscheinungen die jene Lageveränderungen resp. Formveränderungen bedingenden Ursachen klar zu erkennen, sie müssen

doch vorhanden sein, genau so wie in anderen Fällen, wo die Ursachen erkannt werden konnten (Haberlandt[1]), Lage des Zellkernes und das Dicken- und Flächenwachstum der Zellhaut).

Die Kernform war bei *Ant. cruc. var. ten.* nicht besonders abwechslungsvoll; bei *Ant. plumula* hingegen wechselt sie kaleidoskopähnlich fast von Zelle zu Zelle. Das zeigt das große Selbstgestaltungsvermögen der Kerne. Die langen, gestreckten Kerne (Taf. II, Fig. 26—30), die quer zur Längsrichtung liegen, beweisen dadurch, daß ihre Gestalt nicht durch Zug usw. während des Längenwachstums der Zelle erzwungen ist. Besonders muß auf die oben beschriebenen Lappungen der Kerne verwiesen werden. Wir müssen sie in Anbetracht gleichartigen Verhaltens von tierischen und auch

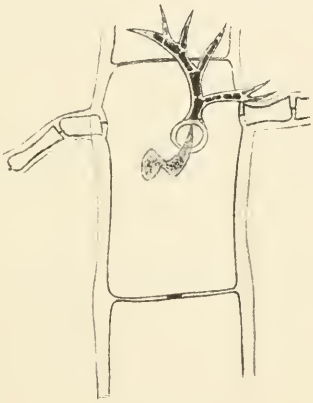


Fig. 14.
Der Kern einer Langtriebzelle hat einen Fortsatz gegen die Basis eines Kurztriebes entsendet. Vergr. 108.

Fig. 15 n. Korschelt.
Eifollikel (Keimbläschen) mit Kern, der Fortsätze nach der Richtung aussendet, von wo Substanz in die Zelle einströmt.

pflanzlichen Kernen auf Grund eines Analogieschlusses mit physiologischen Vorgängen im Zellenraume in Beziehung bringen, und zwar mit einer Stoffaufnahme resp. Stoffabgabe. Ich will nochmals erinnern, daß sich die gelappten Kerne nur in den Hauptstämmchen und besonders in den Langtrieben finden. Diese Organe stellen die großen Leitungsröhren der organischen Substanzen dar, an denen die Kurztriebe, die Herde der Assimilation, befestigt sind. Da die Pflanze mit ihrer ganzen Oberfläche aus dem umgebenden Medium die Nährsalze aufnimmt, so kann wohl im wesentlichen nur Leitung von organischen Substanzen in Betracht kommen und inso-

1) Physiolog. Pflanzenanatomie, 1909, S. 24, 25.

fern liegen die Verhältnisse hier einfacher als bei höheren Pflanzen. Dazu kommt noch die aller Wahrscheinlichkeit nach in den großen Zellen vor sich gehende Umsetzung der aus den Kurztrieben in jene geströmten Assimilate, woran der Kern jedenfalls großen Anteil hat.

Daher bringe ich die Kernfortsätze mit einer Stoffaufnahme, ev. mit einer Stoffabgabe in Zusammenhang. Natürlich stehen uns hier noch nicht Mittel und Methoden zur Verfügung, um für jeden derartigen Kern den einen oder den anderen Vorgang sicherzustellen.

Zur Unterstützung des Gesagten sei auf die bekannten klassischen Untersuchungen von Korschelt[1]) verwiesen, der Gestaltsveränderungen der Kerne besonders in Eizellen und sonstigen lebhaft funktionierenden Zellen feststellte. „Es ergab sich", sagte er a. a. O., „daß die Kerne von Eizellen nach der Gegend hin Fortsätze ausstrecken, in welcher die Aufnahme von Substanz durch die Zelle erfolgt" (Textfig. 15). Die Bildung der Kernfortsätze fand an verschiedenen Seiten des Kernes statt, je nachdem die Haupttätigkeit der Zelle auf der einen oder der anderen Seite vom Kerne gelegen war. Die Bildung der Fortsätze stellt eine Oberflächenvergrößerung des Kernes dar, vermöge welcher dessen Berührungsfläche mit der Zellsubstanz erheblich vergrößert wird. In ähnlicher Weise wurde die Bildung von längeren oder kürzeren Fortsätzen des Kernes bei sezernierenden Zellen verschiedenster Art beobachtet. Hier waren die Fortsätze nach demjenigen Teile der Zelle gerichtet, wo die Sekretion stattfand. Aus beiden Tatsachen konnte geschlossen werden, daß der Kern im einen Falle die aufnehmende, im anderen Falle die abscheidende Tätigkeit der Zelle beeinflußt."

