

Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von *Vicia Faba*.

Mit Tafel 1.

Von

F. R. Schrammen.

Die vielen interessanten und neuen Ergebnisse, welche Chas. F. Hottes bei seinen Studien über den Einfluss von Temperaturen auf die Wurzelspitze von *Vicia Faba* erhalten hatte — Ergebnisse, über die er demnächst in einer grösseren Arbeit berichten soll — liessen es als wünschenswert erscheinen, ähnliche Versuche auch am Sprosse derselben Pflanze vorzunehmen. Diese Versuche stellten sich die Aufgabe, die Zahl der Beobachtungsthatigkeiten zu erweitern und einen Vergleich mit den Erscheinungen an der Wurzel anzubahnen.

In der vorliegenden Arbeit habe ich mich darauf beschränkt, den Einfluss der verschiedensten Temperaturen auf die Sprossspitze von *Vicia Faba* beim Kultivieren der Versuchspflanzen in erwärmter oder abgekühlter Luft zu studieren.

Material und Methoden.

Bei einer vergleichenden Untersuchung über den Einfluss von Temperaturen auf meristematische Zellen ist es notwendig, alle Versuche an einem Objekte und mit Anwendung einer einzigen Methode anzustellen. Als Versuchsobjekt wurde bei allen Experimenten die Sprossspitze von *Vicia Faba* genommen. Die zu den Versuchen be-

stimmten Samen dieser Pflanze liess ich in Töpfen, die mit Erde gefüllt waren, je zwölf bis fünfzehn zusammen keimen. Im Sommer erfolgte diese Keimung und das Heranziehen der jungen Pflanzen im Freien, im Winter im Warmhause bei einer Temperatur, die nur wenig um 20° C. schwankte. Hatten die Sprosse die Durchschnittshöhe von acht Centimeter erreicht, so wurden sie zu den Experimenten verwandt; Pflanzen, die im Wachstum beträchtlich zurückgeblieben waren, wurden von den Versuchen ausgeschlossen.

Als Fixierungsmittel diente hauptsächlich das Flemmingsche Gemisch, und zwar in der von Hof¹⁾ angegebenen Modifikation. Zur Kontrolle wurde mit Carnoys Alkohol-Eisessig fixiert. Waren die Objekte in bekannter Weise in Paraffin 52° C. Schmp. eingebettet, so wurden sie 5µ dick geschnitten und die Schnittserien mit Meyers Eiweissglycerin auf dem Objektträger befestigt. Als Färbungsmittel empfahl sich für die mit der Hof'schen Fixierungsflüssigkeit fixierten Objekte das Flemmingsche Dreifarbenverfahren: Safranin, Gentianaviolett, Orange-G, für die mit Alkohol-Eisessig fixierten Objekte Heidenhains Eisen-Hämatoxylin, wobei zur Differenzierung des Trophoplasmas Kongoroth gute Dienste leistete.

Drei Sprossspitzen wurden bei jedem Versuch fixiert, und zwar stets in einer Länge von etwa einem halben Centimeter.

Zu einer cytologisch-physiologischen Untersuchung ist der Spross von *Vicia Faba* weit weniger geeignet als die Wurzel.

Schon das Medium, Luft, in dem die Versuche mit den Sprossen ausgeführt werden mussten, ist gegenüber dem Medium, in dem Hottes die jungen Wurzeln wachsen liess, Wasser²⁾, viel ungeeigneter.

1) A. C. Hof, Histologische Studien an Vegetationspunkten. Botan. Centralblatt. Bd. LXXVI, 1898. Sonderabdruck p. 4.

2) Chas. F. Hottes, Über den Einfluss von Druck-

Dies zeigt sich besonders deutlich bei der Anwendung künstlich geschaffener Lufttemperaturen, zu deren Konstanthaltung eine unausgesetzte Beobachtung notwendig war. Luft musste als Medium gewählt werden, um auch längere Zeit hindurch niedere oder hohe Temperaturen auf die Sprosse einwirken lassen zu können, was bei einer Anwendung von Wasser von verschiedenen Kälte- oder Wärmegraden zum Zwecke der Temperatureinwirkung auf die Sprosse nicht möglich gewesen wäre. Im letzteren Falle konnten nämlich Correlationserscheinungen eintreten, die ein sicheres Urteil über den Einfluss der angewandten Temperaturen nicht zuließen.

Auch in der Art der Einwirkung zeigen Wasser und Luft bedeutende Unterschiede. Wasser als guter Wärmeleiter entzieht weit mehr und weit schneller Wärme, als Luft dies in derselben Zeit vermag, und ebenso ist es mit der Wärmezufuhr. Daber nehmen die Sprosse bei Wachsen in niederen oder hohen Lufttemperaturen nur langsam und vor allem auch nicht gleichmässig die betreffenden Luftgrade an. Eine Folge davon ist diese. Während die Wurzeln von *Vicia Faba* eine fast gleichmässige Empfindlichkeit in der Reaktion auf bestimmte Temperaturen zeigten¹⁾, besitzt der Spross eine wesentlich grössere Individualität und weist auch viel grössere Schwankungen in der Intensität seiner Reaktionen auf. Daher ist auch den Zellen des Sprosses eine weit grössere Verschiedenheit in den für die betreffenden Temperaturen charakteristischen Erscheinungen eigen, als dies in den Zellen der Wurzel der Fall zu sein pflegt. Besonders deutlich ist die verschiedene Einwirkung der Lufttemperaturen beim Eingehen der Sprosse durch Temperaturminima oder -maxima zu erkennen, wie dies weiter unten gezeigt werden soll.

Bei allen Versuchen kam auch der Feuchtigkeitsgehalt der Luft in Betracht, da auch von diesem die Ergeb-

wirkungen auf die Wurzel von *Vicia Faba*. Bonner Inaugural-Dissertation. 1901, p. 8.

1) Hottes, l. c. p. 11.

nisse in mancher Hinsicht abhängig waren, namentlich bei der Festsetzung der Kardinalpunkte der Sprosse und der einzelnen Zellbestandteile. Dass die Pflanzen bei der Einwirkung von hohen Temperaturen durch allzu trockene Luft nicht zuviel Wasser verlieren durften, liegt wegen der damit verbundenen Gefahr des Welkens durch die gesteigerte Transpiration auf der Hand. Aber auch zu grosse Luftfeuchtigkeit war für die Sprosse bei der Einwirkung von hohen Wärmegraden nicht von Vorteil. Bei den hohen Temperaturen war die Luft in dem Versuchsraum stark mit Wasserdampf erfüllt. Hierdurch wurde die Transpiration der erwärmten Pflanzen herabgesetzt. Stieg die Luftfeuchtigkeit auf ein zu grosses Mass, sodass die Pflanzen nicht mehr zu transpirieren vermochten, so konnte hierdurch der obere Eingangspunkt der Sprosse um einige Grade heruntergedrückt werden und demgemäss auch einige andere Kardinalpunkte eine Verschiebung erfahren. Offenbar ist also durch die Wasserabgabe bis zu einem gewissen Grade ein Schutz gegen die Tötung durch zu hohe Temperaturen gegeben¹⁾. Bei den Versuchen mit niederen Temperaturen liegt ebenfalls in der Wasserabgabe der Sprosse durch die Eisbildung bis zu einem gewissen Grade ein Schutz gegen zu frühes Absterben der Sprosse, wie dies noch bei der Schilderung der Kälteinwirkungen besprochen werden soll.

Auch der morphologische Bau des Sprosses lässt letztern zu einer Untersuchung, wie die vorliegende, weniger brauchbar erscheinen als die Wurzel.

Der Vegetationskegel des Sprosses ist von den jüngsten Blättchen ziemlich dicht umschlossen. Diese Blättchen lassen aber zwischen sich dünne Luftschichten, und da Luft ein schlechter Temperaturleiter ist, so wird durch diesen eigentümlichen Bau der Sprossspitze das Annehmen und vor allem das Eindringen der Versuchstemperaturen bis zum Vegetationskegel erschwert und verlangsamt.

1) Vergl. v. Kerner, Pflanzenleben. 1896, p. 537.

Viele Erscheinungen sind daher auch bei gleicher Einwirkungsdauer entsprechender Temperaturgrade in der Sprossspitze stets undeutlicher als die analogen in der Wurzelspitze, eine Reihe anderer fehlt überhaupt gänzlich. Sehr deutlich zeigt sich diese Eigenart des Sprosses beim Abschrecken der Versuchspflanzen durch plötzliches, kurzes Verbringen derselben in die jeweiligen Temperaturgrade. Bei dieser Versuchsanordnung liess sich auch immer eine Abnahme in der Deutlichkeit aller Erscheinungen von aussen nach dem Innern der Sprossspitze zu feststellen.

Der innere Bau der Sprossspitze stimmt, abgesehen von den dem Sprosse eigentümlichen Abweichungen, im allgemeinen mit dem der Wurzelspitze überein. Nur wenige Reihen undifferenzierter, meristematischer Zellen bilden den leicht gewölbten Vegetationskegel. Diese Zellen werden fast gänzlich von einem kugelrunden Kern eingenommen, im übrigen sind sie dicht mit flockigem Cytoplasma angefüllt. Der Kern selbst besitzt ein dichtes Kernnetz, in dem ein Nucleolus, seltener zwei in einem grossen Hofe liegen. An diese Zellreihen schliessen sich ziemlich unvermittelt Zellstränge an, die schon deutlich in drei Gewebesysteme differenziert sind, von denen das mittelste, das des axylem Parenchyms, bei weitem am stärksten entwickelt ist. Die Zellen dieser mittleren Region, die fast zwei Drittel des ganzen Sprosses beträgt, sind von bedeutender Grösse, sehr unregelmässig in ihrem Umriss und zum grössten Teile mit Vacuolen erfüllt. Der Kern ist relativ klein und schliesst einen oder mehrere ziemlich unregelmässige Nucleolen ein. Cytoplasma von fein alveolärer Struktur ist nur wenig in den Zellen enthalten. Die Zellen des Procambiums, des Periblems und des Dermatogens verhalten sich fast ebenso, wie die schon von Hottel für die normale Wurzelspitze beschriebenen Zellen derselben Gewebe¹⁾. Metaplasmatische Einschlüsse konnten im Cytoplasma nicht beobachtet werden.

1) l. c. p. 14 ff.

