

Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen.

Von

F. M. Andrews,

Associate Professor of Botany, Indiana University, Bloomington, Indiana, U. S. A.

Mit Doppel-Tafel I und 2 Textfiguren.

Einleitung.

Nur wenige Untersuchungen an Pflanzen unter Anwendung einer sehr hohen Zentrifugalkraft haben bisher stattgefunden. Gerade so wichtig, wie es ist, zu beobachten, wie Pflanzen sich unter normalen Bedingungen verhalten, so wichtig ist es auch, festzustellen, was sie unter dem Einfluß der abnormsten oder widrigsten Bedingungen tun werden. Es ist sogar in manchen Fällen notwendig, Pflanzen für eine Weile abnormen Bedingungen zu unterwerfen, um ihr Reagieren auf gewisse Reize festzustellen. Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf das Wachstum der Pflanze ist von großer Bedeutung. Ihr Einfluß wurde zuerst von Knight¹⁾ klargestellt, der mit Samen experimentierte, die an horizontalen und vertikalen Rädern befestigt waren. Die von Knight benutzten Räder hatten einen Durchmesser von 28 cm und rotierten mit einer Geschwindigkeit von 150 bis 250 Umdrehungen in der Minute²⁾. Diese Bedingungen erzeugen eine zu geringe zentrifugale Wirkung, als daß sie manche Inhaltsbestandteile der Pflanzenzelle bewegen könnte. Einige Zellbestandteile würden zunächst überhaupt nicht durch eine so geringe Kraft in Bewegung gesetzt werden, aber bei anderen würde dies der Fall sein, wenn nämlich die Zentrifugalkraft eine bis mehrere Stunden oder noch länger hintereinander

1) Knight, T. A., Horticultural Papers, 1840, p. 124.

2) Knight, T. A., a. a. O., S. 125 und 126.

einwirkte. Da sich nun Knights Experimente ununterbrochen über „mehrere Tage“ (a few days) erstreckten¹⁾, muß eine gewisse Verschiebung des Zellinhalts bei den von ihm benutzten Pflanzen stattgefunden haben. Selbstverständlich werden einige Zellsubstanzen ihre Lage verändern und beständig nach der unteren Seite fallen, wenn die Zelle zu einer Rotation um ihre Achse gezwungen wird. Dies zeigten die Experimente von Dehnecke²⁾. Andere Körper, wie z. B. Kalziumoxalatkristalle, verhalten sich ebenso. Auch die mit genügend großen Stärkekörnern verbundenen Chloroplasten und Leukoplasten fallen, gleichwie die Kalziumoxalatkristalle in 10—20 Minuten nach der unteren Seite der Zelle³⁾. Die Bewegung dieser Körper verlangsamt sich mit fallender Temperatur⁴⁾. Die bei niederen Temperaturen vermehrte Viskosität des Protoplasmas hat, wie Ewart zeigte, Einfluß auf die Fallgeschwindigkeit dieser Gebilde⁵⁾. In einem jungen Stengelquerschnitt von *Aristolochia Sipho* zeigt sich die Stärkescheide teilweise mit Stärkekörnern gefüllt, die man mit Leichtigkeit veranlassen kann, ihre Lage in der Zelle zu verändern⁶⁾. Dagegen sind manche Zellen derartig mit Stärke erfüllt, daß es sogar unter Anwendung sehr hoher Zentrifugalkraft unmöglich ist, ihre Lage in der Zelle zu verändern. Dies war der Fall mit eingeweichten Samen von *Vicia sativa*, selbst wenn eine Zentrifugalkraft von 4400 g. für eine Zeitdauer von 2 Stunden in Anwendung kam⁷⁾. Wo eine Verlagerung des Zellinhaltes stattfand, wie in einigen Samen anderer Pflanzen, war dies keiner der betroffenen Zellen verhängnisvoll. Wurden übrigens die Samen von *Vicia sativa* zur Keimung gebracht und dadurch eines Teils ihres Zellinhalts entledigt, so war es nunmehr leicht, Verlagerungen des Zellinhalts mittels Zentrifugierens zu erzielen.

Ein weiterer Punkt von speziellem Interesse ist es, festzustellen, welche außerordentlich ungünstigen Bedingungen, die durch hohe

1) Knight, T. A., a. a. O., S. 125.

2) Dehnecke, C., Über nicht assimilierende Chlorophyllkörper, 1880, S. 10.

Zitiert bei Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II, S. 789.

3) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, Bd. II, S. 789.

4) Pfeffer, W., a. a. O., S. 789.

5) Ewart, A. J., Protoplasmic Streaming in Plants, 1902, p. 16—20.

6) Strasburger, E., Lehrbuch der Botanik, 11. Aufl., 1911, S. 114.

7) Andrews, F. M., Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1902, Bd. 38, S. 11.

Zentrifugalkraft hervorgebracht werden, Pflanzen ertragen können. Es ist interessant, daß eingeweichte Samen durch eine Zentrifugalkraft von 4400 g. weder getötet noch an ihren Zellen beschädigt wurden. Aber noch überraschender ist es, daß zartere Pflanzenteile und sogar sehr zarte Pflanzen solche hohe Zentrifugalkräfte und grobe Behandlung aushalten können, ohne dabei getötet oder in vielen Funktionen völlig gehindert zu werden¹⁾. Ich werde an anderen Stellen dieses Aufsatzes auf diesen Punkt näher eingehen, wo direkte Experimente uns einige der betreffenden Tatsachen zeigen werden.

Außerdem kann man gewisse Untersuchungen an der Pflanzenzelle nur machen, wenn die Inhaltsbestandteile durch eine zeitweise Einwirkung der Zentrifugalkraft verlagert worden sind. In einem früheren Aufsatze über Zentrifugalkraft²⁾ habe ich Pfeffers Angabe³⁾ bestätigt, der bewies, daß die sogenannten Ölkörper nicht vollständig aus Öl bestehen, sondern teilweise aus einer Eiweißsubstanz aufgebaut sind, und also beim Zentrifugieren in Richtung der wirkenden Kraft geschleudert werden. Dasselbe gilt von dem Kern, der ein größeres spezifisches Gewicht hat als der Zellsaft, und von einigen anderen häufig anwesenden Zellbestandteilen. Dadurch, daß man die leichteren Zelleinschlüsse, wie Öl usw. von den schwereren, wie Proteinkörpern, Stärkekörnern und anderen abscheidet, ist es möglich, von gewissen Vorgängen, die von bestimmten Bestandteilen innerhalb des Protoplasten ausgeführt werden, ein klares Bild zu erhalten.

Apparat⁴⁾.

Der zu den Experimenten verwendete Apparat war eine modifizierte Form einer Milchzentrifuge, wie Textfig. 1 zeigt. Die Maschine ist auf einer Basis *A* montiert und kann vermittle der Stellschrauben *B* wagerecht eingestellt werden. Hierauf ruht ein $\frac{1}{2}$ Pf.-K. Motor *C*, der mit einer Riemenscheibe *D* versehen ist. Diese Riemenscheibe besitzt einen geschlossenen Riemen *E*, der

1) Andrews, F. M., a. a. O., S. 24.

2) Andrews, F. M., a. a. O., S. 34.

3) Pfeffer, W., Die Ölkörper der Lebermoose. Flora, 1874, S. 2. — Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II, S. 789.

4) Die in Textfig. 1 (S. 224) abgebildete Maschine wurde von F. Ludloff & Söhne, Berlin, erbaut. Textfig. 1 wurde nach ihrer Zeichnung gemacht.

über die Rolle F zu dem vertikalen Schaft G , der an seinem unteren Ende die konische Scheibe H trägt und von dort über die Rolle I zu dem Motor zurückläuft, und zwar in der durch die Pfeile angedeuteten Richtung. Der Schaft G trägt auf seinem oberen Ende die Trommel I , welche 3000, 4500 oder 6000 Umdrehungen in der Minute zu machen vermag. Bei Benutzung eines

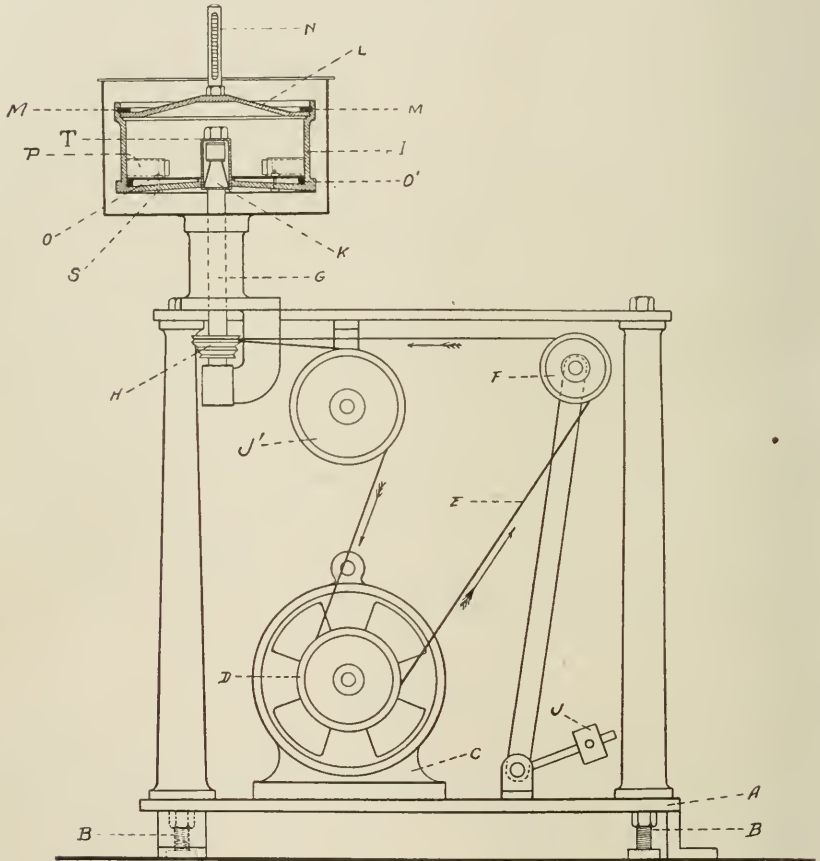


Fig. 1.

elektrischen Motors übrigens, der mit verschiedenen Geschwindigkeiten laufen kann, ist es möglich, noch weitere Umlaufsveränderungen der Trommel pro Minute zu erhalten. Die Spannung des Riemens E wird vermittlems der Stellung des Gewichtes J reguliert. Der Schaft G läuft auf Kugellagern und wird durch elastischen Federdruck in seiner Lage erhalten. Der innere Durchmesser der

rotierenden Trommel beträgt 25 cm, und sie balanciert auf dem konischen Ende *K* des Schaftes. Die Trommel *I* wird beim Zentrifugieren durch einen Deckel *L* geschlossen, der von zwei Verschlußbögen *M* an seinem Platze gehalten wird. Die Geschwindigkeit wird mit Hilfe des Braunschen Geschwindigkeitsmessers *N* festgestellt. Auf dem Boden der Trommel befindet sich eine Aluminiumscheibe *O*, 3,5 mm dick, die genau in den inneren Durchmesser der Trommel und um den hervorragenden Zylinder *T* paßt. Diese Aluminiumscheibe wiegt 400 g. Eine Holzscheibe von demselben Durchmesser und 24 mm Dicke, die ich in früheren Experimenten verwandte, wog 500 g. Die Aluminiumscheibe hat den weiteren Vorteil, mehr vertikalen Spielraum in der Trommel zu gewähren. Diese Aluminiumscheibe trägt vier starke Messingzylinder von gleichem Gewicht (Textfig. 1 *O* und Textfig. 2 *A*). Die Messingzylinder sind mit Bolzen (Textfig. 2 *D*) befestigt. Diese Messingzylinder sind in genau gleichen Entfernungen voneinander angebracht und tragen die später zu