Aus der botanischen Literatur möge besonders auf Guttenbergs cytologische Studien an *Synchytrium*-Gallen hingewiesen sein, der Kerne mit umfangreicher Lappung und einem weitverzweigten System von Kanälen auffand (a. a. O. S. 474—475), „welche das Innere des Kerns durchziehen und insgesamt in einem größeren Kanal nach außen münden, der seinen Ursprung auf der dem Parasiten zugekehrten Seite des Kernes nimmt". Guttenberg hat zweifellos recht, wenn er sagt (S. 461), „daß hier eine Stoffauswanderung durch das Kanalsystem stattfinde, beziehungsweise statt-

---

1) E. Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anatomie u. Ontogenie der Tiere, Bd. IV, S. 90, 91.

gefunden habe und das *Synchytrium* auf diese Weise zu Kernsubstanz gelangt".

Während Korschelt mehr die Beeinflussung der Stoffaufnahme resp. -Abgabe in resp. aus der Zelle seitens des Kernes vertritt, habe ich die Lappen resp. Kanäle der Kerne von *Ant. plumula* mit einer direkten Substanzaufnahme resp. Abgabe in resp. aus dem Kerne in Zusammenhang gebracht. Dasselbe tat auch Guttenberg. Aber auch Korschelts zahlreiche Abbildungen rechtfertigen vollständig diese Annahme. Daß natürlich die Kerne hier wie dort großen Einfluß auf die Stoffleitung von Zelle zu Zelle haben müssen, versteht sich von selbst, da ja durch die Stoffaufnahme seitens des Kernes, sowie überhaupt durch dessen Stoffwechsel der osmotische Zustand in der Zelle beständig Veränderungen unterliegt, womit ein Zu- oder Abfließen von Substanz verbunden ist.

Bei *Antithamnion cruc. var. tenuissima* fanden wir in den embryonalen Kernen noch keine Membran. Hier dagegen findet sie sich überhaupt erst in den untersten Kernen, jenen Kernen, die in physiologischer Beziehung zur Ruhe gekommen sind und die Vorbereitungen zu einer Fragmentation treffen. So dürfen wir auch hier das Fehlen der Membran im wesentlichen auf die überaus rege Tätigkeit der Kerne zurückführen, ein Grund, der hier beim Anblick der enormen Mengen von Nukleolen umso augenfälliger wird.

Mit Rücksicht auf die Größe der Zellen bei *Ant. plum.* wird die Kerngröße und die enorme Menge der Nukleolensubstanz im Gegensatz zu *Ant. cruc. v. ten.* verständlich. Ich brauche daher nur auf das zu verweisen, was ich oben über die Bedeutung und Funktion der Nukleolen sagte und hier lediglich zu bemerken, daß sich bei *Ant. plum.* alles in verstärkter Auflage findet.

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

Die Kerne von *Antithamnion cruciatum f. tenuissima* Hauck und *Ant. plumula* (Ellis) Thur. wurden von entwicklungsgeschichtlich-physiologischen Gesichtspunkten vergleichend je durch ein ganzes Jahr untersucht.

In bezug auf die Form der Kerne zeigte sich bei *Ant. cruc. f. ten.*, daß die jungen Kerne rundlich, die ausgewachsenen der mittleren Region der Hauptstämmchen langgestreckt, bipolar oder multipolar sind. Die Kerne der unteren Zellen zeigen wiederum rundliche Formen. In den oberen Zellen weisen die Kerne ein be-

deutendes Wachstum auf, erreichen in den mittleren Partien der Pflanze ihre maximale Größe und nehmen nach unten zu wiederum ab bei gleichbleibender Zellgröße. Die Kerne der Kurztriebe sind klein, nur die unterste Zelle führt einen ansehnlichen, dauernd teilungsfähigen Kern.