Zur Untersuchung dienten nur die in der Teilungszone gelegenen meristematischen Zellen und die in der Streckungszone befindlichen jüngeren Zellen des Periblems und Pleroms. Die älteren Zellen zeigten manche Erscheinungen gar nicht, andere weniger deutlich; sie wurden daher nicht in den Bereich der Untersuchung hineingezogen.

Was die normale Kernteilung in der Sprossspitze angeht, so verläuft der Kernteilungsprozess ebenso, wie ihn Hott es für die normale Wurzelspitze schildert¹⁾. Der Ansicht von Ho f²⁾, dass die Kernmembran verschwindet und die Kinoplasmafasern in die Kernhöhle eindringen, wenn der Chromatinfaden schon segmentiert ist, kann ich mich ebenso wenig anschliessen, wie Hott es dies thut.

Auch im Spross von *Vicia* ist der Chromatinfaden zur Zeit des Eindringens der Kinoplasmafasern in die Kernhöhle noch nicht in Segmente zerfallen.

Die Teilungsfiguren stehen im allgemeinen in der Richtung der grössten Protoplasma masse und demnach auch in der Richtung des grössten Zelldurchmessers. Nicht selten kommt es aber auch vor, dass die Teilungsfiguren mehr oder weniger geneigt stehen, und vereinzelt findet man auch Spindeln in der Richtung des kleinsten Durchmessers der Zellen und senkrecht zur grössten Protoplasma masse angeordnet. Das Hert wig sche Gesetz³⁾, dass die Spindel immer in der Richtung der grössten Protoplasma masse steht, ist also für die Sprossspitze von *Vicia* nicht ausnahmslos zutreffend.

Die Experimente wurden meistens in den vorgerückten Morgenstunden gemacht, da zu dieser Zeit sich die meisten Kernteilungen in den Sprossspitzen vorfanden. Die Versuchsanordnung war, wenn nicht anders bemerkt, stets folgende.

Die Töpfe mit den Sprossen kamen aus normalen Verhältnissen in Luft von den betreffenden Kälte- oder

1) l. c. p. 16 ff.

2) l. c. p. 14.

3) Vergl. O Hert wig, Die Zelle und die Gewebe. Bd. I. 1893, p. 175.

Wärmegraden und blieben derselben verschieden lange Zeit ausgesetzt. Nach einhalbstündiger Einwirkung wurden z. B. drei Sprossspitzen fixiert und neun Pflanzen in normale Bedingungen zurückgebracht; von diesen neun fixierte ich dann wieder drei nach fünf Stunden, weitere drei nach dreissig und die letzten drei Spitzen nach achtundvierzig Stunden. Ebenso wurden dann nach ein-, zwei-, fünfstündiger Temperatureinwirkung jedesmal drei Sprosse fixiert und je neun Pflanzen zum Weiterkultivieren unter normalen Bedingungen zurückgestellt.

Die jüngsten Blättchen an der Vegetationsspitze der Sprosse entfernte ich soweit als thunlich, um ein schnelleres Eindringen der Fixierungsflüssigkeiten zu ermöglichen.

Neben den angeführten Versuchsreihen wurden Abschreckungsversuche gemacht. Die hierzu bestimmten Pflanzen kamen für zehn oder fünfzehn Minuten in die betreffenden Temperaturen, dann wurden drei Sprossspitzen fixiert und je weitere drei nach fünf- und nach dreissigstündigem normalen Weiterwachsen.

Diese Abschreckungsversuche wurden auch noch in folgender Weise angestellt. Einige Versuchstöpfe mit zehn bis zwölf Sprossen blieben zunächst für einige Zeit einer niederen Temperatur ausgesetzt; dann erfolgte plötzlich ihre Übertragung in hohe Temperaturen für zehn Minuten. Nunmehr wurden drei Sprosse fixiert und die anderen Pflanzen unter normalen Verhältnissen weiter kultiviert. Die Fixierung dieser Sprosse geschah dann wiederum nach fünf, bzw. nach dreissig Stunden.

Oder es kamen einige Versuchstöpfe zunächst auf verschieden lange Zeit in den Wärmeschrank bei relativ hohen Temperaturen, dann wurden sie plötzlich für zehn Minuten einer starken Kälteeinwirkung ausgesetzt. Auch hier erfolgte die Fixierung der Sprosse in der Dreizahl in der eben beschriebenen Weise.

Die abgeschreckten Sprosse zeigten namentlich bei grossem Unterschied der angewandten Temperaturen manche

interessante Erscheinungen, die in den betreffenden Abschnitten besprochen werden.

Da die Wurzel von *Vicia* viel empfindlicher gegen Temperatureinflüsse ist als der Spross, so galt es, die Versuche so anzustellen, dass die Wurzeln möglichst unter normalen Bedingungen blieben. Die Erde in den Versuchstöpfen durfte also nur Temperaturen annehmen, die thunlichst weit von dem Minimum und dem Maximum der Lebensfähigkeit der Wurzel blieben, und die sich in engen Grenzen um die normale Temperatur von 20°C . bewegten. Wenn dies auch bei den extremen angewandten Temperaturen nicht immer der Fall war, so blieb doch auch dort die Bodentemperatur immer noch eine Reihe von Graden von den Eingangspunkten der Wurzel entfernt. Nur so konnten Correlationserscheinungen ausgeschlossen bleiben. Wenn nämlich die Wurzeln früher abstarben, so konnte dies auf die Sprosse sehr schädigend einwirken, die an und für sich erst bei tieferen oder höheren Temperaturen eingingen.

Die Kälteversuche wurden entweder unter Benutzung der jeweilig herrschenden Winterlufttemperaturen oder in einem besonderen Kälteapparat ausgeführt. In beiden Fällen stellte ich jeden der Versuchstöpfe, um die Wurzeln vor der Einwirkung der Kälte nach Möglichkeit zu schützen, in einen zweiten grösseren Topf hinein; der Zwischenraum zwischen den beiden Töpfen wurde mit Sägemehl ausgefüllt. Je zwei dieser zusammengehörigen Töpfe kamen nun in einen dritten noch grösseren Topf zu stehen, und der Zwischenraum wurde auch hier wieder mit Sägemehl ausgefüllt. Die Temperatur sank auf diese Weise im Boden niemals unter 5°C ., wie dies durch ein im Boden steckendes Thermometer beobachtet werden konnte. Durch passendes Aufstellen der Versuchstöpfe liessen sich bei der gerade herrschenden Lufttemperatur die Versuche in gewissen Grenzen variieren, natürlich unter beständiger Aufsicht eines Thermometers, das in der Nähe der Sprosse angebracht war.

Wurden die Versuche dagegen im Kälteapparat ausgeführt, so geschah auch dieses nur im Winter in einem offenen Glashause. Die auf die oben beschriebene Weise vorbereiteten Versuchstöpfe kamen unter eine Glasglocke, welche mit einem Gemisch aus Eisstückchen und Kochsalz umgeben war. Durch passende Zusammensetzung dieses Gemisches und durch fortwährend kontrollierte Annäherung oder Entfernung desselben an die Glasglocke konnte die Temperatur ziemlich konstant gehalten werden. Auch bei dieser Versuchsanordnung mussten fortwährend Thermometerablesungen sowohl der Luft-, als der Bodentemperatur stattfinden.

Zu den Wärmeversuchen diente ein grosser Wärmeschrank. In diesen Wärmeschrank, dessen Temperatur sich tagelang ganz konstant halten liess, wurden zur Erzielung der nötigen Luftfeuchtigkeit flache mit Wasser gefüllte Schalen hineingestellt.

Jeder der zu den Wärmeversuchen bestimmten Töpfe war von einem grösseren Topf umgeben, sodass eine Luftschicht zwischen beiden sich befand. Wie bei den Kälteversuchen, so wurden auch hier je zwei dieser zusammengehörigen Töpfe in einen dritten noch grösseren hineingesetzt. Der nun entstehende äussere Zwischenraum war mit kaltem Wasser angefüllt, um die Wurzeln möglichst vor dem Erwärmen zu schützen. Thermometer, die im Boden der Versuchstöpfe und in der Nähe der Sprossspitzen angebracht waren, ermöglichten eine fortwährende Beobachtung der Temperaturgrade. Die Temperatur im Boden stieg niemals über 35° C.

Mit steigender Temperatur nahm in dem Versuchsraum auch die Menge des Wasserdampfes immer zu. Die Transpiration der Pflanzen konnte daher nicht übermässig sein, und die durch hohe Wärmegrade erfolgte Tötung der Sprosse darf daher auch nicht einer Austrocknung der Blätter zugeschrieben werden. Es folgt dies ohnehin schon aus der Thatsache, dass die Blätter während der Versuchsdauer nicht welkten und auch längere Zeit nach

derselben sich frisch erhielten, selbst dann, wenn sich später zeigte, dass sie durch die betreffenden Temperaturgrade getötet waren¹⁾.

Wie schon oben gesagt wurde, verhalten sich auch gleich alte und gleich grosse Sprosse gegenüber den Temperatureinwirkungen sehr verschieden. Dies zeigt sich am deutlichsten beim Absterben der Versuchspflanzen durch zu tiefe oder zu hohe Temperaturen. Betrug die Kälte längere Zeit, etwa eine Stunde, -4° C., oder ging sie noch tiefer herunter, so gefroren die Sprosse, sie wurden hart, steif, spröde wie Glas und glänzten infolge einer Eiskruste, die sich auf ihnen gebildet hatte. Auch im Innern der Pflanzen war Eis ausgeschieden worden, wie sich deutlich beim Durchschneiden der Sprosse erkennen liess. War nun die einwirkende Temperatur eine solche von nicht unter -4° C., so konnten die Sprosse stundenlang in ihr verbleiben, ohne dauernden Schaden zu nehmen. Wurden jedoch die Versuchstöpfе in tiefere Kältegrade gebracht und in denselben zwei Stunden lang belassen, so trat der Tod einzelner Sprosse schon dann ein, wenn die Kälte -5° C., aller, wenn sie -6° C. betrug. Die Blätter und Sprosse wurden diaphan, verloren ihre Turgescenz, es hatte eine Infiltration der luftführenden Inter-cellularen mit Wasser stattgefunden²⁾. Es kamen aber auch Fälle vor, dass Sprosse schon nach vorhergegangener Kälteeinwirkung von -4° C. eingingen, dass andere dagegen auch durch die Kälte von -6° C. nicht getötet wurden. Ferner ist die Zeit des Eingehens nach dem Auftauen der Versuchspflanzen sehr verschieden. Einige Sprosse collabierten schon nach einer halben Stunde, nachdem sie sich in normalen Verhältnissen befanden, andere nach einigen Stunden, wieder andere erst nach Tagen.