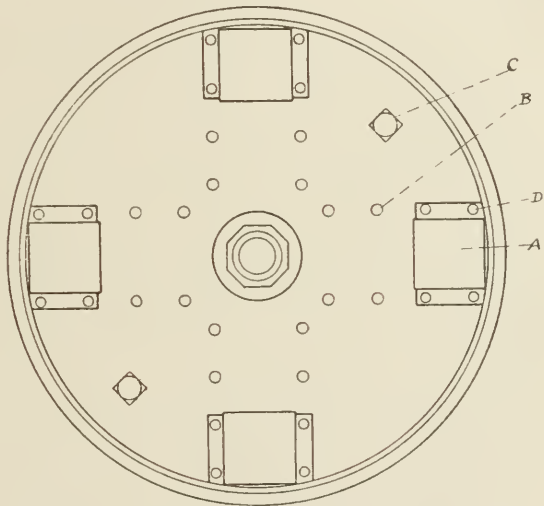


Fig. 2.

erwähnten Glaszylinder. Die Aluminiumscheibe bietet Raum für acht von solchen Messingzylindern. Die vier hier benutzten können sämtlich mittels der Löcher in der Aluminiumscheibe (Textfig. 2 *B*) leicht auf das Zentrum zu oder von ihm weg bewegt werden. Derartig ließ sich die Intensität der Zentrifugalkraft durch Ausgleich der Länge des Radius und Veränderung der Umlaufgeschwindigkeit der Trommel *I* in jedem gewünschten Grade verändern. Die Aluminiumscheibe wurde an der Trommel *I* durch Metallbolzen (Textfig. 1 *S* und Textfig. 2 *C*) befestigt. Die benutzten Glaszylinder waren von zwei verschiedenen Größen und hatten 3 mm dicke Wände. Der größere hatte bei einer Länge von 55 mm einen Durchmesser von

35 mm. Der kleinere war 55 mm lang bei 22 mm Durchmesser. Die Messingzylinder auf der Aluminiumscheibe waren abnehmbar und von verschiedener Größe, so daß die verschiedenen Glaszylinder benutzt werden konnten. Gelegentlich konnte der kleine Glaszylinder durch Vermittlung einer festen Korkhülle in dem großen Messingzylinder benutzt werden.

Experimenteller Teil.

Diese Untersuchung über die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Algen wurde teilweise unter Benutzung einer durch einen Wassermotor angetriebenen Zentrifuge angestellt, was gestattete, die Versuche ununterbrochen über jede beliebige Zeitspanne auszudehnen.

Oscillaria princeps wurde zuerst benutzt. Wenn die zur Anwendung kommende Kraft nicht sehr groß war, wurden die Exemplare während des Zentrifugierens zwischen einem Objektträger und einem Deckglas in ihrer Lage erhalten. Die zentripetalen¹⁾ Enden der Fäden wurden mit Gips befestigt²⁾. Wenn diese Anordnung benutzt werden konnte, gestattete sie die Exemplare direkt unter dem Mikroskop zu beobachten, ohne sie nach ihrer Herausnahme aus der Zentrifuge weiter zu beunruhigen. Auch fuhren sie in dieser Lage für viele Tage fort zu leben und konnten wiederholt beobachtet werden.

In meinem ersten Experiment versuchte ich festzustellen, ob es möglich wäre, den Zellinhalt von *Oscillaria princeps* zu verlagern. Ich zentrifugierte daher die auf dem Boden der Glaszylinder angebrachten Exemplare 2 Tage und 4 Stunden lang mit einer Kraft von 1738 g.³⁾ Diese Einwirkung jedenfalls verlagerte den Inhalt nicht. Auch das Wachstum der Fäden hatte nicht aufgehört, und die so charakteristischen Bewegungen dieser Pflanze waren nicht unterbrochen. Kurz, ich konnte nicht sehen, daß die Exemplare durch die lange und intensive zentrifugale Behandlung geschädigt worden seien, denn bei dem Vergleich mit den Kontrollexemplaren waren ihre Bewegungen ebenso kräftig und ihr Wachstum fast ebenso stark. Diesen Punkt werde ich in einer gesonderten Publi-

1) Ich gebrauche die Ausdrücke zentripetal und zentrifugal in dem gleichen Sinne, wie es in meinem früheren Aufsätze, a. a. O., S. 4 dargelegt wurde.

2) Pfeffer, W., Über Anwendung des Gipsverbandes für pflanzenphysiologische Studien, 1892.

3) g. = Anziehungskraft der Erde.

kation behandeln. Die Exemplare wurden sowohl quer zur Fadenrichtung wie längs zu ihr (wie oben) zentrifugiert, ohne daß eine Veränderung im Zellinhalt sichtbar war. Die geringe Größe der Zellen und besonders die Form des Chromatophors machen eine Verlagerung äußerst schwierig. Selbst die verschiedenen Granularsubstanzen, die häufig in der Zelle vorhanden sind, zeigten keinerlei Lageveränderung.

Bei einem zweiten Versuch wurden die Fäden von *Oscillaria princeps* 4400 g. für 2 Stunden und weiterhin 5843 g. für 3 Stunden unterworfen, aber es wurde keine Verlagerung des Inhalts erzielt. Bei einem dritten Experiment ließ man eine Stunde lang 13467 g.¹⁾ quer auf die Fäden wirken, ohne daß eine Verlagerung des Inhalts, Einstellung des Wachstums oder der gewohnten Bewegungen eintrat. Wenn *Oscillaria* zwischen Objektträger und Deckglas zentrifugiert wurde, wurden die Fäden meistens zerbrochen, aber sehr kurze, aus wenigen Zellen bestehende Stücke widerstanden oft einer Kraft von 1738 g. Bei Anwendung sehr hoher Zentrifugalkräfte, wie oben angeführt, war es notwendig, die Fäden direkt auf den Boden der Glaszylinder zu tun und sie transversal zu zentrifugieren, wie oben angegeben. Die Fäden waren dann in ihre scheibenförmigen Zellen auseinandergebrochen, die vom Ende aus beobachtet werden konnten, aber keine Verlagerung des Inhalts war zu konstatieren. Die Widerstandsfähigkeit solcher zartgebauten Pflanzen ist einigermaßen überraschend. Ebenso ist die Beobachtung von Interesse, daß bei allen Experimenten mit Zentrifugalkraft an *Oscillaria*, ihre charakteristischen Bewegungen weder aufhörten noch anscheinend verzögert wurden, obgleich die Zentrifugalkraft zwischen 1738 g. und dem hohen Betrage von 13467 g. wechselte. Dies wurde an Exemplaren von *Oscillaria* festgestellt, die direkt auf den Boden der Glaszylinder gebracht worden waren, auf deren Außenseite sich eine graduierte Skala befand. Die Maschine wurde für einige Sekunden zum Stillstand gebracht, und es konnte durch Beobachtung festgestellt werden, daß die für eine oder mehrere Stunden mit jedem Aufwand von Zentrifugalkraft zentrifugierten Exemplare sich ebensoweit bewegt hatten oder ausgestrahlt waren wie die Kontroll-exemplare in derselben Zeit. Diese Bewegungen können also unter großen Erschwerungen und gegen großen Widerstand ausgeführt werden, wenigstens gegen gewisse Arten von Hindernissen, wie

1) Erhalten durch eine besondere Form elektrischer Zentrifuge.

z. B. seitlich einwirkende Zentrifugalkraft. Bei dem ersten Bewegungsexperiment, als 1738 g. eine Stunde lang in Anwendung kamen, bewegten sich die zentrifugierten Fäden während dieser Zeit, resp. sie strahlten von dem Zentrum der geringen Fadenmasse gleichmäßig nach allen Richtungen aus. Die Messung ergab, daß sich die Fäden in der gewöhnlichen Art und Weise um 5 mm fortbewegt hatten. Die Kontrollexemplare hatten sich binnen derselben Zeit ebenfalls um 5 mm bewegt. Die allgemeine Anordnung oder Erscheinung der Fäden, die in beiden Fällen von der sehr geringen zentralen Masse ausgestrahlt waren, wies bei den zentrifugierten und den Kontrollexemplaren nicht den geringsten Unterschied auf. In allen Fällen war die einzige Vorbedingung das Vorhandensein einer sehr dünnen Wasserschicht über den Exemplaren.

Bei dem zweiten Experiment wurden die Exemplare ebenfalls 1 Stunde lang zentrifugiert, jedoch mit einer Kraft von 5000 g. anstatt 1738 g. Der Bewegungsbetrag der zentrifugierten und der Kontrollexemplare war genau der gleiche. Beide bewegten sich während der einstündigen Dauer des Versuchs in strahlender Richtung um 5 mm von der geringen zentralen Masse hinweg. Dies zeigt, daß innerhalb der Versuchsgrenzen der Betrag der Bewegung bei Anwesenheit einer Kraft von 5000 g. ebenso groß war, als wenn 1738 g. zur Anwendung kamen. Eine längere Zeitdauer als 1 Stunde kam nicht zur Anwendung, und es ist nicht festgestellt worden, welche Einwirkung, wenn überhaupt, dies auf die Bewegungen haben könnte.

Bei dem dritten Experiment, in dem 13467 g. in Anwendung kamen, bewegten sich sowohl die zentrifugierten wie die Kontroll-exemplare um 2 mm während der halbstündigen Dauer des Versuchs¹⁾. So weit also die Experimente gehen, hat es sich als nicht möglich erwiesen, die Bewegung bei *Oscillaria princeps* durch Zentrifugalkraft zu hemmen oder ihren Betrag sichtlich zu verringern.

Wenn eine Zentrifugalmaschine mit einer eingeschlossenen Trommel mehr als 1 Stunde bei sehr hoher Umdrehungszahl läuft, so hat die Trommel eine Neigung sich zu erhitzen. Dies wird durch die Reibung der schnell gedrehten Trommel mit der Luft ver-

1) Ernst Willy Schmidt hat kürzlich bei *Spirogyra* 11593 g. angewandt. „Das Verhalten von *Spirogyra*-Zellen nach Einwirkung hoher Zentrifugalkräfte“. Ber. d. bot. Gesellschaft, Bd. 32, 1914, Heft 1, S. 42.

ursacht. Infolgedessen muß bei lange fortgesetzten Experimenten mit großer Geschwindigkeit die nötige Vorsorge getroffen werden, die Exemplare vor Temperaturen zu bewahren, die ihrem normalen Verhalten während der Dauer des Versuchs ungünstig sein würden.

Closterium moniliferum.

Exemplare von *Closterium moniliferum* wurden zentrifugiert, indem einfach eine Anzahl der Pflanzen mit ein wenig Wasser in den Glaszylinder getan wurden. Eine größere Anzahl Exemplare war leicht dadurch zu erhalten, daß eine beträchtliche Menge des sie enthaltenden Wassers filtriert wurde. Da die Exemplare in verschiedenen Stellungen lagen, wirkte die Zentrifugalkraft in sehr vielen Richtungen auf diese einzelligen Pflanzen ein. Die Inhaltsbestandteile wurden infolgedessen einmal nach einem Ende hin, das andere Mal an die Seiten oder diagonal verlagert, je nach der Richtung, in welcher die Zentrifugalkraft gewirkt hatte.

Bei *Closterium moniliferum* genügt bereits die Einwirkung einer zentrifugalen Kraft von 1207 g. während der Dauer einer Minute, um eine Verlagerung des Zellinhalts zu bewirken. Wie Fig. 1, Taf. I¹⁾ zeigt, ist überall der Zellinhalt von den Wänden an das zentrifugale Ende getrieben worden, während er im Zentrum in einer strangartigen Masse über ungefähr $\frac{2}{3}$ der Zellenlänge hin verblieben ist. Das Chlorophyll sowohl als auch die Gipspartikelchen, welche letztere lebhaftere Brownsche Bewegung aufwiesen, waren ebenfalls verlagert. Eine vollständige Rückkehr des Zellinhaltes vollzog sich bei 22° C in 3 Tagen. Protoplasmabewegung kann unter normalen Verhältnissen bei *Closterium moniliferum* deutlich gesehen werden. Sobald die Zentrifugalmaschine angehalten wurde, und die Exemplare geprüft werden konnten, was ungefähr innerhalb von 2 Minuten geschah, konnte eine außerordentlich lebhaftere Protoplasmabewegung in allen Richtungen festgestellt werden. Ein Teil des Inhalts war sehr kompakt in das zentrifugale Ende der Zelle getrieben worden.