Den jüngsten Kernen fehlt eine Membran, desgleichen auch das Kernnetz. Beide entwickeln sich erst während des Kernwachstums. Diese jüngsten Kerne führen einen körnigen Inhalt mit einem dichten, großen, stark färbbaren Nukleolus, der bei Kernteilung ausgestoßen wird. In den ausgewachsenen Kernen kommen Chromatinkörner selten vor, dafür aber bis 8 große, teilweise mit Fortsätzen versehene Nukleolen, die zerspalten, wonach die Teilungskörner an die Kernoberfläche wandern, dabei aufgelöst und nach außen abgegeben werden. Diese in den mittleren Partien der Pflanzen so lebhaft vor sich gehende Produktion und Abgabe von Nukleolensubstanz kommt in den unteren Kernen zum Stillstande. Ein einziger kleiner Nukleolus ist ihnen eigen.

Bei Verdunkelung hört die Bildung und Abgabe von Nukleolarsubstanz auf und die im Kern vorhandene wird in einem oder einigen wenigen, dafür aber sehr dichten und scharf begrenzten runden Nukleolen zusammengeballt. Die Basiszellen der Kurztriebe, selten auch die Nachbarzellen, produzieren im Plasma eigentümliche, stark färbbare Körnchen von wechselnder Größe und Form, die in chemischer Beziehung von eiweißartiger Natur sind. Sie stammen nicht aus dem Kerne. Bei ihrem Wachstum scheinen auch Kohlehydrate Verwendung zu finden. Bei der Bildung neuer Kurztriebe aus der Basalzelle finden sie als Baumaterial Verwendung.

Antithamnion plumula zeigt bezüglich der Kernform die denkbar größte Mannigfaltigkeit (runde, ovale, gelappte, bandförmige usw. Formen). Die Größe der Kerne findet in der bedeutenderen Zellgröße ihre Erklärung.

Allen Kernen fehlt die Membran, mit Ausnahme der untersten, die einer Fragmentation entgegengehen. Ein wohlentwickeltes Kernreticulum ist nur in den ausgewachsenen Kernen zu sehen.

Chromatinkörner sind in den jüngeren Kernen öfters vorhanden. Schon in den jungen Kernen beginnt eine auffällig lebhafte Produktion von Nukleolen, die durch das Kernwachstum keine Einbuße erleidet. Die Nukleolenvermehrung bis 35 und mehr Nukleolen geht hauptsächlich in den mittleren Partien der Kerne vor sich. Hier liegen die größten und am stärksten färbbaren. Sie teilen sich be-

ständig und die abgespaltenen Teilchen werden gegen die Kernwand abgeschoben und in gelöster Form an die Zelle abgegeben. Die untersten Zellen führen einen oder zwei Kerne mit ruhenden Nukleolen (Reservesubstanz-Nukleolen).

Bei Verdunkelung werden die Nukleolen wie bei *A. cruc.* in einige wenige große runde zusammengeballt: die Kerne gelangen in eine Art Ruhezustand. Bei Belichtung nehmen die Kerne ihr normales Aussehen an und die Produktion und Abgabe von Nukleolarsubstanz beginnt schon am zweiten Tage.

Nach Einwirkung von konz. Natriumkarbonat, 0,3 % HCl, 10 % Steinsalzlösung, sowie Pepsin-Salzsäure (E. Zacharias) zeigten die Kerne im wesentlichen das für die Kerne höherer Pflanzen bekannte Verhalten.

Die Größe der Kerne, ihre große Oberfläche, die durch Fortsätze, Lappen und Höhlungen erreicht wird, sowie die gewaltige Produktion von Nukleolarsubstanz — Eigenschaften von Drüsenkernen — weisen auf ihre große physiologische Tätigkeit in der Zelle hin. Sie nehmen mit ihren Fortsätzen Substanzen aus der Zelle auf und geben sie wenigstens teilweise in einer uns sichtbaren Form (Nukleolen) als lebende Substanz an das Zellplasma ab.

Während der Hochzeit der Pflanzen sind die Kerne am größten und zeigen die größte Oberfläche, besonders fertile Pflanzen, und die meisten Nukleolen. Zu Beginn und gegen das Ende einer solchen Periode zeigen sich die für die Pflanzen ungünstigen äußeren Faktoren auch in den Kernen, die dann kleiner sind oder wenigstens nicht so reich Nukleolen produzieren. Das gilt auch für *Ant. cruc. f. ten.*

Figuren-Erklärung.