Beinahe immer sind mit der schon erwähnten innerlichen Eisbildung Zerreißungen im Innengewebe der

1) Vergl. J. Sachs, Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. 1892. Bd. I, p. 115.

2) Vergl. Sachs, l. c. p. 24.

Sprosse verbunden; namentlich oft wurden die Procambiumzellen getrennt, und diesen entlang in der Längsrichtung des Sprosses erfolgten auch vielfach die Zerreißungen. Sehr häufig trat auch ein Abheben der Epidermis durch Eiskristalle ein, die sich unter derselben sehr schnell bildeten. Die Zerreißungen schadeten aber für das Fortleben der Sprosse nach dem Auftauen nur wenig, die Pflanzen blieben turgescent und wuchsen kräftig weiter¹⁾.

Auch sind nicht alle Zellen in einem Pflanzenteil gleich widerstandsfähig; nach Temperatureinflüssen fanden sich im Innern der Sprosse öfters lebende Zellen auch dann vor, wenn die Mehrzahl derselben getötet worden war.

Nicht ohne Einfluss ist auch die Dauer der Kälteinwirkung. Temperaturen von -6° C. für kurze Zeit, etwa für 10 Minuten, angewandt, sind nicht tödlich, während umgekehrt eine Kälte von -4° C. für 24 Stunden tödlich auf die Sprosse wirkt.

Ebenso sind von Bedeutung die vorausgegangenen Kulturbedingungen, indem Pflanzen, die zunächst höheren Temperaturen ausgesetzt waren, schneller als die bei normalen Temperaturen herangezogenen Sprosse der Kälte zum Opfer fielen²⁾.

An und für sich tritt beim Gefrieren weder durch die Eisbildung noch durch die mit ihr verbundene Wasserentziehung der Tod der Versuchspflanzen ein. Die Eisbildung geht meistens nur in den Intercellularen von statten und schadet den Zellen nur wenig. Auch durch die Wasserentziehung erfolgt der Tod nicht. In dieser Wasserentziehung ist ja sogar ein gewisser Schutz für das Leben der Pflanze gegeben, denn die Gefahr der Abtötung durch niedere Temperaturen ist bei sinkendem Wassergehalt eine geringere als bei hohem Wassergehalt. „Die Schädigung oder Tötung bei dem Gefrieren beruhen also auf irgend

1) Vergl. Sachs, l. c. p. 46.

2) Vergl. W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. II. 1901, p. 302.

welchen Störungen und Veränderungen im Protoplasten, die sich als direkte oder indirekte Folgen der Abkühlung einstellen¹⁾.

Auch den hohen Temperaturen gegenüber verhalten sich die Sprosse sehr verschieden. Temperaturen über 50° C. sind stets tödlich²⁾; während aber einige Sprosse eine Wärme von 50° C. für 2 Stunden noch ohne jede grosse Schädigung ertragen, sodass sie auch bei längerem normalen Weiterkultivieren nicht absterben, gehen andere bei dieser Temperatur zu Grunde. Ja, es kann vorkommen, dass Sprosse bei noch niederen Temperaturen bis zu 45° C. herab schon getötet werden; diese grosse Variation hängt wahrscheinlich mit der schon früher besprochenen Luftfeuchtigkeit zusammen.

Wie beim Erfrieren, so wird auch beim Abtöten durch zu grosse Hitze die Permeabilität der Zellwände erhöht, der Zellsaft tritt in die Intercellularräume, infolgedessen werden die Pflanzenteile viel durchscheinender, die Zellen fallen zusammen, und dadurch geht die Steifheit und Turgescenz des ganzen Sprosses verloren.

Die Ähnlichkeit in den Absterbeerscheinungen der durch Erfrieren oder zu hohe Temperaturen getöteten Pflanzen dürfte darauf hinweisen, dass der Vorgang der Tötung in beiden Fällen derselbe ist, dass er also wahrscheinlich in einer molekularen Veränderung und Zerstörung der Zellbestandteile beruht. Bei der Besprechung der Einwirkung der Temperaturminima oder -maxima auf die einzelnen Zellbestandteile soll noch ausführlich von den sichtbaren Veränderungen, welche diese beim Eingehen der Versuchspflanzen erleiden, die Rede sein.

T r o p h o p l a s m a.

Zu einem eingehenden Studium der Eigenschaften, welche das Trophoplasma bei verschiedenen Tempera-

1) Pfeffer, l. c. p. 314.

2) Vergl. Pfeffer, l. c. p. 296 und Sachs, l. c. p. 117.

turen zeigt, ist der Spross von *Vicia* wenig geeignet. Befinden sich in demselben doch nur wenige Reihen plasma-reicher, meristematischer Zellen, und diese Zellen werden wiederum fast ganz vom Zellkern ausgefüllt. Dennoch konnten aber charakteristische Unterschiede in der Struktur und im Verhalten des Trophoplasmas bei niedrigen und hohen Temperaturen mit Sicherheit festgestellt werden.

In der Kälte ist das Trophoplasma stets in relativ reicher Menge in den Zellen vorhanden, es schliesst wenige Vacuolen ein, färbt sich tief und besitzt ein schaumiges Aussehen. Sinkt die Temperatur auf -3° bis -4° C., so nimmt das Trophoplasma eine ganz eigentümliche Struktur an. Es erhält einen ausgesprochen kugeligen Bau, wie dies auch schon von Hofmeister¹⁾ beim Abkühlen der Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia* beobachtet wurde. Bei plötzlicher Einwirkung von noch tieferen Kältegraden wird das Trophoplasma auf einen Wandbeleg der einzelnen Zellen reduziert, der aus vielen kleinen Plasmakügelchen zusammengesetzt ist. Um den Zellkern herum befindet sich dann ein heller, plasmafreier Hof. Diese Erscheinung tritt besonders häufig und sehr deutlich auf in den Zellen der jüngsten Blättchen, die sich an der Vegetationsspitze befinden.

Das Trophoplasma in den Periblemzellen solcher Sprosse, die einige Stunden bei niederen Temperaturen kultiviert worden sind, enthält grosse Mengen von Stärkekörnern eingeschlossen. Diese Stärkekörner sind leicht an ihrer blauen Farbe im Trophoplasma zu erkennen. Hottes²⁾ hat schon den Grund für diese Erscheinung angegeben. Das Trophoplasma vermag die Nährsubstanzen nicht zu verarbeiten, wir haben es demnach mit einer Hungerungserscheinung zu thun, welche durch die Einwirkung von niederen Temperaturen hervorgerufen wird.

1) Hofmeister, Die Pflanzenzelle 1867, p. 54.

2) l. c. p. 4.

Hatte die einwirkende Kälte eine Tiefe von -5° bis -6° C. und blieben die Versuchspflanzen derselben etwa 2 Stunden lang ausgesetzt, so starb das Trophoplasma ab, es wurde in eine krümelige Masse verwandelt. Mit dem Absterben des Trophoplasmas ist auch der Tod der Sprosse bedingt.

In manchen Punkten gerade entgegengesetzt dem Verhalten des Trophoplasmas in der Kälte ist das Verhalten desselben bei Einwirkung von hohen Temperaturen. Bei Wärmegraden über 35° C. ist stets ein starker Schwund des Plasmas, besonders in den meristematischen Zellen zu bemerken; bei 45° C. sind diese Zellen fast ganz plasmaleer, grosse Vacuolen sind an die Stelle des Trophoplasmas getreten. Auffallend ist folgende Eigentümlichkeit der Zellen beim Weiterkultivieren der Versuchspflanzen unter normalen Bedingungen. Schon nach 24 Stunden sind die meristematischen Zellen wieder mit Plasma erfüllt, und auch die Menge des Trophoplasmas in den Zellen der anderen Gewebe hat beträchtlich zugenommen. Allerdings ist dieses Trophoplasma auch dann noch mit vielen kleinen Vacuolen durchsetzt.

Das Trophoplasma besitzt in der Wärme einen mehr flockigen und mehr lockeren Bau wie im normalen Zustande, metaplasmatiscbe Einschlüsse konnten in demselben nicht beobachtet werden.

Der Grund des raschen und umfassenden Schwundes des Trophoplasmas bei hohen Temperaturen ist bis zu einem gewissen Grade wohl in dem gesteigerten Wachstum der Versuchspflanzen und dem hierdurch bedingten schnellen Verbrauch desselben zu suchen.

Wirkt eine Temperatur von etwa 52° C. auch nur für kurze Zeit auf den Spross ein, so geht das Trophoplasma zu Grunde, es zieht sich zusammen und bildet kleine Klümpchen; die eiweissartigen Stoffe in demselben sind geronnen oder coaguliert. Bei etwa 52° C. liegt demnach das Maximum des Trophoplasmas. Wie wir gesehen haben, bildet diese Temperatur auch den Eingangspunkt

für den Spross; stirbt das Trophoplasma ab, so sind die Versuchssprosse getötet.

Ein eigentümliches Aussehen zeigte das Trophoplasma in einzelnen Wärmepräparaten, wenn die betreffenden Sprosse durch die Hof'sche Fixierungsflüssigkeit nur mangelhaft fixiert worden waren. Das Plasma hat sich zu kleinen Kügelchen zusammengeballt, die an den Zellwänden unregelmässig verteilt sind. Öfters nehmen solche kleine Plasmakügelchen ihre Lage an den Polen der Spindeln ein, sie könnten hierdurch eine Art Centrosoma darstellen. Auch an die ruhenden Kerne setzen sie sich an, zuweilen in Zweizahl nebeneinander, wodurch sie ein Centrosoma vorzutäuschen im stande wären, das sich eben geteilt hätte und eine Kernteilung einzuleiten im Begriffe wäre. Kommt zu diesen Plasmakügelchen an den Spindelpolen noch eine Kinoplasmastrahlung hinzu (bei Einwirkung einer Temperatur von 40° C. vergl. das Nähere im Kap. Kinoplasma), so kann man zu der Annahme von wirklichen Centrosomen verleitet werden. Aber diese Plasmakonkretionen finden sich in denselben Präparaten an den Polen einzelner Spindeln vor, andererseits fehlen sie wieder gänzlich; sie kommen ferner zuweilen in grosser Zahl an den Polen vor, und sie können auch jede andere Lage an den Spindeln einnehmen. Verdecken die Plasmakügelchen nicht gerade die Spindelpole, oder treten an denselben keine auf, so ist deutlich sichtbar, dass die Spindeln mit scharfen Spitzen an die Hautschicht oder an eine Plasmamasse ansetzen. Ferner kann man öfters an ruhenden Kernen auch eine grössere Zahl dieser Plasmakügelchen beobachten (drei und mehr), als dies bei wirklichen Centrosomen der Fall sein dürfte. Echte Centrosomen sind diese Plasmagebilde also keineswegs, in wohl fixierten, ebenso behandelten Sprossen fehlen sie auch gänzlich, sie sind nur durch mangelhafte Fixierung hervorgerufene Artefakte. Vielleicht beruht die öfters wiederkehrende Angabe von angeblich gefundenen Centrosomen zum Teil auch auf ähnlichen, falsch gedeuteten Fixierungsprodukten.