Fig. 1, Taf. I zeigt ein feines Netzwerk. Dieses war vor dem Zentrifugieren nicht sichtbar, wohl aber unmittelbar danach. Es stellte eine sehr schöne Anordnung von transparenten, polygonalen,

1) Von hier ab sind in dieser Abhandlung die angeführten Figuren auf Taf. I zu finden.

protoplasmatischen Platten dar, die so angeordnet waren, daß sie einer Honigwabe oder einer Schaumstruktur ähnlich waren. Dieselbe Erscheinung habe ich in Samenzellen von *Phaseolus multiflorus* beobachtet, wenn sie, nach erfolgtem Ankeimen, zentrifugiert worden waren¹⁾. Das Überraschende ist, daß diese zarten honigwabenartigen Strukturen durch die Zentrifugalkraft allein weder zerstört noch in das zentrifugale Ende der Zelle geschleudert wurden. Noch überraschender ist es, daß, wenn die schweren Zellbestandteile durch diese honigwabenartigen Strukturen hindurchgeworfen wurden, die letzteren nicht zerstört²⁾ wurden oder daß wenigstens sichtbare Risse in den zarten Lamellen nicht vorhanden waren. Wenn dieselbe Zelle, wie Fig. 1, Taf. I zeigt, zentrifugiert und alle Inhaltsbestandteile ein zweites Mal verlagert wurden, war keine Einwirkung auf diese Strukturen erkennbar. Bei vielen Exemplaren von *Closterium moniliferum* war die Verlagerung des Inhalts vollständiger als es Fig. 1, Taf. I zeigt, indem die zentrale Portion sich nicht so weit gegen das zentrifugale Ende der Zelle hin erstreckte. Selten wurden die Zellen durch das Zentrifugieren und die Verlagerung ihres Inhalts getötet. Wenn nicht das letztere zufällig eintrat, so kehrte der Inhalt jeweils in seine ursprüngliche Anordnung zurück. Dieser Prozeß begann mit einem allseitigen Ausbreiten der zentrifugierten Masse. Diese zuerst sehr langsame Ausbreitung wurde allmählich geschwinder. Am Ende des ersten Tages bei 22° C war nur ungefähr $\frac{1}{10}$ der entleerten Area der Zelle zurückgekehrt. Am zweiten Tage wurde ungefähr ein Drittel des entleerten Gebietes wieder eingenommen und, wie bereits mitgeteilt, hatte der Inhalt am Ende des dritten Tages überall seine ursprüngliche Anordnung in der Zelle wieder angenommen. Der sich ausbreitende Inhalt war anfangs nicht von der gewöhnlichen Dichtigkeit, aber zeigte diese allmählich, während der Prozeß fortschritt. Die Rückkehr des Zellinhalts wurde in seiner Wiederverteilung wesentlich durch die oben erwähnten schnellen Protoplasmaströmungen unterstützt. Die Gipskristalle kehrten ebenfalls auf ihren früheren Platz in der Zelle zurück, obgleich sie, wie auch einige andere Bestandteile des Zellinhalts, eine Weile durch das sich bewegende Protoplasma in allen Richtungen transportiert wurden. Wenn der bewegliche Zellinhalt dicht in ein Ende

1) Andrews, F. M., a. a. O., S. 15.

2) Andrews, F. M., a. a. O., S. 15.

der Zelle getrieben worden war, so konnte festgestellt werden, daß er ungefähr $\frac{1}{7}$ des Zellvolumens einnahm. Falls der Inhalt auf eine Seite der Zelle geschleudert war, so erfolgte seine Wiederanordnung einigermaßen schneller, da in diesem Falle eine viel größere Oberfläche gegeben war, über die hin die Wiederanordnung eintreten konnte. Die durchschnittliche Zeit für die Wiederanordnung des Zellinhalts bei 22° C betrug bei einer großen Anzahl von Exemplaren, deren Inhalt nach einer der Seiten zentrifugiert worden war, 2 Tage.

Nachdem der Inhalt zurückgekehrt worden war, zentrifugierte ich dieselben Exemplare von *Closterium moniliferum* aufs neue mit 1207 g. wie zuvor. Der Inhalt wurde in der erwarteten Weise verlagert. Das eine Gefäß mit Exemplaren wurde ins Licht, das andere ins Dunkle gestellt. Der Inhalt kehrte bei allen Exemplaren zurück wie in dem vorigen Falle. Aber während bei den Exemplaren im Licht die Inhaltsbestandteile bei 22° C vollständig innerhalb von 3 Tagen zurückgekehrt waren, brauchten die im Dunkeln aufgestellten Exemplare eine beträchtlich längere Zeit, indem vollständige Wiederverteilung des Inhalts erst binnen 5 Tagen erfolgte. Da bei den im Lichte stehenden Zellen nach dem zweiten Zentrifugieren der Inhalt in derselben Zeit wie vorher zu seiner normalen Lagerung zurückkehrte, schien die Aktivität der Zellen unvermindert geblieben zu sein. Die Zellen schienen durch diese Behandlung nicht geschädigt zu sein.

Ich zentrifugierte dieselben Exemplare ein drittes Mal und stellte diejenigen, die im Lichte gewesen waren, wiederum ins Licht und die, die im Dunkeln gewesen waren, wieder ins Dunkle, um die Wirkung auf die Rückkehr des Zellinhalts zu beobachten. Der Inhalt kehrte bei den belichteten Exemplaren durchschnittlich in $3\frac{1}{2}$ Tagen zurück. Der Inhalt der ins Dunkle gestellten Exemplare brauchte 10 Tage, um vollständig zurückzukehren. Während die ins Licht gestellten Exemplare einen sehr geringen Unterschied zeigten, machte sich bei den dunkel gehaltenen ein sehr ausgeprägter Unterschied von 7 Tagen bemerkbar. Die Exemplare wurden einige Tage im Licht belassen und abermals zentrifugiert. Diesmal kehrte der Inhalt der Exemplare im Licht in 3 Tagen zurück, wie zuvor. Die im Dunkeln jedoch brauchten 12 Tage. Bei einem fünften Experiment wurden die Exemplare von *Closterium moniliferum* mit 1207 g. 1 Minute lang zentrifugiert. Der verlagerte Inhalt kehrte in den ins Licht gestellten Exemplaren abermals in 3 Tagen zurück.

Die ins Dunkle gestellten Exemplare wurden 3 Tage darin gelassen und dann ins Licht gestellt. Der Inhalt hatte sich nur über ungefähr $\frac{1}{5}$ der entleerten Zellarea von neuem ausgebreitet. Nachdem sie ins Licht gestellt worden waren, vollzog sich die vollständige Rückkehr des Zellinhalts binnen weiteren $2\frac{1}{2}$ Tagen, also im ganzen in $5\frac{1}{2}$ Tagen. Man sieht hieraus, daß die ziemlich rohe Behandlung wiederholten Zentrifugierens und Verlagerns des Zellinhalts die Zelle nicht sichtbar schädigte, wenigstens nicht irgendwie erheblich. Der Einfluß des Lichts beförderte eine schnellere Rückkehr des Inhalts, und Dunkelheit hatte eine einigermaßen hemmende Wirkung, wie vorauszusehen war. In vielen Fällen genügte die Kraft einer kleinen Handzentrifuge, um bequem den Inhalt bei *Closterium moniliferum* zu verlagern. Der zur Inhaltsverlagerung in Pflanzenzellen benötigte Betrag von Zentrifugalkraft hängt von der Anzahl g. und von der Betriebszeit ab. So waren z. B. 1207 g. erforderlich, um den Inhalt bei *Closterium moniliferum* zu verlagern, wenn die Zeit nur 1 Minute betragen sollte. Dagegen fand ich, daß bei 600 g. die zur Verlagerung des Inhalts erforderliche Zeit mindestens 45 Minuten betrug. Ein noch geringerer Kraftbetrag würde dasselbe leisten, wenn die Zeit wiederum stark verlängert würde. Durch eine große Anzahl von Experimenten stellte ich fest, daß 100 g. der geringste Betrag von Zentrifugalkraft ist, der hinreicht, um teilweise oder ganz den Inhalt der von mir benutzten *Closterium moniliferum* zu verlagern. Zu diesem Zwecke muß die Zentrifugalkraft auf die Zellen einen Tag und 15 Stunden lang ununterbrochen einwirken. Am Ende dieser Zeit war der Inhalt nur teilweise verlagert. Der Inhalt kehrte nach Einstellung des Zentrifugierens bei 22° C in einem Tage zurück. Man könnte annehmen, daß eine Verlagerung des Zellinhalts bei *Closterium moniliferum* ziemlich schwierig sei und zwar wegen der Form der Chloroplasten sowie der honigwabenartigen Lamellenanordnung, die schon vor dem Zentrifugieren bestehen dürfte. Aber die dünnen Lamellen scheinen keinen großen Widerstand zu leisten, da der Inhalt leicht durch die ganze Masse hindurchgeworfen wird, wie Sand durch Schaum, und ohne daß eine sehr beträchtliche Anzahl g. zur Anwendung kommt. Daß die honigwabenartige Struktur immerhin einen gewissen Widerstand aufweist, zeigt Fig. 1, Taf. I. Bei der Betrachtung dieser Figur wird man bemerken, daß der Inhalt von den Seiten der Zelle durchaus nach dem zentrifugalen Ende befördert worden ist. Im Zentrum der

Zelle jedoch hat die 1 Minute lange Einwirkung von 1207 g. den Inhalt nur teilweise verlagert, denn er bleibt in Form einer spitz zulaufenden Säule auf eine Strecke von vollen zwei Dritteln der Zelllänge erhalten. Alter, Lebenskraft, vor allem Größe der Zelle haben Einfluß auf die zur Verlagerung des Inhalts erforderliche Anzahl von g. Da diese Faktoren variieren, variiert, wie ich bei verschiedenen Zellen gefunden habe, der zur Verlagerung des Inhalts erforderliche Betrag von Zentrifugalkraft ebenfalls, und sogar bei derselben Zelle kann man Unterschiede feststellen. Die Richtung der Zentrifugalkraft ist in Fig. 1, Taf. I durch den Pfeil angezeigt. Selbst mit der höchsten Zentrifugalkraft, die ich erhalten konnte und die bei dem von mir benutzten Apparat 13467 g. betrug, wurde die Hautschicht bei keiner der von mir untersuchten Pflanzen von der Zellwand abgerissen oder bewegt. Daß die Hautschicht und auch die feinen Plasmalamellen durch die Zentrifugalkraft nicht abgerissen und an das zentrifugale Ende der Zelle geworfen werden, wird von Pfeffer¹⁾ folgendermaßen erklärt: „Daß ein sehr dünner Wandbelag und sehr feine Plasmalamellen sogar bei einer Zentrifugalwirkung = 4400 g. erhalten bleiben, erklärt sich, wie hier nur angedeutet sein mag, daraus, daß die umgelagerten Massen gegen die Zellwand gestützt sind, also keinen Zug ausüben, daß ferner die Kohäsion der zudem der Zellhaut adhärierenden Wandschicht mit der Verdünnung dieser zunimmt, und daß die besagte Zentrifugalwirkung bei kürzeren Zellen nicht ausreicht, um die osmotische Anpressung des Plasmaschlauches aufzuheben.“ Die Zellwand würde wahrscheinlich durch die Zentrifugalkraft zerbrochen oder zerquetscht werden, ehe es gelänge, die Hautschicht von ihr zu trennen. Obgleich die 13467 g. bei diesen Versuchen häufig in Anwendung kamen, ist es interessant festzustellen, daß die Mehrzahl der Zellen durch solche harte Behandlung nicht getötet und sogar nicht sichtbar geschädigt wurden.

Um festzustellen, wie lange Zeit der Inhalt von Pflanzenzellen brauchte, um bei verschiedenen Temperaturen zurückzukehren, wurde das folgende Experiment angestellt. Die Pflanzen oder Pflanzenteile wurden für $\frac{1}{2}$ Stunde mit einer Kraft von 5000 g. zentrifugiert, welche den Inhalt in all ihren Zellen verlagerte. Eine Pflanze oder ein Teil von jeder dem Experiment unterworfenen Pflanze wurde dann bei 25° und 15° C ins Licht gestellt. In allen

1) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1904, Bd. II, S. 790.