Alle Zeichnungen sind mit dem großen Zeißschen Zeichenapparat n. Abbe hergestellt.

Tafel I.

Fig. 1—13. Kerntypen von *Ant. cruciatum v. tenuissima.*

Fig. 1. Scheitelzelle mit Kern eines Hauptstämmchens von *Antithamnion cruciatum v. tenuissima.* Kernsubstanz weniger dicht als das Plasma. Nukleolen groß und dicht. Vergr. 1400.

Fig. 2. Kern derselben Pflanze ohne Membran, mit dichtem Nukleolus, ohne Reticulum. Vergr. 1000.

Fig. 3. Weiter unten folgender Kern derselben Pflanze mit Reticulum und Membran. Nukleolus aufgelockert und mit Vakuole. Vergr. 1000.

Fig. 4, 5, 6. Aufeinander folgende Kerne aus stark in die Länge wachsenden Zellen. Auflockerung des Nukleolus. Vergr. 1000.

Fig. 7. Ausgewachsener Kern aus der mittleren Partie eines Stämmchens derselben Pflanze. Der Nukleolus beginnt sich zu teilen. Vergr. 1000.

Fig. 8—10. Kerne derselben Pflanze aus denselben Partien, aber etwas mehr nach abwärts gebogen. Reichliche Produktion von Nukleolarsubstanz. Vergr. 1000.

Fig. 11. Kern derselben Pflanze aus einer tief unten am Stämmchen gelegenen Zelle. Die Produktion von Nukleolarsubstanz zum Stillstand gekommen. Vergr. 1000.

Fig. 12. Kern einer noch tiefer gelegenen Zelle. Kern hat stark an Volum verloren, desgl. auch der Nukleolus. Der Kern ist in das Ruhestadium getreten. Vgr. 1000.

Fig. 13. Basiszelle eines Kurztriebes von *Ant. cruc. v. ten.* mit großem Kern in den eiweißartigen Körnern. Vergr. 1000.

Fig. 14—31. Kerntypen einer Pflanze
von *Antithamnion plumula* von der Spitze bis in die unterste Region.

Fig. 14. Kern ohne Membran, ohne Reticulum und mit unscharf begrenztem Nukleolus. Kern mit Fortsätzen versehen. Vergr. 1000.

Fig. 15, 16. Zwei Kerne mit denselben Eigenschaften und Chromatinkörnchen. Der Kern beginnt sein Reticulum zu bilden.

Fig. 17. Kern stark herangewachsen, mit großem Nukleolus und Chromatinkörnchen. Ebenso wie die folgenden Kerne ohne Membran. Vergr. 1000.

Fig. 18. Kern mit deutlichem Reticulum, großem Nukleolus und zwei kleinen, eben entstehenden Nukleolen. Vergr. 1000.

Fig. 19. Kern mit drei großen Nukleolen, die unregelmäßig begrenzt und mit Fortsätzen versehen sind. Die kleinen Körnchen sind Chromatinkörner. Vergr. 1000.

Fig. 20, 21. Runde Kerne mit vor sich gehender Zerspaltung der Nukleolen. Vergr. 1000.

Fig. 22. Kern im Stadium lebhafter Nukleolarproduktion und Fortsätze bildend. Vergr. 1000.

Fig. 23. Eigentümlich gestalteter Kern mit deutlichen kinoplasmatischen Fortsätzen und lebhafter Nukleolarproduktion. Vergr. 1000.

Fig. 24, 25. Kern auf dem Höhepunkte der Tätigkeit, mit langen Lappen versehen und vollgestopft mit Nukleolen. Vergr. 1000. Der Pfeil deutet hier wie in den folgenden Kernen die Längsrichtung der Zellen an.

Tafel II.

Fig. 26, 27. Kerne aus den unterhalb der Mitte der Pflanze gelegenen Zellen. Sie strecken sich in die Länge und verschmälern sich (Fig. 27) an einer Stelle. Nukleolenproduktion noch reichlich, desgleichen die Abgabe nach außen an die Zelle. Vergr. 1000.

Fig. 28. Kern noch mehr gestreckt. Vergr. 1000.