Kinoplasma.

Bei der Einwirkung von niederen Temperaturen zeigen die kinoplasmatischen Strukturen stets eine mehr oder weniger schlechte Färbungsfähigkeit. Nur langsam wird das Gentianaviolett aufgenommen und sehr leicht beim Auswaschen wieder abgegeben. Niemals sind die Spindelfasern etc. so scharf und deutlich differenziert und so klar in dem blauen Farbenton, wie dies in den Präparaten, die aus normalen Sprossen hergestellt wurden, der Fall ist.

Als hauptsächlichste Eigentümlichkeit des Kinoplasmas bei der Einwirkung von Kältegraden ist eine Hemmung in der Ausbildung und eine sehr herabgesetzte Aktivität schon vorhandener kinoplasmatischer Strukturen hervorzuheben¹⁾. Häufig kommt es daher vor, dass bei den Kernteilungen die Anlage der neuen Zellwand unterbleibt; besonders oft ist dies der Fall in den im Stadium der Streckung befindlichen jüngeren Zellen des Periblems und Pleroms. Man findet daher fast immer nach der Einwirkung von niedrigen Temperaturen, besonders wenn diese eine längere war, zweikernige Zellen in ziemlicher Anzahl in den Präparaten vor.

Der Transport der Chromosomen durch die bei niederen Temperaturen mehr oder weniger inaktivierten Spindelfasern geht zuweilen nicht in regelmässiger Weise vor sich. Einzelne Chromosomen können zurückbleiben, später nachrücken und auf diese Weise eigene kleine Kerne neben den Tochterkernen bilden. Eine derartige Zelle ist in Fig. 34 dargestellt.

Mit der geringen Aktivität des Kinoplasmas hängt die lange Dauer der Kernteilungen zusammen. Auffallend ist nämlich die grosse Anzahl von Spiremen, die sich, solange überhaupt die niedrigen Temperaturen Teilungen

1) Vergl. E. Strasburger, Histologische Beiträge 1900. Heft VI, p. 143.

noch zulassen, in bedeutend vermehrter Zahl in den Präparaten vorfinden. Ebenso ist dies der Fall mit den Dispiremen der dem Ende zugehenden Teilungen; erst spät werden ruhende Tochterkerne gebildet.

Die Kernteilungsfiguren selbst sind von geringer Grösse; kleine Spindeln und dünne Faserbündel bilden eine Eigentümlichkeit der Karyokinesen in den Kälteversuchen. Selten finden sich Metaphasen, je tiefer die Temperatur sinkt, um so weniger Spindeln kommen vor.

Kältegrade von -4° C. für 2 Stunden und etwa -6° C. für 30 Minuten Einwirkungsdauer zerstören die Teilungsfiguren und verwandeln die Spindeln und Phragmoplaste in eine körnige, sich violett oder braun färbende Masse. Erfolgt die Abtötung durch noch tiefere Temperaturen, so findet man keine Überreste von den kinoplasmatischen Strukturen in den Zellen mehr vor, sie sind gänzlich verschwunden. Die verklumpten Chromosomen und die Tochterknäuel liegen dann frei in den Zellen. Beim normalen Weiterkultivieren so behandelter Versuchspflanzen bilden die Chromosomenklumpen ebenso wie die Tochterknäuel nach relativ langer Zeit ruhende Kerne. Nach 48 Stunden findet man auch wieder die ersten neuen normalen Teilungen, das Kinoplasma ist aus dem Trophoplasma, das bei der angegebenen Minimaltemperatur von -4° C. noch nicht seine Lebensfähigkeit eingebüsst hat, regeneriert worden.

Bei der Einwirkung von -4° C. für eine Stunde habe ich noch einzelne Spindeln in meinen Präparaten beobachten können; dieselben befanden sich in dem Zustande der vorübergehenden Kältestarre. Aus den Abschreckungsversuchen, die weiter unten beschrieben werden, geht nämlich hervor, dass die Kältestarre des Kinoplasmas bei etwa -3° C. eintritt. In dieser besitzt dasselbe keine aktive Thätigkeit mehr, es hat die Fähigkeit verloren, auf einwirkende Reize, wie z. B. hohe Temperaturen, in der ihm sonst eigentümlichen Art zu reagieren.

Werden die Versuchspflanzen aber einige Stunden

normal weiter wachsen gelassen, so geht der Starrezustand vorüber, das Kinoplasma erwacht wieder zu neuer Thätigkeit, die begonnenen Teilungen werden beendet, neue treten ein und so fort.

Auf die wenig energische Beförderung der Chromosomen durch die in ihrer Aktivität herabgesetzten Spindelfasern sind auch die Chromatinverbindungen zurückzuführen, die sich öfters, wenn auch nicht so häufig wie bei der Einwirkung von hohen Temperaturen, in den sich teilenden Zellen derjenigen Sprosse vorfinden, welche Kältegraden ausgesetzt waren. Da sie aber bei den Wärmeversuchen in grösserer Anzahl vorkommen, sollen sie auch dort genauer besprochen werden.

Während die kinoplasmatischen Strukturen bei den Kälteversuchen sich nur langsam und auch nicht scharf differenziert färbten, ist bei den Wärmeversuchen das Gegenteil der Fall; das Gentianaviolett wird schnell aufgenommen, gut festgehalten, und die Spindeln etc. zeigen eine schöne, tiefblaue Farbe. Dies hängt wohl zusammen mit der grossen Aktivität, welche das Kinoplasma bei gesteigerter Temperatur zeigt. Infolge dieser Aktivierung finden sich in den Präparaten nach vorhergegangener Wärmeeinwirkung von 40°C . und mehr für über eine Stunde selten Spireme und Dispireme, die Kernteilungen sind eben von kurzer Dauer und streben möglichst rasch ihrem Ende zu. Eine Folge hiervon ist das häufige Unterlassen einer Wandbildung und die hierdurch veranlasste grosse Zahl von zweikernigen Zellen, die namentlich im Periblem und Plerom, weniger im Vegetationskegel vorkommen (Fig. 17). Andererseits kann, wenn auch seltener, bei dem schnellen Verlauf der Kernteilungen der Fall eintreten, dass eine Wandbildung schon dann eingeleitet wird, wenn die Chromosomen noch nicht an den Spindelpolen angekommen sind und Tochterknäuel gebildet haben, sondern sich noch auf dem Transport nach den Polen befinden.

Charakteristisch ist das Einwirken der Wärme von etwa 40°C . auf die Spindeln. Befanden sich dieselben

im Beginn der Metaphase, so werden die Chromosomen mit grosser Schnelle und grosser Heftigkeit nach den Polen zu befördert. Daher sind fast keine beginnenden Metaphasen in derartig behandelten Sprossen anzutreffen. In den kleinen, meristematischen Zellen, in denen sich die Spindeln, welche durch die einwirkende hohe Temperatur stets ein Längenwachstum erfahren, nicht strecken und auch nicht krümmen können, stemmen dieselben vielfach die Chromosomen fest gegen die Wände der Zellen, wobei die Spindel oft eine diagonale Lage annimmt und die Chromosomen in zwei diametral gegenüberliegende Ecken der Zellen hineindrückt. Wirkt die angegebene Temperatur auf Zellen ein, die sich in der wachsenden Zone befinden, so wachsen die Spindeln beträchtlich in die Länge, sie stemmen die Chromosomen oder, wie wir noch sehen werden, die verklumpten Chromatinballen gegen die Wände oder in die Ecken der Zellen, die Spindeln winden sich in der Zelle herum (Fig. 27), oder sie biegen sich um und drücken die Chromatinklumpen in das Zellinnere hinein (Fig. 26). Hierbei können die Spindeln in der wachsenden Zone eine beträchtlich ihre normale Grösse überschreitende Länge erhalten. Die umgebogenen Spindeln finden sich, namentlich häufig bei dem Optimum des Kinoplasmas, bei 40° C. in den Zellen vor. Aber auch bei dem Einwirken von höheren Temperaturen für kurze Zeit, z. B. von 45° C. für 10 Minuten, bilden sie ein auffallendes Kennzeichen.

Durchgehend sind die Spindeln bei gesteigerter Temperatur schon bei 35° C. von stattlicher Grösse im Vergleich zu den Spindeln in den Kältepräparaten, und die Spindelfasern sind dicht und scharf ausgebildet.

An den Spindelpolen liessen sich bei der Wärme von 40° C. zuweilen deutliche Strahlungen wahrnehmen. Da im normalen Spross in sehr seltenen Fällen vereinzelte Fasern von den Spindelpolen ausstrahlen, so können die Wärmestrahlungen als eine Vermehrung dieser Fasern angesehen werden, die durch das Optimum der kinoplasmatischen Strukturen bei eben jener Temperatur hervor-

gerufen wird ¹⁾. Von einer Centrosomenstrahlung konnte aber keine Rede sein, da Centrosomen weder unter normalen Bedingungen noch bei irgend einer Temperatur im Spross zu finden waren.