Zellen kehrte der Inhalt schließlich zurück. Die ganzen zentrifugierten Pflanzen schienen sehr wenig durch die Verlagerung ihrer Zellinhalte gelitten zu haben, am wenigstens diejenigen, die in der höheren Temperatur gehalten worden waren. Dies Experiment, gleichwie auch andere in dieser Abhandlung, zeigt klar, daß viele Pflanzen imstande sind, die günstigsten Bedingungen zu empfinden, selbst wenn die Zellinhalte vollständig verlagert sind und die Zelle einem ziemlich ernstlichen Shock ausgesetzt war. Die nebenstehende Tabelle gibt die Pflanzen und die in jedem Falle zur Rückkehr des Zellinhalts nach dem Zentrifugieren erforderlich gewesene Zeit an.

Alle Blätter und andere in dem obigen Experiment benutzten Pflanzenteile waren jung und kräftig. Die benutzten Früchte waren nicht reif. Man ersieht aus nebenstehender Tabelle, daß die Rückkehr des Zellinhalts nach dem Zentrifugieren bei ein und derselben Pflanze weniger Zeit bei 25° als bei 15° C erforderte. In manchen Fällen wurde die Zeit auf die Hälfte und mehr reduziert. Bei 25° C erfolgte eine weit größere Reduktion der für die Rückkehr des Zellinhalts nötigen Zeit, als man voraussetzen möchte. Während bei 15° C in vielen Zellen ein oder mehrere Tage erforderlich waren, wurde der Betrag der nötigen Zeit bei 25° C manchmal bei derselben Pflanze auf eine verhältnismäßig geringe Anzahl von Stunden herabgesetzt. Die Früchte der Versuchspflanzen brauchten ziemlich lange Zeit, die im Falle von *Cornus florida* bei 25° C 5 Tage betrug. Die Blattzellen von *Agave americana* brauchten eine längere und die Blattzellen von *Impatiens Sultani* eine ebensolange Zeit für die Rückkehr des Zellinhaltes, als die Fruchtzellen von *Pyrus floribunda* und *Crataegus coccinea*. Eine überraschend lange Zeitspanne brauchte der Zellinhalt von *Begonia manicata* zu seiner Rückkehr. Selbst bei 25° C waren 10 Tage erforderlich. Wenn die Blätter der in vorstehender Tabelle genannten Pflanzen zentrifugiert und dann dunkel gestellt wurden, kehrte der Inhalt zurück, aber die für die Rückkehr nötige Zeit war länger. Ganze etwa 7 cm hohe Pflanzen von *Stellaria media* wurden in der Längsrichtung mit 5000 g. nur 15 Minuten lang zentrifugiert. Im Laufe dieser kurzen Zeit waren sämtliche Zellinhalte verlagert. Wieder eingepflanzt kehrte in sämtliche Zellen der Inhalt binnen 5 Stunden zurück, und die Pflanzen fuhren fort zu wachsen. Der verlagerte Inhalt nahm bei kräftigen Exemplaren durchschnittlich $\frac{1}{8}$ des Zellvolumens ein.

Name der Pflanze	Tage oder Stunden, die der Inhalt brauchte, um bei den folgenden Temperaturen zurückzukehren	
	15° C	25° C
<i>Thuja occidentalis</i> (Blätter)	4 Tage	1 Tag
<i>Pinus strobus</i> (Blätter)	3 $\frac{1}{2}$ Tage	18 Stunden
<i>Pinus austriaca</i> (Blätter)	3 Tage	2 Tage
<i>Pinus silvestris</i> (Blätter)	4 Tage	2 Tage
<i>Picea pungens</i> (Blätter)	3 Tage	2 Tage
<i>Picea excelsa</i> (Blätter)	4 Tage	2 Tage
<i>Picea nigra</i> (Blätter)	3 Tage	1 $\frac{1}{2}$ Tage
<i>Taxus canadensis</i> (Blätter)	7 Tage	4 Tage
<i>Ginkgo biloba</i> (Blätter)	2 Tage	1 $\frac{1}{2}$ Tage
<i>Pyrus floribunda</i> (Blätter)	2 Tage	1 Tag
<i>Pyrus floribunda</i> (Frucht)	3 Tage	2 Tage
<i>Pyrus spectabilis</i> (Blätter)	3 Tage	1 Tag
<i>Crataegus coccinea</i> (Frucht)	4 Tage	2 Tage
<i>Ricinus communis</i> (Blätter)	2 $\frac{1}{2}$ Tage	1 Tag
<i>Hedera helix</i> (Blätter)	2 Tage	20 Stunden
<i>Pavia flava</i> (Blätter)	3 Tage	2 Tage
<i>Aretium lappa</i> (Blätter)	2 Tage	1 Tag
<i>Lysimachia nummularia</i> (Blätter) . .	18 Stunden	10 Stunden
<i>Tropaeolum majus</i> (Blätter)	1 $\frac{1}{2}$ Tage	8 Stunden
<i>Plantago lanceolata</i> (Blätter) . . .	2 Tage	1 $\frac{1}{2}$ Stunden
<i>Begonia manicata</i> (Blätter)	30 Tage	10 Tage
<i>Ligustrum vulgare</i> (Blätter)	1 Tag	12 Stunden
<i>Geranium sanguineum</i> (Blätter) . . .	2 Tage	1 Tag
<i>Philadelphus coronarius</i> (Blätter) . .	2 $\frac{1}{2}$ Tage	1 Tag
<i>Viola palmata</i> (Blätter)	1 $\frac{1}{2}$ Tage	1 Tag
<i>Setaria glauca</i> (Blätter)	1 Tag	18 Stunden
<i>Cornus florida</i> (Frucht)	12 Tage	5 Tage
<i>Agave americana</i> (Teil des Blattes) . .	6 Tage	4 Tage
<i>Impatiens Sultani</i> (Blätter)	8 Tage	2 Tage
<i>Primula sinensis</i> (Blätter)	2 Tage	7 Stunden
<i>Primula sinensis</i> (Trichome)	15 Stunden	5 Stunden
<i>Nasturtium officinale</i> (Blätter) . . .	1 Tag	8 Stunden
<i>Nasturtium officinale</i> (Wurzeln) . . .	10 Stunden	3 Stunden
<i>Nasturtium officinale</i> (Stengel) . . .	18 Stunden	12 Stunden
<i>Marchantia polymorpha</i> (Thallus) . . .	3 Tage	1 Tag
<i>Marchantia polymorpha</i> (Gemmen) . .	2 Tage	10 Stunden
<i>Lunularia vulgaris</i> (Thallus)	4 Tage	2 $\frac{1}{2}$ Tage
<i>Lunularia vulgaris</i> (Gemmen)	3 Tage	15 Stunden

Diese kurze Dauer war übrigens, wie ich durch andere Experimente dieser Art gezeigt habe, hinreichend, das Wachstum der Pflanzen in gewissem Umfange zu stören. Ähnliche Experimente wurden an *Salvinia natans* angestellt, wo 5000 g. für 30 Minuten zur Anwendung kamen. Alle Zellinhalte der Haare bei den schwimmenden Laubblättern¹⁾ wurden in einer kompakten Masse in das zentrifugale Ende der Zelle geworfen und nahmen dort ungefähr $\frac{1}{3}$ des Zellvolumens ein. Die Rückkehr erfolgte in 5 Stunden. Die Zellinhalte der schwimmenden Laubblätter selbst wurden ebenfalls verlagert und nahmen $\frac{1}{4}$ der Zellvolumina ein. Die Rückkehr erforderte einen Tag. Die Temperatur betrug 26° C. Die Pflanzen wurden durch dies Experiment, welches viermal wiederholt wurde, um festzustellen, welche Wirkung hervorgebracht werden würde, nicht getötet, sondern nur leicht geschädigt. Die Zellinhalte kehrten in allen Zellen binnen derselben Zeit zurück wie zuerst.

Ein einzelnes Experiment wurde mit *Mimosa pudica* angestellt, um zu sehen, welche Wirkung die Anwendung ziemlich hoher Zentrifugalkraft auf ihre Bewegungen haben möchte. Demgemäß wurden einige junge, kräftige Pflanzen in der Höhe von 8 cm 1 Stunde lang der Quere nach mit einer Kraft von 5000 g. zentrifugiert. Dies verlagerte den Zellinhalt in allen Teilen der Pflanze.

Die Pflanzen wurden sofort wieder eingepflanzt. In $\frac{1}{2}$ Stunde nach dem Zentrifugieren waren die Pflanzen imstande, auf eine leichte Berührung zu reagieren und hatten unter günstigen Bedingungen wenige Stunden später anscheinend ihre normale Empfindlichkeit wiedererhalten. Sobald die Pflanzen nach dem Zentrifugieren zeigten, daß sie empfindlich seien, wurden wieder Schnitte angefertigt und man konnte sehen, daß die Zellinhalte in einigen Parenchymzellen der Blättchen und in den Blattstielzellen oberhalb des Kissens noch nicht ganz zurückgekehrt waren. Die für vollständige Rückkehr des Inhalts benötigte Zeit betrug bei diesen Zellen 1 Stunde. Dies zeigt, daß der Zellinhalt nicht zurückzukehren braucht, bevor die Pflanze einen Reiz empfinden kann. Man möchte geneigt sein sich vorzustellen, daß eine solche Pflanze vielleicht dauernd invalide oder aber durch solch rauhe Behandlung getötet werden könnte. Nach einigen Tagen aber

1) Andrews, F. M. und Ellis, M. M., "Some Observations concerning the Reactions of the Leaf Hairs of *Salvinia natans*". Bulletin of the Torrey Botanical Club, 1913, Vol. 40, p. 441—445.

waren die zentrifugierten Exemplare von *Mimosa pudica* gerade ebenso kräftig wie die Kontroll Exemplare und schienen keine üblen Wirkungen des Experiments aufzuweisen.

Nukleolus.

Einer der Zwecke dieser Untersuchung war, das Schicksal des Nukleolus sicherzustellen. In meiner früheren Veröffentlichung zeigte sich, daß bei verschiedenen Pflanzen der Nukleolus aus dem Zellkern herausgeworfen werden kann¹⁾. In allen Fällen, in denen die zentrifugale Wirkung groß und lange genug fortgesetzt wurde, wurde der Kern gegen das zentrifugale Ende der Zelle hin geschleudert, der Nukleolus aus dem Kern herausgetrieben und gelegentlich gegen das zentrifugale Ende der Zelle geworfen. Bei mit Safranin gefärbten Exemplaren konnte der Nukleolus nach dem Zentrifugieren als eine rote Kugel in der Zelle außerhalb des Kernes gesehen werden. Aber der aus dem Kern herauszentrifugierte Nukleolus kann auch in lebenden Zellen ohne Färbung gesehen werden. Viele der folgenden Experimente wurden durch verschiedene Färbemethoden variiert. Durch das Herauswerfen des Nukleolus aus dem Kern wird letzterer nicht getötet, und der Nukleolus bleibt eine beträchtliche Zeitdauer intakt, häufig ganze 27 Tage²⁾. Er kehrt nie wieder in den Kern zurück, sondern löst sich allmählich auf und verschwindet.

Ich erzog Sämlinge von *Zea Mays* in feuchter Luft, um ein dichtes Wachstum von Wurzelhaaren zu erzeugen. Diese Sämlinge hatten 2—3 cm lange Wurzeln und wurden in allen Fällen mit einer Kraft von 5000 g. 2 Stunden hindurch zentrifugiert. Die Wurzeln wurden zuerst nach der Spitze zu zentrifugiert, aber bei dieser Methode wurden viele Wurzelhaare zerbrochen. Infolgedessen wurden die Wurzeln quer zentrifugiert, wobei in den meisten Fällen die Zentrifugalkraft in Richtung der Spitze der Wurzelhaare wirksam war. Die Sämlinge wurden für das transversale Zentrifugieren in ihrer Lage gehalten, indem sie mit einer Seite in Gips eingebettet wurden und so auf der Unterseite eines kräftigen Korkes in den Glaszylindern gehalten wurden. In allen Experimenten wurden die beweglichen Inhaltsbestandteile inkl. des Zell-

1) Andrews, F. M., a. a. O., S. 36—37.