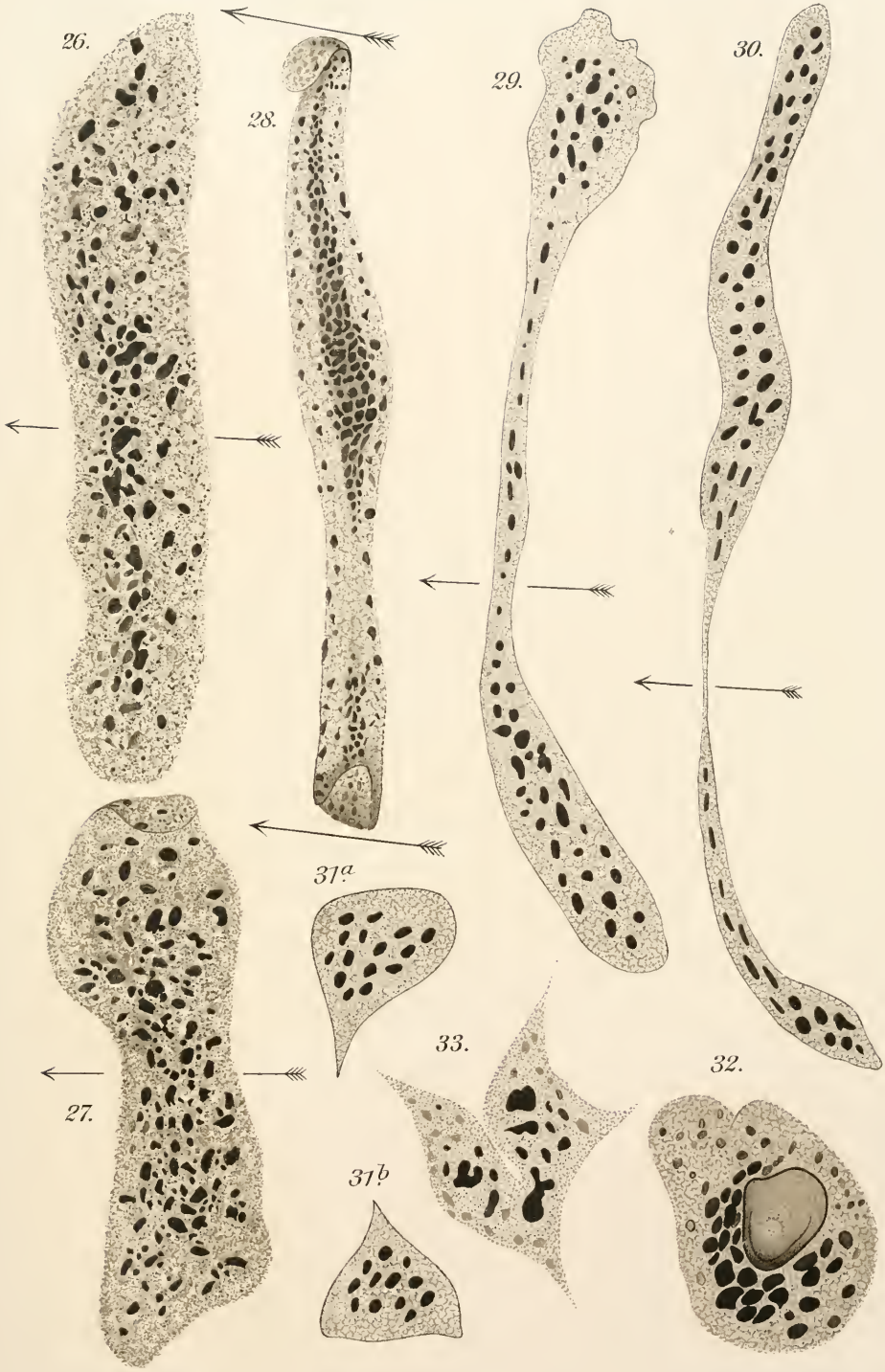
Fig. 29, 30. Zwei lang ausgezogene Kerne unmittelbar vor der Fragmentation. Vergr. 700.

Fig. 31. Ein solcher langer Kern nach der Fragmentation. Die beiden Hälften runden sich langsam ab und verlieren an Volum. Vergr. 1000.

Fig. 32. Kern einer anderen Pflanze mit Lappen und Poren zur Zeit des üppigsten Gedeihens. Vergr. 1000.