In den Versuchen, bei denen eine Temperatur von 40° C. und höhere Wärmegrade auf die Sprosse einwirkten, und zwar häufiger nach kurzem Einfluss der betreffenden Temperaturen als nach langem, zeigten sich in ziemlich grosser Zahl Chromatinverbindungen zwischen den Tochterknäueln. Besonders war dies der Fall in den meristematischen Zellen des Vegetationskegels. Die Chromatinbrücken bestehen aus Chromosomen, die beim Transport derselben an die Spindelpole zwischen den Tochterknäueln ausgespannt zurückgeblieben sind. Diese Unregelmässigkeit in der Kernteilung ist bei den Wärmeversuchen auf die sehr schnelle und auch ungleichmässige Beförderung der einzelnen Chromosomen durch die stark aktivierten Spindelfasern und auf das durch eine beginnende Verschmelzung erschwerte Auseinanderziehen der Spaltheilften einzelner Chromosomen zurückzuführen. Die Chromatinverbindungen finden sich in Einzahl (Fig. 9) oder in Mehrzahl (Fig. 11) — vielfach sind es dann zwei (Fig. 12) —, und in verschiedener Dicke zwischen den Tochterknäueln vor. Zugleich können die Spindeln sich dabei auch noch gebogen haben und beträchtlich in die Länge gewachsen sein. Ist die Chromatinverbindung eine einseitige, so bilden sich beim normalen Weiterkultivieren der Sprosse, in denen sie vorkommen, aus den beiden verbundenen Tochterknäueln Kerne von tief eingeschnürter Gestalt, Kerne, die ihrer Entstehung nach aus zwei Kernen zusammengesetzt und durch ein Seitenstück mit einander verbunden sind. War die Chromatinverbindung beiderseitig oder lief sie in der Mitte zwischen den Tochterknäueln herunter, so entstehen hantelförmige Kerne; auch diese stellen wieder zwei verbundene Tochterkerne vor. Wir haben hier so-

1) Vergl. Strasburger, *Histol. Beiträge* l. c. p. 154.

genannte „Pseudoamitosen“ vor uns, welche durch Einwirkung von niederen, besonders aber hohen Temperaturen auf echte Karyokinesen entstehen.

Meistens kommt zwischen den beiden Kernen keine Wandbildung zu stande; tritt eine solche nachträglich ein, so bleibt in der Wand an der Stelle der Chromatinverbindung ein Loch.

Eine nicht seltene Erscheinung bei der plötzlichen Einwirkung von hohen Temperaturen ist das Nichterfassen von Chromosomen durch die Spindelfasern und das Zurückbleiben einzelner Chromosomen bei dem raschen Transport zu den Spindelpolen (Fig. 32). Solche liegen gebliebene Chromosomen geben dann den Anlass zu der Entstehung kleiner Kerne, wenn die Sprosse nach dem Temperatureinfluss unter normalen Verhältnissen weiter kultiviert werden. Werden die zurückgelassenen Chromosomen nachträglich an die Spindelpole herangezogen, so können sie auch dort besondere kleine Tochterknäuel bilden. Diese Erscheinung kann an beiden Spindelpolen vor sich gehen, oder aber sie tritt nur an einem derselben auf. Dann entstehen polar-dimorphe Spindeln, wie eine in Fig. 33 abgebildet ist.

Dieselben Anomalien im Kernteilungsprozesse wie die Chromatinverbindungen und das Zurückbleiben von Chromosomen sind schon früher von anderer Seite für tierische und pflanzliche Objekte beschrieben worden. So fand H ä c k e r¹⁾ in den Eiern von Cyclops nach der Einwirkung von Ätherlösungen eine „auffallende Ungleichzeitigkeit und Unregelmässigkeit in der dicentrischen Wanderung der Spaltheälften der Chromosomen“. Nach dem Verbringen der ätherisierten Eier in normale Bedingungen fand er in diesen auch die von ihm so benannten „Pseudoamitosen“, die eingeschnürten Doppelkerne, vor.

Veranlasst wurde H ä c k e r zu seinen Versuchen

1) V. Häcker, Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anatomischer Anzeiger. XVII Bd. 1900 p. 13.

durch die Angaben Pfeffers und Nathansohns über „amitotische Kernteilungen“ in den Zellen von *Spirogyra*, die auch hier wieder durch Einwirkung von Ätherlösungen veranlasst wurden. Wahrscheinlich stellen aber auch diese von Nathansohn¹⁾ genauer beschriebenen amitotischen Kernteilungen ähnliche Erscheinungen dar, wie die eingeschnürten Doppelkerne, die zweikernigen Zellen und die noch später zu schildernden deformierten eingeschnürten Kerne in den Sprossen von *Vicia Faba*, die Wärmegraden ausgesetzt waren. Denn, wie Hottes nachwies — genauere Angaben wird seine grössere Arbeit bringen —, entsprechen die durch Äthereinwirkung hervorgerufenen Anomalien der Karyokinesen fast gänzlich den durch hohe Temperaturen erzeugten Arten der Pseudoamitosen.

Ferner beschreibt Tischler²⁾ dieselben amitosenähnlichen Kernteilungen in den Endospermzellen von *Corydalis cava*. Er führt die Entstehung derselben auf einen Temperaturwechsel und zwar auf eine Steigerung derselben von 5 °C. auf 25 °C. zurück. Ob dieser Temperaturwechsel aber die Bildung der von ihm gefundenen Pseudoamitosen bedingte, oder ob nicht vielmehr der grosse Chromatinreichtum und die im Endosperm sehr bedeutende Aktivität der Kernteilungen diese Anomalien veranlasste, muss dahin gestellt bleiben.

Auch Buscalioni³⁾ beobachtete dieselben Pseudoamitosen und eine noch viel grössere Zahl von Unregel-

1. A. Nathansohn, Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. Pringsheim, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 35, p. 48. ff.

2) G. Tischler, Untersuchungen über die Entwicklung des Endosperms und der Samenschale von *Corydalis cava*. Verhandlungen des Naturhistorisch-Medizinischen Vereins zu Heidelberg. N. F. VI. Bd., 4. Heft, p. 357 ff.

3) L. Buscalioni, Osservazioni e Ricerche sulla Cellula Vegetale. Annuario del r. Istituto botanico di Roma. 1898. Vol. VII, p. 84 ff.

mässigkeiten in den Teilungen der Endospermkerne von *Fritillaria*, *Lenkojum*, *Vicia Faba*, *Lupinus* und einigen anderen Pflanzen.

Ausser den zweikernigen Zellen finden sich auch zuweilen Schwesterzellen mit verschiedenen grossen Kernen. Dies beruht darauf, dass zu einem Pole mehr Chromosomen als zum andern befördert worden sind. Hierbei zeigt sich denn immer, dass eine etwa angelegte Wand dem kleineren von den Kernen näher liegt als dem grösseren, sodass dem kleineren Kern auch die kleinere Zelle zufällt. Bei etwa 40° C. liegt das Optimum des Kinoplasmas, wie dies an den vielen in die Länge gewachsenen und gebogenen Spindeln zu erkennen ist. Steigt die Temperatur auf ca 42° C., so tritt die vorübergehende Wärmestarre des Kinoplasmas ein. Das Kinoplasma reagiert jetzt nicht mehr auf die einwirkenden hohen Temperaturen. Daher sehen die Kernteilungen normal aus, die Spindeln wachsen nicht in die Länge, Zellwandungen werden nicht angelegt, das Kinoplasma ist starr und inaktiv. Nachdem die Sprosse einige Stunden normal weiter kultiviert worden sind, erwacht ebenso wie bei der Kältestarre das Kinoplasma zu neuer Thätigkeit, die Teilungen werden beendet, Wandbildungen können noch nachträglich erfolgen, und neue normale Teilungen treten ein.

Bei der Einwirkung einer Temperatur von etwa 43° C. für 2 Stunden ist in den meisten Fällen das Maximum des Kinoplasmas erreicht, es stirbt ab, die kinoplasmatischen Strukturen werden in eine körnige, sich violett färbende Masse verwandelt. Bei der Einwirkung von noch höheren Temperaturen, z. B. 48° C. für 10 Minuten, verschwinden die Spindeln, Phragmoplaste etc. gänzlich aus den Zellen; sie sind vollständig zerstört. Das Trophoplasma aber lebt noch, denn es erreicht ja, wie wir gesehen haben, sein Maximum erst bei 52° C.

Beim normalen Weiterkultivieren der Sprosse, in denen die kinoplasmatischen Strukturen durch Wärme abgetötet worden sind, bilden die verschmolzenen Chromo-

somen und die Tochterknäuel nach einigen Stunden ruhende Kerne, nach dreissigstündigem Weiterwachsen erscheinen wieder die ersten neuen normalen Teilungen, aus dem lebenskräftigen Trophoplasma hat sich neues Kinoplasma regeneriert.

Einige interessante Ergebnisse für das Verhalten des Kinoplasmas ergaben auch die Abschreckungsversuche aus Wärme in Kälte. Diese wurden mit Sprossen ausgeführt, die vorher bei einer hohen Temperatur kultiviert worden waren, und die dann plötzlich einer niedrigen Temperatur für kurze Zeit ausgesetzt wurden. Hierdurch erfolgte eine eigentümliche Desorganisation der kinoplasmatischen Strukturen. Betrug die Wärme z. B. 40°C . für eine Stunde und die Kälte -4°C . für 15 Minuten, so wurden die Spindelfasern, Phragmoplaste etc. zerstört, sie erhielten ein körniges, verschwommenes und unscharfes Aussehen. Die durch die vorhergehende Wärmeeinwirkung hervorgerufenen grossen und gebogenen Spindeln wurden durch die nachfolgende Kälte an Ort und Stelle desorganisiert, wie dies aus den Figuren 29, 31 zu sehen ist.

Waren die Versuchspflanzen längere Zeit bei niedrigen Temperaturen gewachsen und wurden dann plötzlich in hohe Wärmegrade übergeführt, so traten auch dann besondere Eigentümlichkeiten im Verhalten des Kinoplasmas auf. Betrug die Kulturtemperatur z. B. -3°C . für eine Stunde und kamen die Versuchspflanzen dann plötzlich in eine Wärme von 50°C . für 10 Minuten, so fanden sich viele gebogene Spindeln in den Präparaten vor. Das Kinoplasma hatte also noch auf die nachträglich einwirkende Wärme reagiert. Waren die Sprosse aber zwei Stunden lang einer Kälte von -3°C . ausgesetzt und wurden dann plötzlich in eine Wärme von 50°C . für 10 Minuten gebracht, so waren keine gebogenen Spindeln in den Präparaten zu finden; das Kinoplasma befand sich im Zustande der vorübergehenden Kältestarre, und die nachfolgende kurze Wärme hatte es nicht mehr zu einer entsprechenden Reaktion veranlassen können.

Chromatin und Kerne.