2) Andrews, F. M., a. a. O., S. 37.

kerns an das zentrifugale Ende der Haare geschleudert. Die Wiederverteilung des Inhalts in den Wurzelhaaren fand in zwei Stunden statt. Manchmal übrigens erreichte der Kern nicht das zentrifugale Ende der Haare, da ihm eine Protoplasmamasse vorausging und das zentrifugale Ende des Haars auf eine Strecke hin ausfüllte. Der Kern war häufig auf eine Strecke hin in diese Protoplasmamasse eingebettet. Bei der Wiederverteilung des Inhalts blieb der Kern nicht stets an oder nahe der Spitze des Wurzelhaars, selbst wenn er vor dem Zentrifugieren sich nahe der Spitze befunden hatte. In manchen Fällen begab sich der Kern in dem Wurzelhaar in seine frühere Lage zurück. In andern Wurzelhaaren bewegte er sich zu dem zentripetalen Ende, während er vor dem Zentrifugieren an oder nahe der Spitze gewesen war. Diese die Lage des Kerns betreffenden Tatsachen bewahrheiteten sich in jungen und kräftig wachsenden Wurzelhaaren ebenso wie in alten, die zu wachsen aufgehört hatten¹⁾. In einem andern Experiment wurden die Wurzelhaare von der Spitze nach der Basis zentrifugiert und zwar 2 Stunden mit 5000 g. wie vorher. Diese Kraft schleuderte allen beweglichen Inhalt von der Spitze der Haare zu der Basis, natürlich einschließlich des Zellkerns, der manchmal vor dem Zentrifugieren an oder nahe der Spitze des Haares sich befand. Hier wie zuvor kehrten in schnellwachsenden Haaren die Kerne nicht stets zu der Spitze zurück und verblieben dort. In manchen schnellwachsenden Haaren allerdings kehrte der Kern an die Spitze zurück, manchmal sogar ihr näher, als er vor dem Zentrifugieren gewesen war. Aber er kehrte nicht in allen Fällen zu der Spitze zurück, wenn er diese Stellung vor dem Zentrifugieren eingenommen hatte. In den meisten Wurzelhaaren kehrte er nur einen Teil der Strecke bis zur Spitze zurück. Dann nahm er entweder eine zentrale Haltung ein oder war der einen oder der andern Flanke ohne anscheinende Beziehung zu seiner früheren Stellung angelagert. Eine interessante Tatsache ist, daß, wo die Wurzelhaare von *Zea Mays* an der Wurzel sehr dicht standen, selbst 3000 g. sie nicht alle zerbrachen oder sie alle flach gegen die Wurzel trieben. Dies war der Fall, wo die Zentrifugalkraft direkt parallel zu der Längsachse der kurzen Haare einwirkte. Wie bei anderen Experimenten kehrte auch bei den Wurzelhaarzellen von *Zea Mays* der Inhalt in geringerer Zeit zurück, wenn nach der

1) Vgl. Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie, S. 24.

Flanke des Haars, als wenn nach einem der beiden Enden zentrifugiert wurde. Dies geschah, weil im ersteren Falle mehr Raum für die Wiederverteilung war. War nach der Seitenwand zentrifugiert worden, so brauchte es im allgemeinen $\frac{3}{4}$ bis 1 Stunde zur Wiederverteilung des Zellinhalts.

Der Nukleolus wurde aus dem Kern der Wurzelhaarzellen von *Zea Mays* bei zweistündiger Anwendung von 5000 g. in praktisch jedem Falle herausgeworfen. Dies konnte sowohl bei lebenden wie bei gefärbten Exemplaren festgestellt werden. In einigen Fällen, in denen der Nukleolus nicht aus dem Kern geworfen wurde, rückte er aus seiner ursprünglichen Stellung im Kern fort. Er lag dann entweder direkt an der Kernmembran oder ragte teilweise aus ihr heraus. Der Kern wurde durch die Zentrifugalkraft einigermaßen in seiner Form verändert, besonders dann, wenn der Nukleolus sich durch die Kernsubstanz bewegt, und im Falle des Herausgeworfenwerdens die Kernmembran durchriß. Der Kern wurde durch diese Behandlung nicht getötet. Er nahm schließlich seine normale Gestalt wieder an und zeigte keine Spur der Verlagerung des Nukleolus. Der aus dem Kern herausgeworfene Nukleolus war in günstigen Fällen von Zeit zu Zeit sichtbar, und zwar so lange die Wurzelhaare lebten. In einigen Fällen begann der Nukleolus sich aufzulösen. Er trat nicht wieder in den Zellkern ein und wurde nie neugebildet. Die Haare wurden durch das Zentrifugieren nicht getötet, sondern lebten so lange wie die Kontrollexemplare.

Urtica dioica.

Ich experimentierte weiter an *Urtica dioica*, um festzustellen, ob der Nukleolus aus dem Kern herausgeworfen werden könnte, und was die Wirkung davon sein möchte. Die Trichome dieser Pflanze sind auch von Mottier¹⁾ zentrifugiert worden. Es gelang ihm nicht, den Nukleolus aus dem Kern hinauszuerwerfen, da er nur 1820 g. 1—2 Stunden lang benutzte.

Große kräftige Schosse von *Urtica dioica* mit lebendigen Haaren können in Wasser gestellt 7 Tage am Leben bleiben und Protoplasmaströmung zeigen. Ein Epidermisstreifen wurde entfernt und in dem Glaszylinder in der gewöhnlichen Weise mit Gips zwischen

1) Mottier, D. M., The Effect of Centrifugal Force upon the Cell. *Annals of Botany*, 1899, Vol. 13, pp. 341—342.

Deckglas und Objektträger befestigt. Der Epidermisstreifen war bogenförmig angebracht, so daß die Zentrifugalkraft parallel zu der langen Achse der meisten Haare wirkte. Eine Kraft von 5000 g wurde während 2 Stunden ununterbrochen angewandt. Weder Epidermisstreifen noch Haare zerrissen während des Experiments. Fig. 2, Taf. I zeigt eines der Haare mit dem an das zentrifugale Ende der Zelle getriebenen Zellinhalt. In kräftigen Exemplaren nimmt der Inhalt durchschnittlich etwa $\frac{1}{4}$ des Zellvolumens ein. Die Haare wurden sofort geprüft, nachdem sie von der Maschine genommen worden waren, was etwa in 2 Minuten der Fall war. In allen Fällen war gleich nach dem Zentrifugieren eine außerordentlich lebhafteste Protoplasmaströmung sichtbar. Der Kern war gegen das zentrifugale Ende der Zelle getrieben, derart, daß er oft in den engen Teil der Zelle eingeklemmt wurde (Fig. 2). Der Nukleolus wurde herausgeworfen, und bei günstigen Exemplaren konnte er (Fig. 2D) oft weiter unten gegen das zentrifugale Ende der Zelle hin inmitten des Zellinhalts gesehen werden. Der dislozierte Nukleolus war bei unmittelbarer Beobachtung nicht stets leicht zu sehen. Der Kern zeigte gelegentlich, besonders in gehörig gefärbten Exemplaren, die durch den Nukleolus bei seinem Passieren der Kernmembran gemachte Öffnung (Fig. 2). Infolge der schnellen Protoplasmaströmung fand die Wiederverteilung des Zellinhalts in 3 bis 5 Stunden statt.

Fig. 3, Taf. I zeigt ein anderes Haar von *Urtica dioica*, wo der Nukleolus aus dem Kern herausgeworfen worden ist. Eine deutliche Linie durch das Protoplasma hindurch ist sichtbar, verursacht offenbar durch den Nukleolus, als er seinen Weg tiefer nach dem zentrifugalen Ende der Zelle zu bahnte. Nach einiger Zeit verschwand diese Linie infolge der Protoplasmaströmungen. Fig. 3 zeigt an einem weiteren Fall, daß es nicht nötig ist, daß der Kern unbeweglich zwischen den Zellwänden festgehalten wird wie in Fig. 2, damit der Nukleolus hinausgeworfen werden kann. In Fig. 3 ist eine große Menge von Protoplasma so dicht in das zentrifugale Ende der Zelle gepreßt worden, daß eine weitere Bewegung des Kernes unmöglich war. Der Nukleolus jedoch, der ein weit höheres spezifisches Gewicht hatte, fuhr fort, seinen Weg weiter durch den dichten Zellinhalt zu forcieren. In Fig. 3 ist die schaumartige Beschaffenheit des Protoplasmas an dem zentripetalen Ende des vorgelagerten Zellinhalts angezeigt. — Kleine Zweige von *Urtica dioica* ebensowohl als Epidermisstreifen wurden nach dem Zentri-

fugieren in feuchte Kammern gebracht. Dasselbe geschah mit den Kontroll-exemplaren. Die Exemplare lebten durchschnittlich 7 Tage. Dies ergab eine günstige Möglichkeit, das Verhalten der lebenden zentrifugierten Haare zu beobachten. Der Kern kehrte in einigen Fällen an seinen gewöhnlichen Platz an der Basis des Haars zurück und stellte seinen Zusammenhang mit dem Rest der Zelle durch protoplasmatische Verbindungen wieder her. In einigen andern Fällen nahm der Kern an der Basis des Haares eine wandständige Stellung ein. In sehr vielen Haaren kehrte der Kern nicht zur Basis des Haares zurück, sondern bewegte sich zuerst zu dem einen, dann zu einem andern Platze in dem Haar ohne Beziehung zu seiner gewöhnlichen Lage. Der Nukleolus trat nie wieder in den Kern ein. Auch wurde nie im Kern ein neuer Nukleolus gebildet, sondern er löste sich im Protoplasma auf.

Trichome der jungen Zweige von *Lycopersicum esculentum* wurden ebenfalls für 2 Stunden mit einer Kraft von 5000 g. zentrifugiert. Der bewegliche Zellinhalt wurde in einer dichten Masse nach dem zentrifugalen Ende der Zelle zusammengetrieben. Sobald das Präparat beobachtet werden konnte, war eine rapide Protoplasmabewegung in allen Richtungen sichtbar. Diese Bewegung verursachte eine Wiederverteilung des Protoplasmas binnen 1 Stunde. Vor dem Zentrifugieren lag der Kern in dem zentripetalen oder basalen Ende der Zelle. Bei der Wiederverteilung des Inhalts bewegte sich der Kern manchmal in seine ursprüngliche Stellung zurück, manchmal aber auch nur einen Teil des Weges. Der Nukleolus wurde aus dem Kern herausgeworfen (Fig. 4 u. 5, Taf. I). Er konnte meist im Protoplasma weiter gegen das zentrifugale Ende der Zelle zu liegend gesehen werden. In den Kern trat er nicht wieder ein, sondern wurde einfach von dem Protoplasma in der Zelle hierhin und dorthin geführt, bis er nicht länger unterschieden werden konnte oder sich auflöste. Ein anderer Nukleolus wurde niemals gebildet. Die kleinen zentrifugierten Trichome wurden bei 21° C in einer feuchten Kammer gehalten. Sie fuhren 5 Tage fort zu leben und Plasmaströmung zu zeigen. Dies gewährte reichliche Zeit, die Wirkung der Entfernung des Nukleolus auf den Kern zu beobachten. Der Kern war durch den Verlust seines Nukleolus anscheinend nicht geschädigt. Wie bei *Urtica dioica* war die kleine Öffnung in der Kernmembran, da wo der Nukleolus herausgeschleudert worden war, oft sichtbar (Fig. 4). Diese Öffnung schloß sich indessen bald und ließ keine Spur ihres

früheren Vorhandenseins zurück. Der Zellinhalt erfüllte in kräftigen Zellen, wie Fig. 5, wenn zentrifugiert, ungefähr $\frac{1}{15}$ ihres Volumens. Die schnelle Wiederausbreitung des Zellinhalts bei *Lycopersicum esculentum* zeigt Fig. 5. Die Trichomzelle wurde unmittelbar nach dem Zentrifugieren für 2 Minuten beständig beobachtet. Während dieses kurzen Zeitraums haben sich die beweglichen Protoplasmastränge über etwa $\frac{1}{3}$ der Zelllänge ausgebreitet. Die Bewegung fand in allen Richtungen statt. Ich fand, daß 3000 g., die $\frac{1}{2}$ Stunde lang einwirkten, den beweglichen Zellinhalt bei dieser Pflanze zu verlagern vermochten, aber nicht hinreichten, um den Nukleolus aus dem Zellkern herauszuwerfen.