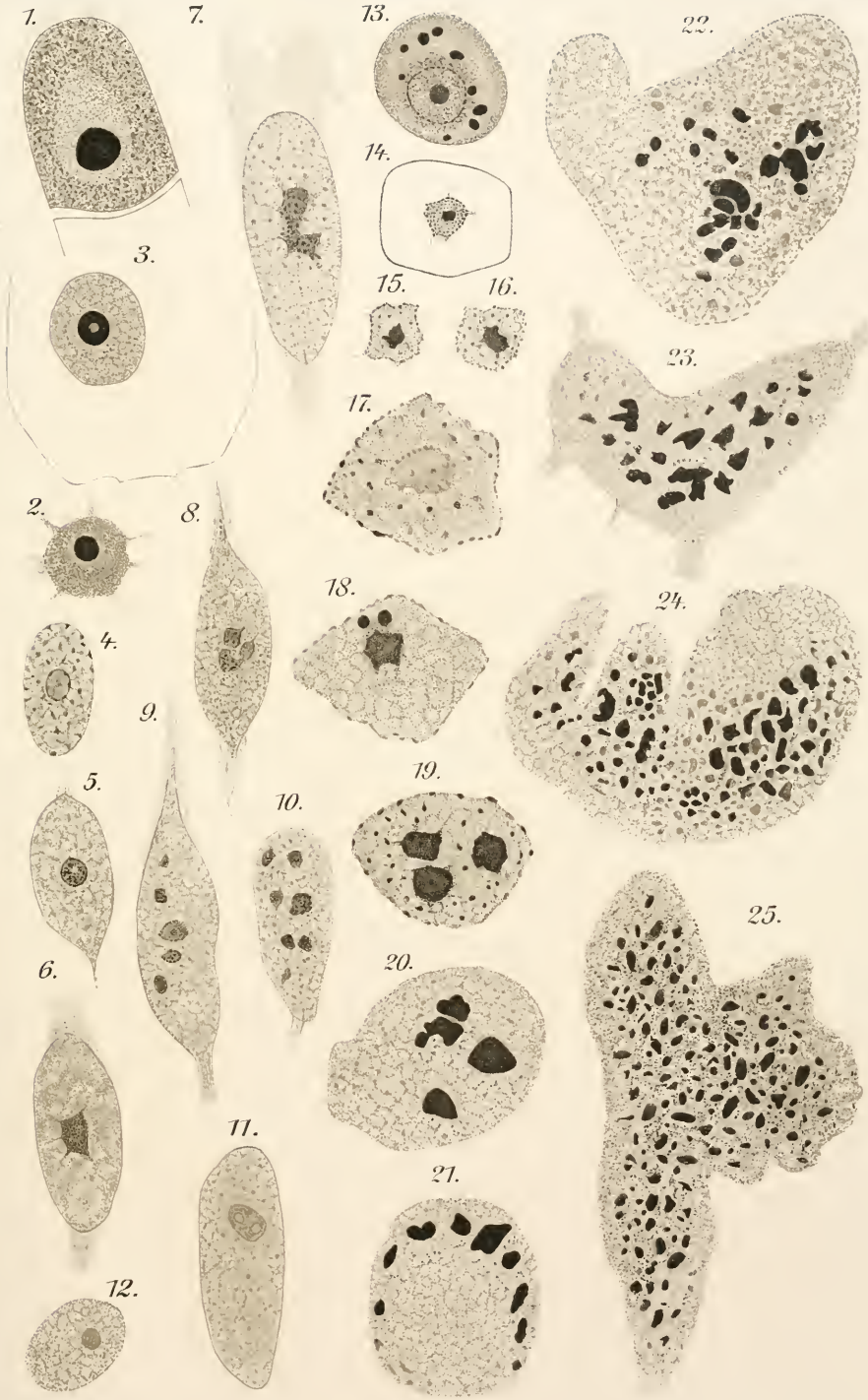
Fig. 33. Kern einer lebhaft wachsenden und fruktifizierenden Pflanze mit lang ausgezogenen Fortsätzen und tiefen Spalten. Vergr. 1000.

Aus der k. k. zoologischen Station in Triest.



Schiller ad. nat. del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



Schiller ad nat. del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 49

Autor(en)/Author(s): Schiller Josef

Artikel/Article: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. 267-306