Von grossem Einfluss sind die Einwirkungen von niederen und hohen Temperaturen auch auf die Chromatinbestandteile der Zellen. Zunächst ist hier hervorzuheben, dass Kälte die Ausbildung der chromatischen Substanzen hemmt, Wärme sie dagegen fördert. Dem entsprechend findet man, dass in den Kältepräparaten die Chromosomen relativ klein erscheinen; ein anderes charakteristisches Kennzeichen für Kälteeinwirkung ist die Ausbildung von dünneren Chromatinscheibchen im Spiremfaden, als dies in den normalen Sprossen der Fall zu sein pflegt. Wirken tiefe Kältegrade, z. B. -3°C ., für längere Zeit auf die Sprosse ein, so verklumpen die Chromosomen der Kernteilungen beinahe immer; sie verklumpen, aber sie verschmelzen nicht, wie das hohe Temperaturen mit sich zu bringen pflegen, wovon noch bei der Wärmeeinwirkung die Rede sein wird. Wird das Kinoplasma in Sprossen durch tiefe Temperaturen von etwa -4°C . und mehr abgetötet, so findet man die verklumpten Chromosomen frei in den Zellen liegen.

Wie schon früher erwähnt wurde, gehen die Kernteilungen bei Kälteeinwirkungen nur langsam ihrem Ende zu. Diese Hemmung im Kernteilungsprozesse übt auch beim normalen Weiterkultivieren so behandelter Sprosse noch eine Nachwirkung aus. Daher kommt es, dass die Tochterknäuel in Sprossen, die niederen Temperaturen ausgesetzt waren, und dann zum normalen Weiterwachsen zurückgestellt wurden, meist erst nach 48 Stunden ruhende Kerne bilden. Diese Kerne zeigen dann wieder das Aussehen von unter normalen Bedingungen gebildeten Kernen.

Schon Kältegrade von -2°C . wirken deformierend auf die ruhenden und die sich zur Teilung anschickenden Kerne ein, die Gestalt der Kerne wird unregelmässig in ihrem Umriss, es bilden sich an denselben leichte Einschnürungen und Auswüchse.

Blieben die Versuchspflanzen im Winter längere Zeit, etwa acht Tage, Temperaturen ausgesetzt, die um 0°C . sich bewegten, so traten die verschiedensten tiefergehenden Formveränderungen an den Kernen auf; auch einseitige und beiderseitige Einschnürungen, ja völlige Durchschnürungen der Zellkerne kamen ziemlich häufig in den so behandelten Sprossen vor (Fig. 18—21). Diese Anomalien sind wiederum Pseudoamitosen. Als echte Amitosen dürfen sie nicht angesehen werden, da sie nur besondere Formen einer durch die Einwirkung der angegebenen Temperaturen allgemein auftretenden Deformierung der Kerne sind, einer Deformierung, die alle möglichen Gestaltsveränderungen der Kerne auch ohne Ein- oder Durchschnürungen mit sich bringen kann. Gleich ist es dabei, ob sich die Kerne im ruhenden Zustande oder in den Prophasen einer mitotischen Teilung befanden (Fig. 20). Letztere Kerne sind von besonderem Interesse.

Buscioni bezeichnete sie als „*frammentazione cariocinetica*“ (vergleiche die Abbildungen 45, Tafel XVI, 69, Tafel XVII seines schon genannten Werkes) und glaubte, in ihnen eine Übergangsform zwischen Mitosen und Amitosen gefunden zu haben. Aber schon Häcker¹⁾ macht darauf aufmerksam, dass ähnliche von ihm an seinem Objekte beobachtete Bilder darauf hinzuweisen scheinen, „dass unter Umständen schon während der Prophasen die mitotischen Vorgänge durch einfache Durchschnürungsprozesse substituiert werden können.“

Auch bei Tischler²⁾ findet sich die richtige Erklärung für die Entstehung dieser Pseudoamitosen. Er sagt: „Wenn das Reagens“, Ätherlösungen „oder irgend ein anderer Faktor, z. B. Temperaturwechsel, frühzeitig eingewirkt hat, zu einer Zeit, da sich erst das Chromatinnetz in Chromosomen gespalten hat, entstehen die Formen

1) Häcker, Mitosen etc. I. c. p. 17.

2) I. c. p. 368.

von *Buscaglio*'s karyokinetischer Fragmentation, wenn die Einwirkung erst in einem späteren Stadium geschah, resultieren daraus“ die früher beschriebenen Pseudoamitosen: die eingeschnürten Doppelkerne.

Aus beiden Arten von Pseudoamitosen gehen beim normalen Weiterkultivieren der Versuchssprosse wieder neue normale Mitosen hervor. Niemals fanden sich in den normal weiter gewachsenen Sprossspitzen amitosenähnliche Kernteilungen vor.

Sinkt die einwirkende Kälte auf etwa -5°C ., so werden die Kerne in die sonderbarsten Formen und Gestalten verändert. Man kann diesen Kernen mit Recht den Namen „amöboide Kerne“ geben. Fortsätze, die weit in das Zelllumen hineinreichen können, verschiedenartige tiefe Einschnürungen sind sehr häufig; diese letzteren können wiederum bis zur völligen Durchschnürung der Kerne führen. Der Umriss der Kerne kann alle denkbaren Formen annehmen, von denen eine willkürlich herausgegriffene in Fig. 4 abgebildet ist. Auch *Hottes* beobachtete diese amöboiden Kerne stets in ähnlich behandelten Wurzelspitzen.

Eine nicht seltene Erscheinung in den bei niederen Temperaturen kultivierten Sprossen sind die sogenannten Riesenkerne. Häufiger kommen dieselben allerdings in den Wärmepräparaten vor. Die Riesenkerne entstehen auf folgende Weise. Haben die Chromosomen beim Beginne der Metaphase eben angefangen auseinanderzuweichen, so werden sie durch die einwirkende Kälte nicht weiter von der Spindel transportiert, sondern bleiben an Ort und Stelle liegen, verklumpen dort, und beide Gruppen vereinigt bilden einen ruhenden Kern. Dieser Kern, der ja das Material von beiden Tochterkernen einschliesst, hat auch die Grösse von zwei Tochterkernen zusammen; gewöhnlich enthält er in seinem Innern eine grössere Anzahl von Nucleolen und Höfen, drei und mehr. Auch die schon beschriebenen Doppelkerne finden sich vereinzelt in den Kältepräparaten vor. Einen derselben aus einem Sprosse,

der zwei Tage bei Temperaturen um 0°C . gewachsen war, stellt Fig. 16 dar. Kernreticulum, Nucleolus und Hof sehen in den normal weiter gewachsenen Sprossen bald wieder ganz normal aus. Überhaupt wird das Kernreticulum in der Kälte nicht so sehr verändert wie in der Wärme, es ist ziemlich locker und schliesst öfters viele sogenannte Pseudonucleolen, d. h. kugelige Ansammlungen von Chromatin, in den Knoten des Kernnetzes ein. Waren die Versuchspflanzen z. B. acht Tage lang bei Temperaturen gewachsen, die etwa 0°C . und einige Grade unter 0°C . betragen, so sind diese Pseudonucleolen von ziemlicher Grösse, sie können daher leicht den Eindruck von wirklichen Nucleolen machen (Fig. 3). Mit der Flemmingschen Färbung konnten diese Chromatinansammlungen als solche erkannt werden, da sie sich zuweilen blau färbten, während die Nucleolen eine rote Farbe zeigten. Anders war dies bei der Hämatoxylinfärbung. Da sich hier die Chromatinbestandteile des Kerns ebenso wie die Nucleolen tiefschwarz färbten, so besaßen diese, namentlich in der Kälte ziemlich grossen, dafür aber auch in geringerer Zahl wie in der Wärme vorhandenen Chromatinkügelchen eine täuschende Ähnlichkeit mit echten Nucleolen, sie führen daher mit Recht den Namen Pseudonucleolen.

Bei der Einwirkung einer Kälte von -5° bis -6°C . für 2 Stunden sterben die Zellkerne ab. Hierbei werden dieselben zu einer homogenen, sich schön rot färbenden Masse verdichtet, welche wiederum die bizarrsten Formen annehmen kann. Ausstülpungen, Einschnürungen, Durchschnürungen der absterbenden Kerne kommen in grosser Zahl und in der verschiedensten Art vor (Figuren 22—25). Die Kerne selbst sind von geringerer Grösse, da sie durch die Verdichtung an Volumen viel verloren haben.

Bevor die Kerne absterben, werden sie öfters, da bei der angegebenen tiefen Temperatur durch innerliche Eisbildung viele Zellzerreissungen stattfinden, in benachbarte Zellen ganz oder teilweise herübergepresst; hiervon

soll das Nähere im Zusammenhange im Kapitel: Kern-durchpressungen mitgeteilt werden. Einige Kerne zeigen bei langer Dauer der Einwirkung von Temperaturen, die um 0°C . liegen, die Eigentümlichkeit, dass ihre Kernwandung sehr undeutlich und unscharf zu erkennen ist. Dies beruht auf der bei niederen Temperaturen immer eintretenden Hemmung in der Ausbildung kinoplasmatischer Strukturen ¹⁾.

Hohe Temperaturen begünstigen die Ausbildung der chromatischen Substanzen in den Zellen. So zeigen die Kernteilungen besonders in solchen Sprossen, die Temperaturen um 40°C . ausgesetzt waren, grosse Chromosomen. Ferner sind die Chromatinscheibchen in den Spiremfäden von beträchtlicher Dicke; diese übertrifft immer diejenige der Scheibchen in den Spiremen der normalen Sprosse.

Eins der charakteristischsten Kennzeichen für die Einwirkung von hohen Temperaturen auf den Spross bilden die Verklumpungen, verbunden mit Verschmelzungen, denen die Chromosomen bei den Kernteilungen unterliegen. Am deutlichsten und am weitgehendsten zeigt sich diese Erscheinung bei Temperaturen, die über 40°C . liegen, z. B. bei 42°C . für eine halbe Stunde (Fig. 30). Aber schon bei 40°C . verschmelzen öfters die einzelnen Chromosomen an den Spindeln, und auch die dichten Knäuel werden zu einem ziemlich homogenen roten Klumpen verändert. Werden die Spindeln durch höhere Temperaturen abgetötet und zerstört, so verklumpen und verschmelzen die Chromosomen je nach dem Stadium, in dem sich die Teilung befand, zu einer roten Masse oder zu zwei kleineren. Beim normalen Weiterkultivieren der Versuchspflanzen bilden sich aus diesen Chromatinklumpen ruhende Kerne, und zwar je nach der Art der Verklumpung zwei Kerne oder ein Riesenkern (Fig. 14). Über letzteren ist schon früher Näheres mitgeteilt worden.