Torenia asiatica.

Bei *Torenia asiatica* ragt bekanntlich das obere Ende des Embryosacks aus der Mikropyle heraus. Der gesamte Eiapparat ist lediglich von der dünnen Wand des Embryosacks bedeckt. Der Eiapparat ist infolgedessen leicht sichtbar. In den Synergiden liegt der Kern im oberen Teil und die Vakuole im unteren. In der Oosphäre ist dies Verhältnis umgekehrt¹⁾.

Ich wünschte die Wirkung der Zentrifugalkraft auf die Kerne des Eiapparats festzustellen. Ganze Ovarien mit ihren zahlreichen Ovulis wurden 2 Stunden mit einer Kraft von 5000 g zentrifugiert. Diese Kraft trieb den Inhalt des Embryosacks in allen Fällen gegen sein zentrifugales Ende hin. Manchmal war der Inhalt hinreichend, um den nicht aus der Mikropyle herausragenden Teil dicht anzufüllen. In manchen Fällen bildete der Inhalt des oberen Endes des Embryosacks eine Art Pfropfen in dem engen Teil und wurde nicht weiter gegen das zentrifugale Ende geworfen (Fig. 7, Taf. I). Gelegentlich wurde das hervorragende Ende des Embryosacks mehr oder weniger abgeplattet (Fig. 7). Wenn die Kraft in der Richtung des dünnen Endes des Embryosacks angriff, wurde der Eiapparat gewöhnlich losgerissen und gegen das zentrifugale Ende geworfen (Fig. 6 und 7). Häufig wurde auch nur die Eizelle abgerissen. Oder es wurde, wie in Fig. 9, die Eizelle und eine der Synergiden teilweise zerrissen. In einigen andern Fällen wurden die Wände der Eizelle und Synergiden beträchtlich durch die Zentrifugalkraft

1) Strasburger, E. und Koernicke, Max, Das botanische Praktikum. Fünfte Auflage, 1913, S. 619.

ausgedehnt (Fig. 10). Die Wände des gesamten Eiapparates waren folglich einer beträchtlichen Ausdehnung fähig, ohne zu brechen, und waren stärker, als man voraussetzen möchte.

Ich wünschte ferner die Einwirkung der Zentrifugalkraft hauptsächlich auf den Inhalt des Eiapparates festzustellen. In allen Fällen wurde der Inhalt sowohl der Synergiden als auch der Eizelle in das zentrifugale Ende geworfen. Bei reifen Exemplaren machte der Inhalt des Eiapparats ungefähr $\frac{1}{6}$ des Volumens jeder Zelle aus. Die Kerne der Synergiden wurden durch die oben erwähnte Vakuole in ihrem unteren Ende hindurchgeworfen. Die Nukleoli wurden in fast allen Fällen aus den Kernen herausgeworfen und konnten im allgemeinen in dem zentrifugalen Ende der Eiapparat-zellen gesehen werden. Manchmal konnten sie wegen ihres geringen Umfanges in dem umgebenden Protoplasma nicht gesehen werden. Vor dem Zentrifugieren konnte keine Protoplasma-bewegung in dem Protoplasma des Eiapparates direkt gesehen werden. Nachdem jedoch der Inhalt verlagert war, wie in Fig. 10, Taf. I, war oft in der Eizelle eine schwache Protoplasma-bewegung sichtbar. Wenn der Eiapparat nicht von der Wand des Embryosacks losgerissen worden war, breitete sich der Inhalt in allen drei Zellen im allgemeinen in 7 Stunden wieder aus. War dagegen der Eiapparat selbst verlagert, wie in Fig. 6 abgebildet, so trat keine Wiederausbreitung des Inhalts ein, da die Zellen dann nur eine kurze Zeit am Leben zu bleiben schienen. Wirkte die Zentrifugalkraft in Richtung des verbreiterten Endes des Embryosacks, so riß die Wand oft, und der Eiapparat mitsamt Inhalt wurde herausgeschlendert. In manchen Ovis wurden der außerhalb der Mikropyle liegende Teil des Embryosacks durch die zweistündige Wirkung einer Kraft von 5000 g. abgerissen. Im allgemeinen verlagerten 3000 g. den Zellinhalt, wenn sie für mehrere Stunden in Anwendung kamen. Diese Kraft verursachte weder ein Zerreißen der Wände des Eiapparates noch eine Verlagerung der Nukleoli. Die Zellen des Eiapparates von *Torenia asiatica* sind also ungeachtet ihrer anscheinenden Zartheit imstande, einem überraschend hohen Betrage rauher Behandlung zu widerstehen. Der Nukleolus trat nicht wieder in den Kern ein und wurde nicht neugebildet.

Tradescantia virginica.

Da der Prozeß der Kern- und Zellteilung in den lebenden Zellen der Staubfädenhaare von *Tradescantia virginica* leicht direkt

verfolgt und beobachtet werden kann¹⁾, war diese Pflanze für die folgende Untersuchung besonders gut geeignet. Für einige Experimente wählte ich kleine ungestielte Knospen, deren Staubfadenhaarzellen entweder in Teilung begriffen oder zur Teilung bereit waren. Diese Knospen wurden in konischen Aushöhlungen in Kork angebracht und durch Gips festgehalten. Bei andern Experimenten wurden alle Teile der jungen Blüte entfernt bis auf einen Staubfaden mit seinen angewachsenen Haaren, deren Zellen in dem für die Teilung geeigneten Zustande waren. Dieser einzelne Staubfaden wurde mittels Gips zwischen Objektträger und Deckglas befestigt. Diese letzte Methode, obschon keineswegs ebenso sicher oder bequem, war notwendig, um direkt und sicher das Verhalten des Zellkerns unter dem Einflusse des Zentrifugierens beobachten zu können. Bei jeder der genannten Methoden wirkte die Zentrifugalkraft auf die meisten Zellen der Staubfadenhaare parallel zu ihrer Längsachse. Immer konnte dies nicht der Fall sein, da die Haare oft ineinander gewirrt oder so gelagert waren, daß die Zentrifugalkraft mehr oder weniger in einem Winkel zu der Längsachse eines Teils der Zellen wirkte.

Mein Zweck war zunächst, die allgemeine Wirkung der Zentrifugalkraft auf den Zellinhalt festzustellen. Die Zellen wurden zuerst 1 Stunde lang einer Kraft von 5000 g. unterworfen. Sie wurden sodann schnell geprüft, was 2 bis 5 Minuten dauerte, wenn ganze Knospen zentrifugiert worden waren. Die meisten Zellen waren unverletzt. Wenn ein einzelner Staubfaden zwischen Objektträger und Deckglas zentrifugiert worden war, war etwa ein Viertel der Zellen verletzt oder getötet. Hieran trug also sicher nicht die Zentrifugalkraft allein die Schuld, sondern hauptsächlich die Manipulationen der Vorbereitung, so sorgfältig letztere auch ausgeführt werden mochte. — Jedenfalls waren alle beweglichen Inhaltsbestandteile in einer kompakten Masse in das zentrifugale Ende der Zelle geschleudert worden. Aktive Zirkulation des Protoplasmas war unmittelbar sichtbar und erstreckte sich in allen Richtungen. So schnell waren die Strömungen des Protoplasmas, daß die Wiederverteilung durchschnittlich in 5 Minuten erfolgte. Der Zellkern kehrte nicht stets zu seiner ursprünglichen Lage zurück.

1) Strasburger, E. und Koernicke, Max, Das botanische Praktikum. Fünfte Auflage, 1913, S. 657. — Strasburger, E., Zellbildung und Zellteilung. Dritte Auflage, 1880, S. 109. — Lundegardh, H., Zur Kern- und Zellteilung an lebenden Objekten. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 51, 1912, S. 263 ff.

In den meisten Fällen bewegte sich der verlagerte Kern von dem zentrifugalen Ende der Zelle zurück und nahm dann irgendwo in der Zelle, ohne Beziehung zu seiner früheren Lage, wie man erwarten könnte, seinen Platz ein. In Zellen wie Fig. 11, Taf. I füllte der verlagerebare Inhalt etwa $\frac{1}{5}$ des Zellvolumens aus. In jüngeren Zellen wie Fig. 12 füllte der Inhalt die Zelle nahezu vollständig an.

Bei *Tradescantia virginica* hat der Zellkern oft mehrere Nukleoli. Ich unterwarf die Staubfadenhaarzellen 5000 g. während 2 Stunden. Der Inhalt wurde verlagert wie zuvor. In allen lebenden Zellen wurde der Kern nach dem zentrifugalen Ende geworfen.

Manchmal erreichte der Kern das zentrifugale Ende nicht, dank dem Umstande, daß die Zelle bisweilen eng wird. Dann blieb der Kern zwischen den Zellwänden stecken (Fig. 13 und 14, Taf. I). In anderen Zellen wurde der Kern durch eine ihm vorausgehende Protoplasmamasse festgehalten. Wie der Kern auch immer gehalten wurde, ob durch die Zellwände oder das Protoplasma, ob einer oder mehrere, die Nukleoli wurden stets aus dem Kern herausgeworfen. Das spezifische Gewicht der Nukleoli war groß genug, um sie während der 2 Stunden Zentrifugierens den ganzen Weg oder doch ziemlich den ganzen Weg durch das Protoplasma hindurchzuführen (Fig. 13, 14 und 15). Wie in anderen Zellen riß der Nukleolus die Kernmembran durch und hinterließ eine Öffnung, die häufig einige Zeit hindurch sichtbar blieb. Der Kern selbst wurde durch die starke Zentrifugalkraft bisweilen in seiner Gestalt verändert oder abgeplattet (Fig. 15). Durch Anwendung von 5000 g. während 2 Stunden wurde der Kern nicht getötet. Er nahm schließlich seine frühere Gestalt wieder an und bewegte sich in vielen Fällen nach dem zentripetalen Ende der Zelle zurück. Der Nukleolus trat nicht wieder in den Kern ein, und ein neuer Nukleolus oder mehrere Nukleoli wurden nicht im Kern gebildet. Auf dem Objektträger befestigte Exemplare konnten 10 bis 24 Stunden lebendig erhalten und so von Zeit zu Zeit beobachtet werden. Ganze Knospen, die zentrifugiert und dann auf feuchtes Filtrierpapier in eine feuchte Kammer gebracht worden waren, blieben 10 Tage am Leben. Derart wurden die Staubfadenhaarzellen eine beträchtliche Zeit hindurch geprüft. In allen Fällen wurde der Nukleolus in dem strömenden Protoplasma schließlich aus dem Gesicht verloren oder aufgelöst. Einzelne Haare wurden auch in einem Tropfen

einer 1proz. Zuckerlösung in die feuchte Kammer gebracht¹⁾, wobei die Exemplare für nahezu 24 Stunden lebendig und kräftig blieben. Obwohl die Nukleoli bei *Tradescantia virginica* von größerem spezifischen Gewicht als das Protoplasma sind, muß die Zentrifugalkraft für einige Zeit einwirken, um sie vollständig aus dem Kern herauszuschleudern. Experimente, bei denen 5000 g. für 1/2 Stunde in Anwendung kommen, fallen in der Regel unbefriedigend aus.