Wirkt eine Wärme von 45°C . plötzlich für 10 Minuten.

1) Vergl. Strasburger, *Histol. Beiträge* l. c. p. 143.

auf die Versuchssprosse ein, so können die Chromosomen sogar beim Auseinanderweichen an der Spindel mehr oder weniger verklumpen; sie verschmelzen zum Teil mit einander, und es kommen Bilder zu stande, wie Fig. 28 eines vorführt.

Unter den ruhenden Kernen fallen öfters solche in den Präparaten auf, welche einen kleinen, kugeligen Fortsatz an einer Stelle ihres Umrisses zeigen. Diese kleinen Auswüchse entstehen folgendermassen. Bei dem schon früher erwähnten schnellen Transport der Chromosomen in Sprossen, die hohen Temperaturen ausgesetzt waren, kommen zuweilen Stücke derselben nicht zur Verschlingung mit den andern Chromosomen bei der Bildung der dichten Knäuel, und man kann diese Enden als deutliche Fortsätze an den Knäueln wahrnehmen. Fig. 33 zeigt einen solchen Fortsatz an dem oberen Tochterknäuel. Gehen die dichten Knäuel in ruhende Kerne über, so bilden die kleinen Fortsätze die kugeligen Auswüchse, welche sich an den Kernen beobachten lassen.

Von den zweikernigen Zellen, den Zellen mit verschieden grossen Kernen ist schon im Kapitel: Kinoplasma die Rede gewesen; die in das Ruhestadium übergegangenen Kerne machen ganz den Eindruck von normalen.

Ziemlich häufig findet man in den Wärmepräparaten Riesenkerne, und ebenso zeichnen sich dieselben durch das Vorkommen der Pseudoamitosen aus. Findet man in den Sprossen sofort nach der Einwirkung der hohen Temperaturen Chromatinverbindungen, so haben sich, wenn die betreffenden Chromosomen nicht noch nachträglich eingezogen wurden, nach etwa fünfständigem normalen Weiterkultivieren der Versuchspflanzen Tochterknäuel gebildet, die durch ein Seiten- oder Mittelstück von Chromatin mit einander verbunden sind (Fig. 10, 13); sind die Sprosse etwa 30 Stunden normal weiter gewachsen, so haben sich die eingeschnürten (Fig. 15) und hantelförmigen Doppelkerne gebildet ¹⁾.

1) Vergl. Häcker, Mitosen etc. l. c. p. 17.

Wie die niedrigen Temperaturen die Kernform sehr zu ändern vermögen, so ist dies auch bei höheren Temperaturen der Fall. Wärmegrade von 40 bis 45° C. wirken noch nicht stark deformierend auf die Gestalt der ruhenden Kerne ein; steigt aber die angewandte Temperatur über 45° C., so findet man unter andern anormalen Kernformen auch viele eingeschnürte Kerne; andere Kerne verlieren ihre runde Form und bekommen Auswüchse in Ein- oder Mehrzahl (Fig. 7). Besonders häufig sind die eingeschnürten Kerne — sowohl solche, die sich im ruhenden Zustande, wie solche, die sich in den Prophasen einer mitotischen Teilung befinden —, und diese sind es denn auch wieder, welche leicht Amitosen vortäuschen können. Hierüber ist schon das Nähere bei der Besprechung der analogen Erscheinungen beider Kälteversuchen mitgeteilt worden. Niemals wird jedoch die Kernform so unregelmässig, so amöboid, wie dies an den Kernen, die tiefer Kälteeinwirkung ausgesetzt waren, zu sehen war.

In den Kernen solcher Sprosse, die Temperaturen unter 40° C. ausgesetzt waren, ist das Auftreten von Vacuolen bemerkenswert. Hierdurch erhalten die Kerne ein viel weniger dichtes, ein durchbrochenes Aussehen. Werden die Sprosse wieder in normale Verhältnisse zurückgebracht, so verschwinden diese Vacuolen wieder nach einigen Stunden.

Auch das Reticulum der ruhenden Kerne wird durch Wärmegrade stark beeinflusst. Bei Temperaturen bis zu 40° C. bleibt dasselbe ziemlich normal. Wärme von 40° C. für 5 Stunden lässt das Kernnetz schon etwas dichter geschlungen erscheinen.

Bei dieser Temperatur zeigen sich in den Knoten des Kernnetzes viele Chromatinkügelchen, Pseudonucleolen, ausgebildet (Fig. 5). Ihre Zahl kann eine beträchtliche sein, bis zu zwanzig Stück konnten häufiger in einzelnen Kernen gezählt werden. Wenn diese Pseudonucleolen auch in grösserer Zahl wie in den Kernen der Kältepräparate vorkommen, so bleiben sie doch in ihrer Grösse

meistens etwas hinter der jener zurück. Auch von den Wärme-Pseudonucleolen gilt das schon früher Gesagte; eine deutliche Erkennung ihrer wahren Natur war nur dann durch die Flemmingsche Färbung möglich, wenn dieselben im Gegensatz zu der roten Färbung der Nucleolen eine blaue Farbe annahmen. Ein sehr charakteristisches Aussehen bieten die ruhenden Kerne in solchen Sprossen, die Temperaturen von etwa 45° C. und höheren ausgesetzt waren.

Hatten die Versuchspflanzen im Wärmeschrank z. B. zwei Stunden bei 45° C. zugebracht, so ist das Reticulum der ruhenden Kerne sehr verändert, es ist sehr engmaschig geworden, das Chromatin hat sich an den bedeutend vermehrten Knoten desselben in kleinen Kügelchen angesammelt, einzelne kleine Pseudonucleolen sind in ihm wahrzunehmen, der Kernsaft färbt sich dunkel, und die Kerne erhalten daher ein viel dichteres Aussehen, wie im normalen Zustande (Fig. 6). Besonders schön und deutlich ist diese Erscheinung bei circa 50° C. Gleichsam fein getüpfelt sehen die Kerne aus, so eng und dicht sind die Maschen des Kernnetzes geworden. Ein solcher Kern ist in Fig. 7 abgebildet. Bei den höheren Temperaturen von über 40° C. bilden diese ruhenden Kerne mit dem dichten Reticulum eins der schärfsten und charakteristischsten Kennzeichen. Auch der Nucleolus und der Hof zeigen bei diesen Temperaturen bedeutende Anomalien, die in dem hierauf bezüglichen Kapitel beschrieben werden sollen. Werden die auf die eben bezeichnete Weise behandelten Sprosse einige Stunden normal weiter kultiviert, so entwirrt sich der Kernfaden wieder, und die Kerne erhalten wieder ihr normales Aussehen.

Vereinzelt finden sich schon bei Einwirkung einer Wärme von 50° C. tote Kerne zwischen den noch lebenden vor. Viel empfindlicher als die älteren Kerne sind die jüngeren und die eben gebildeten Tochterkerne. Dieselben gehen vielfach schon bei 48° C. ein; es kann vorkommen, dass von zwei Tochterkernen der eine abge-

storben ist, während der andere noch lebenskräftig fortbesteht. So zeigt sich auch hier wieder ein individuelles Verhalten der einzelnen Elementarbestandteile der Zellen.

Die abgestorbenen Kerne fallen unter den lebenden sofort durch ihr eigenartiges homogenes Aussehen und ihre rote Farbe auf. Steigt die Temperatur im Wärmeschrank über 50°C ., so sterben weitaus die meisten Kerne ab. Sie verdichten sich dabei ähnlich wie die durch zu tiefe Kältegrade abgetöteten Kerne zu homogenen Klumpen, die aber nicht so bizarr in ihrer Gestalt werden, sich nicht so charakteristisch rot färben und auch an Volumen gegenüber den lebenden Kernen nicht so viel abgenommen haben, wie durch Kälte getötete Kerne.

Zum Schlusse dieses Kapitels muss noch einer Erscheinung gedacht werden, die *Hott es* in der Wurzelspitze von *Vicia Faba* nach der Einwirkung von hohen Temperaturen sehr oft antraf, die ich aber in der Sprossspitze derselben Pflanze zu beobachten keine Gelegenheit hatte. Es sind dies die von ihm sogenannten „Chromatinnucleolen“. Sie stellen Ablagerungen eines Überschusses von Chromatin dar, die sich in den Zellen in Ein- oder Mehrzahl in Nucleolenform vorfinden können. Dieses verschiedene Verhalten muss auf eine Eigenart des Sprosses gegenüber der Wurzel zurückgeführt werden; die letztere zeichnet sich vor dem Sprosse durch das Vorhandensein eines Chromatinüberschusses bei hohen Temperaturen aus. Entsprechend mit dieser Abweichung der beiden genannten Versuchsobjekte finden sich auch die im folgenden Kapitel zu erwähnenden extranuclearen Nucleolen in der Sprossspitze von *Vicia Faba* nicht vor, während *Hott es* sie in der Wurzelspitze bei analoger Behandlung derselben — Einwirkung von niederen Temperaturen — beinahe immer antraf. Auch an Nucleolarsubstanz ist also die Wurzel von *Vicia* reicher als der Spross.

Nucleolus und Hof.

Von grossem theoretischen Interesse ist das Verhalten des Nucleolus gegenüber den Temperatureinflüssen.

Auch hierbei zeigt sich wieder, dass die Kälteerscheinungen in vielen Beziehungen das Gegenteil der Wärmeerscheinungen bilden.

Schon bei flüchtiger Durchmusterung der Kältepräparate fällt immer auf, dass der Nucleolus eine Zunahme an Masse und Grösse erfahren hat. Deutlich wahrnehmbar ist z. B. schon die Grössenzunahme der Nucleolen, wenn die Sprosse zwei Stunden bei -3°C . kultiviert worden waren.

Hatte die Kälte aber längere Zeit auf die Versuchspflanzen eingewirkt, waren also die Sprosse etwa zwei Tage lang Temperaturen unter 0°C . ausgesetzt geblieben, so zeigten die Nucleolen ganz beträchtliche Grössenzunahmen. Man vergleiche z. B. den Nucleolus des Kernes, der in Fig. 2 abgebildet ist, mit dem Nucleolus des normalen Kernes in Fig. 1. Fig. 2 zeigt einen Zellkern aus einem Sprosse, der den eben angegebenen Temperatureinfluss erfahren hatte. Sprosse, die acht Tage lang bei Temperaturen um 0°C . kultiviert worden waren, zeigten ebenfalls eine Grössenzunahme der Nucleolen, die das Doppelte ihrer normalen Masse und Grösse übersteigen kann (Fig. 3).