Die Entfernung des Nukleolus scheint keine Wirkung auf den Zellkern zu haben. Die Kernmembran wird zerrissen, und der Nukleolus, indem er seinen Weg durch die Kernmasse bahnt, bringt offenbare Verletzungen hervor. Abgesehen von der allgemeinen Wirkung der Zentrifugalkraft auf den Kern selbst, ist diese Verlagerung des Nukleolus an sich hinreichend, zu zeigen, daß der Kern kein so zartes Gefüge hat, als man anzunehmen geneigt sein möchte. Daß der Kern imstande ist, seine Membran in verhältnismäßig kurzer Zeit wiederherzustellen und wie vorher weiterzuleben, sich zu teilen oder seine Funktionen auszuüben, beweist eine beträchtliche Widerstandsfähigkeit gegenüber einem mechanischen Insult. Die Entfernung des Nukleolus hindert nicht die Bildung der Chromosomen. Ein seines Nukleolus beraubter Kern kann sich genau in derselben Weise teilen wie ein Kern, der seinen Nukleolus behalten hat. Wenn der Nukleolus zur Ernährung dienen sollte, so können wir nicht sagen, daß dies für irgend eine besondere Struktur nötig wäre. Wenn der Nukleolus aus dem Kern herausgeworfen worden ist, so kann das Baumaterial natürlicherweise nicht ganz oder teilweise von ihm genommen werden. Die Chromosomen und andere Kernstrukturen, die bei Abwesenheit des Nukleolus in durchaus normaler Weise gebildet werden, müssen aus anderen Quellen herkommen. Strasburger sagt, als er von den Kernen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* spricht: „Gleichzeitig nehmen die beiden Tochterkerne an Größe zu, und es liegt die Annahme nahe, daß sie sich auf Kosten des umgebenden Cytoplasma ernähren“²⁾.

Da der Nukleolus aus dem Kern herausgeworfen werden kann, scheint keine Rechtfertigung für Dixons Hypothese zu sein, daß er eine Rolle bei der Vererbung spielt³⁾. Wagners Abhand-

1) Strasburger, E., Zellbildung und Zellteilung, 3. Aufl., 1880, S. 110.

2) Strasburger, E., Das botanische Praktikum, 4. Aufl., 1902, S. 601.

3) Dixon, H. H., Annals of Botany, Vol. 13, 1899, pp. 269—278.

lung sollte in diesem Zusammenhang verglichen werden¹⁾. Auch Němec²⁾ hat andere Gründe angegeben, weshalb der Nukleolus für die Erbllichkeit nicht von Bedeutung ist. Da die Chromosomen in normaler Weise gebildet werden, auch wenn der Nukleolus aus dem Kern geworfen ist, so kann Georgevitchs³⁾ Vorstellung, daß die Chromosomen direkt von dem Nukleolus herkommen, nicht korrekt sein. Auch Němec hat gezeigt, daß diese Vorstellung Georgevitchs unrichtig ist⁴⁾. In dieser Art ist häufig dem Kern und seinen Bestandteilen eine ungerechtfertigte Wichtigkeit beigelegt worden.

Es ist sogar nicht zweifelsfrei festgestellt worden, daß der Zellkern selbst der Träger der erblichen Eigenschaften ist. Denn Pfeffer sagt: „Da mit dem Samenfaden (wie es scheint, in allen Fällen bei der Befruchtung) der Eizelle auch Cytoplasma zugeführt wird, so kann schon dieserhalb aus den bezüglichen Erfahrungen die Alleinherrschaft des Kernes mit Recht nicht gefolgert werden, und für das Dogma, daß der Kern der alleinige Träger der Erbmasse sei, ist ein zwingender Beweis überhaupt nicht erbracht worden“⁵⁾. Verworn hat ebenfalls die verschiedenen Ansichten über die Rolle des Kernes bei der Vererbung besprochen⁶⁾. Auch die Diskussion von Němec⁷⁾ über „Der Kern als Träger des Idioplasmas“ und die von ihm zitierte Literatur sollte zu Rate gezogen werden. Němec sagt: „Die Hypothese, daß der Kern als alleiniger stofflicher Träger der Vererbung fungiert, wurde von Strasburger (1884) und O. Hertwig ausgesprochen, unzweideutig bewiesen wurde diese Annahme nicht“⁸⁾. Dixon⁹⁾ stellt fest, Wilson zitierend, daß Haeckel diese Anschauung bereits 1866 ausgesprochen habe. Wilson sagt¹⁰⁾ „that Haeckel expressed this view as early as 1866 — only, however, as a speculation“.

1) Wagner, Harold, The Nucleolus and Nuclear Division in the Root-Apex of *Phaseolus*. Annals of Botany, Vol. 18, 1904, S. 29—55.

2) Němec, B., Das Problem der Befruchtungsvorgänge, 1910, S. 466.

3) Georgevitch, P., Zur Nukleolusfrage. Beihefte zum Botan. Centralblatt, Bd. 23, 1908, S. 45—53.

4) Němec, B., a. a. O., S. 323.

5) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. I, 1897, S. 46.

6) Verworn, Max, Allgemeine Physiologie, 3. Aufl., 1901, S. 529—536.

7) Němec, B., a. a. O., S. 461—483.

8) Němec, B., a. a. O., S. 46.

9) Dixon, H. H., a. a. O., p. 269.

10) Wilson, E. B., The Cell in Development and Inheritance, 2nd Edition 1911, p. 7.

Die Einwirkung der Zentrifugalkraft auf die Kernteilung in den Zellen von *Tradescantia virginica* ist eine interessante Frage. Zu diesem Zwecke wurden die Zellen zunächst einer zweistündigen Zentrifugalwirkung von 5000 g. unterworfen. Dieser Betrag der Kraft trieb den sich teilenden Kern an das zentrifugale Ende der Zelle. Die Chromosomen und die Spindel wurden ebenso vollständig nach dem zentrifugalen Ende der Zelle hingetrieben, wie es mit dem ganzen Zellkern vor der Teilung der Fall gewesen war. Bei Anwendung von 5000 g. wurden Spindel und Chromosomen in den meisten Fällen als eine unterscheidbare Masse an das Ende der Zelle geworfen. Bei einigen Zellen jedoch war dies nicht der Fall. Wenn die Chromosomen sich an den Polen befanden und die Spindel so verlagert wurde, daß sie mit ihrer Längsachse parallel an der Querwand des zentrifugalen Endes der Zelle lag, wurde die Spindel öfters nicht zerquetscht. Dies zeigt, daß sie eine starrere Struktur besitzt, als man voraussetzen möchte. Auch bei sich teilenden Wurzelzellen von *Vicia faba* habe ich das gleiche beobachtet. Wenn sich jedoch die Chromosomen an der Äquatorialplatte befanden, wurde die Spindel in dieser Lage durch das Gewicht derselben platt gedrückt. Die Spindel wurde ebenfalls fast immer zerdrückt, wenn 5000 g. parallel zu ihrer Längsachse einwirkten, während die Chromosomen sich an den Polen befanden. Häufig wurde die Spindel dadurch zerquetscht, daß eine Protoplasma-masse auf sie niedergedrückt oder durch sie hindurchgeschleudert wurde. In allen Fällen, in denen die Zelle nicht getötet wurde, kehrte der Inhalt zurück, der Kern stellte sich gegebenenfalls wieder her und teilte sich schließlich in vielen Fällen, wenn die Zelle jung war.

Da durch 5000 g. die Spindel im allgemeinen zerquetscht und der Kern meist arg beschädigt wurde, verminderte ich die Kraft. Durch zahlreiche Experimente fand ich heraus, daß der Kern einer Kraft von ungefähr 1107 g. widerstehen konnte, ohne in den meisten Fällen ernstlich beschädigt zu werden. Es ist überraschend, daß der sich teilende Kern auch nur 1107 g. aushalten kann, ohne gänzlich zerstört zu werden. Bei halbstündiger Anwendung von 1107 g. wurden Kern und Zellinhalt an das zentrifugale Ende der Zelle verlagert. In manchen Fällen bewegte sich der Kern nach dem zentripetalen Ende der Zelle zurück, ungefähr in seine frühere Stellung. Manchmal tat er dies nicht und verblieb an oder nahe dem zentrifugalen Zellende, und in manchen Fällen teilte er sich

unter Bildung einer kurzen und einer langen Zelle. Dies ist auch durch Mottier¹⁾ bei derselben Pflanze festgestellt worden, und ich kann somit diesen Punkt bestätigen.

Ich wünschte demnächst festzustellen, ob der Kern imstande sei, sich während des Zentrifugierens zu teilen. Um hierüber ins klare zu kommen, befestigte ich in der beschriebenen Weise einen einzelnen Staubfaden auf dem Objektträger, so daß das Präparat sowohl vor als nach dem Zentrifugieren beobachtet werden konnte. Ich wählte einen Staubfaden, dessen Haarzellen sich nicht teilten, aber jung und in teilungsfähigem Zustande waren. Ich zentrifugierte 3 Stunden ununterbrochen mit 1107 g. Bei Nachprüfung der Haare fand ich, daß Kern und andere Zellinhaltsbestandteile sich an das zentrifugale Ende der Zelle begeben hatten. Der Kern einer jeden zur Teilung bereit gewesenen Zelle hatte sich nicht nur zu teilen begonnen, sondern hatte in den meisten Fällen seine Teilung zu Ende geführt und eine Zellwand gebildet. Daß der Kern unter solchen Umständen sich zu teilen vermag, zeigt eine überraschende Widerstandsfähigkeit des in Teilung begriffenen Kernes. Weitere Experimente wurden in derselben Weise mit 1107 g. angestellt, aber die Dauer des Zentrifugierens auf 2 Stunden beschränkt. Die Kerne teilten sich während des Zentrifugierens wie zuvor. Die Kontroll-exemplare vollendeten ihre Teilung durchschnittlich in 1 Stunde und 30 Minuten. Die zentrifugierten Kerne brauchten durchschnittlich 2 Stunden, um sich zu teilen.

Morgan²⁾ hat gezeigt, daß die Eier gewisser Tiere, wie die von *Cumingia* und *Cerebratulus*, sich während des Zentrifugierens zu teilen vermögen. Eine derartige Teilung ist auf Taf. 2, Fig. U von Morgans Abhandlung abgebildet.

Ich fand häufig, daß wenn ein Staubfadenhaar mit sich teilenden Zellen auf einem Objektträger in die Maschine gesetzt wurde, die Kernspindel bogenförmig gekrümmt wurde (Fig. 16, Taf. I). Dies ist auch von Mottier³⁾ gefunden worden. Er stellt fest, daß die bei der Teilung erzeugte Wand, wie auf seiner Fig. 7, nur wenig schief steht³⁾. Ich habe demgegenüber gefunden, daß

1) Mottier, D. M., The Effect of Centrifugal Force upon the Cell. Annals of Botany, Vol. 13, 1899, p. 339.

2) Morgan, T. H., Journal of Experimental Zoology, 1910, Vol. 9, p. 610.

3) Mottier, D. M., l. c., p. 338.

ein solcher sich teilender Kern eine mehr oder weniger schief stehende Wand bildete, entsprechend dem Betrage, um den sich die Kernspindel während des Zentrifugierens gedreht hatte. Oft war eine Abweichung der Wand um einen Winkel von 35° (Fig. 22) oder von 45° (Fig. 23) nicht ungewöhnlich. Die Fig. 16 bis 21 zeigen die Bildung der schiefen Wand. Fig. 21 zeigt eine gekrümmte Spindel mit der fertigen diagonalen Wand. Die Spindel-fasern eines derartigen sich teilenden Kernes sind folglich von ungleicher Länge. Die Zeichnung zeigt auch, daß die bei der Kernteilung erzeugte Wand nicht den gleichen Abstand von beiden Polen zu haben braucht. In manchen Zellen wurde der in Teilung begriffene Kern während des Zentrifugierens um einen Winkel von 80° gedreht. Der Kern lagerte sich dann in dem zentrifugalen Ende der Zelle derartig, daß die Längsachse seiner Spindel quer oder nahezu quer durch die Zelle hindurchging. Dann bildete der Kern bei seiner Teilung eine Wand, die beinahe in der Längsrichtung der Zelle stand (Fig. 24 und 25).

Die schiefe Wand, die meine Fig. 16 bis 21 aufweisen, wurde bisweilen gebildet, während junge Staubfadenhaare ununterbrochen in der Maschine mit 1107 g. zentrifugiert wurden. Der Prozeß der Kernteilung wurde durchschnittlich um 40 Minuten über die gewöhnliche Zeitdauer hinaus verlängert.

Der Kern teilte sich übrigens binnen kürzerer Zeit, wenn die Zellwand quer stand, als wenn der Kern eine schiefstehende Wand bildete.

Lillie¹⁾ hat gezeigt, daß die Spindel des Eies von *Chaetopterus* durch Zentrifugieren bewegt werden kann und verschiedene Lagen im Ei einnimmt. Morgan²⁾ hat dasselbe gezeigt. Morgan hat in seiner Abhandlung auch beschrieben, daß die Spindel durch Zentrifugalkraft gekrümmt werden kann, und hat dies Fig. 32 und 33 auf Taf. 6 abgebildet.

Einige der Spindeln in meinen Experimenten wurden gelegentlich durch 1107 g. zerstört, aber nur in wenigen Fällen. Lillie³⁾ dagegen unterwarf die Spindel des Eies von *Chaetopterus* einer Zentrifugalkraft von „7800 revolutions in a minute at a radius of 6 cm“, ohne die Spindel zu zerquetschen.

1) Lillie, Frank R., Karyokinetic Figures of Centrifuged Eggs, An Experimental test of the Center of Force Hypothesis. Biological Bulletin, Vol. 17, p. 108—112.

2) Morgan, T. H., l. c., p. 624, 628, 634.

3) Lillie, Frank R., l. c., p. 111, Fig. 6.

In manchen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* fand ich kernlose Zellen und andere mit zwei und manchmal sogar mit drei Kernen. Fig. 26, Taf. I zeigt fünf Zellen eines Staubfadenhaares, von dessen Zellen zwei, *a* und *b*, keinen Kern haben, während eine andere Zelle *c* drei Kerne hat. Fig. 27 zeigt zwei Kerne in einer Zelle. Diese Erscheinung ist, wie Miehe in seiner bewundernswerten Arbeit gezeigt hat¹⁾, auf Beschädigung zurückzuführen. Arnoldi²⁾ hat ebenfalls die Anwesenheit der Hofmeister'schen Körper³⁾ in der Eizelle der Abietineen auf diese Ursache zurückgeführt. Farmer⁴⁾ hat ebenfalls dasselbe erwiesen. Němec⁵⁾ gibt in seinem Buch eine vortreffliche Schilderung von Kernen, die von einer Zelle zur andern wandern. Bei *Tradescantia* sterben die ihres Kernes beraubten Zellen (Fig. 26 *a* und *b*) eher als die Zellen, die einen oder mehrere Kerne besitzen (Fig. 26 *c*). In meinen Experimenten wandern die Kerne durch die Wände infolge von Beschädigung entweder bei der Präparation oder beim Zentrifugieren. Fig. 28 und 29 zeigen Zellen, in denen der Kern nur halbwegs durch die Zellwand hindurch gegangen ist. Ich beobachtete Kernwanderung in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia virginica* in keinem Falle, in dem die Zellen nicht ziemlich schwer beschädigt worden waren.

Zusammenfassung.

Die hauptsächlichsten Ergebnisse der in dieser Abhandlung dargestellten Untersuchungen können kurz wie folgt aufgezählt werden:

1. Das Zentrifugieren von *Oscillaria princeps* mit der höchsten zur Verfügung stehenden Zahl von g. verursachte keine Verlagerung des Zellinhalts. Auch brachte es die Bewegungen der Pflanze weder zum Stillstand noch verlangsamte es sie sichtlich.

2. Die 1 Minute lang dauernde Einwirkung einer Zentrifugalkraft von 1207 g. ist hinreichend, um den Inhalt von *Closterium moniliferum* zu verlagern. Nach dem Zentrifugieren zeigte sich

1) Miehe, Hugo, Über die Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes. Flora, Bd. 88, 1901, S. 105.

2) Arnoldi, W., Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen. Flora, Bd. 87, 1900.

3) Hofmeister, W., Vergleichende Untersuchungen, 1851.

4) Farmer, J. B., Nature, 1903, Vol. 68, p. 71.

5) Němec, B., a. a. O., S. 237 ff.

eine schaumartige Struktur und rapide Plasmabewegung. Der Zellinhalt kehrte in allen Fällen zurück. Jedoch brauchte der Zellinhalt im Dunkeln eine längere Zeit für seine Rückkehr als im Licht.

3. Der verlagerte Zellinhalt kehrt bei den in Tabelle I aufgezählten Pflanzen bei 25° C in kürzerer Zeit zurück als bei 15° C.

4. Ganze zentrifugierte Pflanzen von *Mimosa pudica* erhielten ihre Empfindlichkeit teilweise in 1/2 Stunde zurück, obwohl der Zellinhalt in einigen der Parenchymzellen der Blättchen und Stiele noch nicht vollständig zurückgekehrt war.

5. Der Kern wurde in jeder zentrifugierten Zelle an das zentrifugale Ende geschleudert. Er wurde durch das Zentrifugieren oder das Herauswerfen des Nukleolus nicht getötet oder sichtlich schwer geschädigt. Wenn sich der Kern vor dem Zentrifugieren an der Stelle des stärksten Wachstums befand und aus dieser Stellung vertrieben worden war, kehrte er manchmal an dieselbe Stelle zurück. In den meisten Fällen jedoch kehrte er nicht zu der Stelle des stärksten Wachstums zurück, sondern nahm nach dem Zentrifugieren irgend eine Lage in der Zelle ein ohne Beziehung auf seinen früheren Ort.

6. Wenn der Nukleolus aus dem Kern herausgeworfen worden war, trat er nicht wieder in den Kern ein und wurde auch nicht neugebildet.

7. Wenn der Nukleolus aus dem Kern herausgeworfen worden war, teilte sich der letztere in völlig normaler Weise. Während der Teilung benahm sich der Kern in jeder Hinsicht ebenso, als ob der Nukleolus vorhanden gewesen wäre.

8. Das Schicksal des durch Zentrifugalkraft aus dem Kern herausgeworfenen Nukleolus ist, daß er sich auflöst und in dem allgemeinen Zellinhalt verschwindet.

9. Der Kern der Staubfadenhaarzellen von *Tradescantia virginica* kann sich während des Zentrifugierens teilen oder eine Zellwand bilden, wenn eine Kraft von 1107 g. oder weniger zur Anwendung kommt.

10. Manchmal ist die durch einen zentrifugierten Kern gebildete Wand nicht quergestellt, sondern mehr oder weniger schief. In einigen wenigen Fällen wurde die Wand beinahe parallel der Längsachse der Zelle gebildet, indem die Spindel des sich teilenden Kerns um einen Winkel von fast 80° gedreht wurde. Im Falle sich eine schiefe Wand bildete, waren die Spindelfasern von ungleicher Länge.

Figuren-Erklärung.

Tafel I.

Fig. 1. *Closterium moniliferum* mit verlagertem Inhalt und protoplasmatischen Lamellen.

Fig. 2 und 3. Haare von *Urtica dioica* mit verlagertem Inhalt und aus dem Kern herausgeworfenem Nukleolus.

Fig. 4 und 5. Haare von *Lycopersicum esculentum* mit verlagertem Inhalt und Nukleolus.

Fig. 6, 7, 8, 9 und 10. *Torenia asiatica* mit dem außerhalb befindlichen Teil des Embryosacks und dem Eiapparat nach dem Zentrifugieren.

Fig. 11, 12, 13, 14 und 15. Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* mit verlagertem Inhalt und durch die Zentrifugalkraft aus den Kernen herausgeworfenen Nukleoli.

Fig. 16, 17, 18, 19, 20 und 21. Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* mit durch Zentrifugalkraft gekrümmter Kernspindel und schief gebildeter Zellwand.

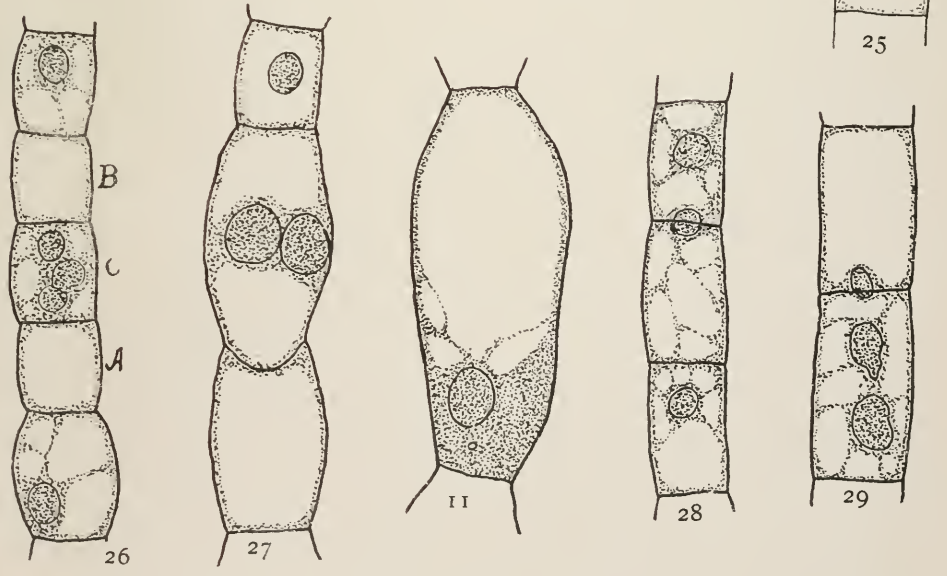
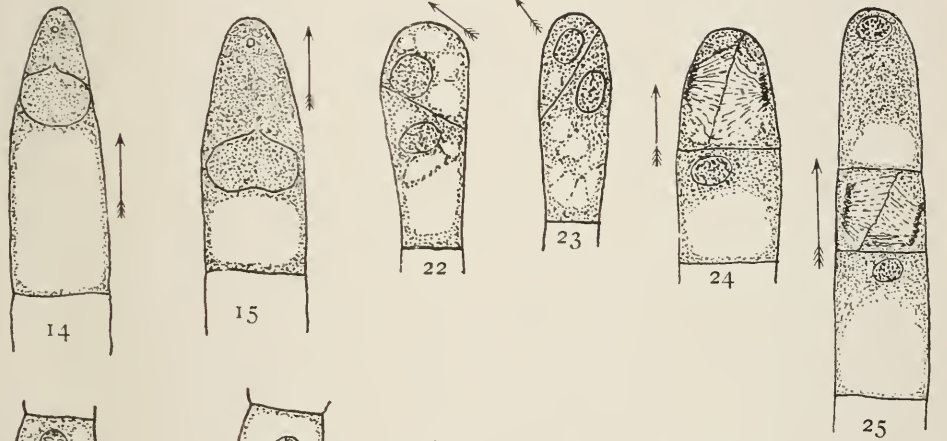
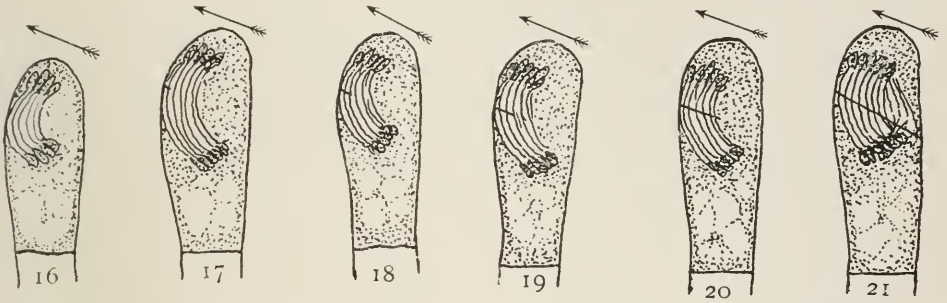
Fig. 22 und 23. Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* mit ruhenden Kernen nach der Teilung und schiefer Zellwand.

Fig. 24 und 25. Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* mit durch Zentrifugalkraft gedrehter Kernspindel und fast longitudinaler, der Längsachse der Zelle parallellaufender Zellwand.

Fig. 26 und 27. Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* mit einigen Zellen ohne Kern und andern Zellen mit mehr als einem Kern.

Fig. 28 und 29. Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* mit durch die Zellwand wandernden Kernen.

Die Richtung der Zentrifugalkraft wird durch die Pfeile angegeben. Alle Figuren bei 450 facher Vergrößerung.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [56](#)

Autor(en)/Author(s): Andrews F. M.

Artikel/Article: [Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. 221-253](#)