Auch finden sich die Nucleolen in den Kernen öfters in grösserer Zahl vor, als dies in den normalen Kernen der Fall zu sein pflegt.

Ausgezeichnet sind die Nucleolen durch ihre intensiv rote Farbe. Diese rührt, wie an durchschnittenen Exemplaren leicht festgestellt werden kann, von einer Chromatinhülle her, welche denselben aufgelagert ist.

Eine solche Chromatinhülle umgibt fast immer die Nucleolen in den Kältepräparaten. Hatten die niederen Temperaturen nur kurze Zeit, etwa eine Stunde, eingewirkt, sodass nur die äussersten Teile der Versuchspflanzen intensiv durch die Kälte betroffen worden waren, so zeigten die Nucleolen der Kerne des Pleroms oft nicht die starke Zunahme in ihrer Grösse, wohl aber hatten auch sie die Chromatinhülle um sich.

Was die Form der Nucleolen angeht, so ist ihre normale Gestalt bei den niederen Kältegraden bis herab zu -2°C . meist nicht sehr verändert; bei tieferer Kälte finden sich aber, namentlich in den Periblemzellen, viele unregelmässige Nucleolen, die ausgebuchtet und gelappt in ihrem Umriss erscheinen.

Nach mehrstündigem normalen Weiterkultivieren der Kälteversuchspflanzen gehen die Nucleolen wieder auf ihre normale Grösse zurück, die Chromatinhülle verliert sich, und etwaige Unregelmässigkeiten in der Gestalt werden ausgeglichen.

Die Kälte drückt, wie wir schon früher gesehen haben, die Aktivität der Kernteilungen stark herab; demgemäss findet man denn auch, dass die Nucleolen länger, als dies in normalen Sprossen der Fall ist, bei den Karyokinesen erhalten zu bleiben pflegen. Die Hemmung in der Spindelbildung macht ein schnelles Auflösen der Nucleolen unnötig. Erst bei der völligen Fertigstellung der Spindeln verschwinden die Nucleolen gänzlich; es kann vorkommen, dass selbst dann noch Reste von ihnen zu finden sind.

Gehen wir nunmehr kurz auf die Frage der extranuclearen Nucleolen über. Hottet fand dieselben in Wurzeln von *Vicia*, die niederen Temperaturen ausgesetzt gewesen waren, mit grosser Regelmässigkeit vor. Namentlich traten sie dann in den Zellen der Wurzelspitzen in grösserer Zahl auf, wenn er seine Versuchsobjekte einem wechselnden Temperatureinfluss von niederen und normalen oder gesteigerten Temperaturgraden aussetzte. Dagegen habe ich dieselben bei analoger Versuchsanordnung, allerdings mit dem Unterschiede, dass das Medium Luft statt Wasser war, in meinen Präparaten bei allen Kälteversuchen nicht beobachten können. Auch in Sprossen, die ich für 15 bis 30 Minuten in Wasser von fast 0°C . brachte, und bei verschiedenen ähnlichen Versuchsanordnungen waren extranucleare Nucleolen nicht zu finden. Wohl trat die schon beschriebene Vergrösserung der Nu-

cleolen immer ein. Eine Begründung dieser Abweichung ist schon bei den Chromatinnucleolen gegeben worden.

Die Worte Strasburgers¹⁾: „dass verschiedene Pflanzenarten, ja verschiedene Individuen derselben Art und verschiedene Gewebe desselben Individuums in dem Vorhandensein oder Fehlen eines solchen Überschusses an Nucleolarsubstanz von einander abweichen können, darf nicht überraschen . . .“ glaube ich sowohl für das Fehlen der Chromatinnucleolen als auch der extranuclearen Nucleolen hier anführen zu können.

Nimmt der Nucleolus an Grösse zu, so nimmt der Hof an Grösse ab, und dies kann soweit gehen, dass bei sehr grossen Nucleolen der Hof gänzlich verschwindet. Man kann in diesen Fällen deutlich beobachten, dass die Kerngerüstfäden direkt an die Nucleolen ansetzen.

Zeigen die Nucleolen bei der Einwirkung von niederen Temperaturen eine Grössen- und Massenzunahme, so werden sie andererseits durch Wärmeeinwirkung immer an Masse, vielfach auch an Grösse beträchtlich reduziert.

Bis zu einer Wärme von etwa 45° C. besteht die Substanzverringering der Nucleolen in einem langsamen, von innen aus fortschreitenden Hohlwerden derselben. Schon nach zweistündiger Einwirkung einer Temperatur von ca. 38° C. kann man beobachten, dass der Nucleolus in den sich zur Teilung anschickenden Kernen von kleinen Höhlen durchsetzt wird. Nach fünfstündiger Einwirkung dieser Temperatur zeigen auch die Nucleolen der ruhenden Kerne eine beträchtliche Aushöhlung und Durchlöcherung. Wie eine an der Oberfläche überall durchbrochene hohle Kugel sehen die Nucleolen aus; Hottes hat sie dieser Form halber mit der Gestalt der Clathruspilze verglichen. Sehr deutlich zeigt sich diese Clathrusform in den Nucleolen der Abbildung 14. Der betreffende Spross war zwei Stunden bei 40° C. kultiviert worden.

1) Strasburger, Histol. Beiträge l. c. p. 130.

Werden die Sprosse einer Wärme von 40° C. für fünf Stunden ausgesetzt, einer Temperatur, bei welcher, wie schon angegeben, das Optimum des Kinoplasmas liegt, so geht die Reduktion der Nucleolen noch weiter. Dieselben sind nicht nur hohl, sondern besitzen auch ein rissiges, brüchiges und lappiges Aussehen (Fig. 5).

Durch die Einwirkung von Wärmegraden von circa 45° C. ab werden die Nucleolen rasch von aussen nach innen zu aufgelöst; hierdurch erfolgt auch eine Grössenabnahme derselben (Fig. 6, 7).

Verbunden ist mit dieser Reduktion des Nucleolus die Änderung im Aussehen des Kernnetzes, das sehr dicht und engmaschig wird, wie dies schon früher geschildert wurde. Aber auch der Hof ändert sein Aussehen beträchtlich infolge der raschen Auflösung des Nucleolus, wie dies weiter unten beschrieben werden soll.

Nach kurzer Wärmeeinwirkung erscheinen die Nucleolen öfters etwas vergrössert. Diese scheinbare Vergrösserung beruht aber nur auf einer Quellung derselben und eine hierdurch bedingte, geringere Dichte der Nucleolarsubstanz.

Die Färbung der Nucleolen kann eine sehr verschiedene sein. Zuweilen besitzen dieselben in den Wärmepräparaten eine intensiv rote Farbe; diese rührt, analog wie die rote Farbe der Nucleolen in den Kältepräparaten, von einer Chromatinhülle her, welche die Nucleolen umgiebt. Die Entscheidung ist hier bei der relativ geringen Grösse der Nucleolen ziemlich schwierig, und nur die durchschnittenen Nucleolen lassen eine solche vorhandene Chromatinhülle sicher erkennen. Auffallend ist, dass die Nucleolen öfters eine blaue Farbe annehmen; ferner kommen auch Fälle vor, wo blaue und rote Nucleolen nebeneinander in denselben Sprossen sich vorfinden. Vielleicht beruht dies eigentümliche Verhalten der Nucleolen auf besonderen physiologischen Zuständen der einzelnen Zellen. Die letzteren können ja sehr verschieden auf die einzelnen Temperatureinflüsse reagieren, wie wir das schon bei der

Besprechung der Absterbeerscheinungen hervorgehoben haben.

Beim normalen Weiterkultivieren der Sprosse, die verschiedenen Wärmegraden ausgesetzt waren, erscheinen auch die reduzierten Nucleolen nach einigen Stunden wieder in ihrer früheren Gestalt und Grösse. Die durchbrochenen Nucleolen gehen zunächst zusammen, die Clathrusform verliert sich, sie werden dichter, daher auch vielfach kleiner, wachsen aber bald wieder zu ihrer normalen Grösse heran.

Bei Wärmegraden bis zu 42° C. verhält sich der Hof ziemlich normal; hervorzuheben ist nur, dass von etwa 40° C. ab, und zwar bei höheren Temperaturen immer häufiger, derselbe vielfach aus den Kernen verschwindet. Besonders oft ist dies in den Kernen des Vegetationskegels der Fall. Auch muss die betreffende Temperatur über eine halbe Stunde eingewirkt haben. Bei circa 42° C. zieht sich der Hof oft unter die Kernwand, und auch der Nucleolus nimmt dann meistens eine Lage in der Nähe der Kernwand ein. Bei höherer Wärme, von circa 45° C. ab, lösen sich, wie wir sahen, die Nucleolen rasch von aussen auf, der Auflösungs-saft derselben fliesst in den Hof; dieser wird vergrössert, er zieht sich unter die Kernwand oder er treibt einen Fortsatz nach dieser hin. Hierauf stülpt er dieselbe an einer Stelle, oder seltener an mehreren, blasenförmig vor (Fig. 6). Diese Blasen können beträchtliche Grössen erreichen und der Kernform ein sehr unregelmässiges Aussehen verleihen.

Bei einer Temperatur von circa 50° C. schwindet der Hof in den meisten Fällen gänzlich aus den Kernen. Auch hier kann man dann beobachten, dass die Kerngerüstfäden direkt am Nucleolus ansetzen, wodurch die Kerne, vereint mit dem äusserst dichten Reticulum und dem sich tief färbenden Kernsaft, ein nahezu homogenes Aussehen erhalten. Erfolgt die Auflösung der Nucleolen langsam von innen her, so wird der Auflösungs-saft der Nucleolen verbraucht, es finden sich demgemäss auch keine Blasen an den Kernen vor.

Kerndurchpressungen.

Eine interessante Reaktion der Versuchssprosse gegenüber Temperatureinflüssen bilden die vielfach in ihnen auftretenden Kerndurchpressungen. Miede¹⁾, der diese Erscheinung zuerst beschrieben hat, nannte dieselbe Kernwanderung. Die Bezeichnung Kerndurchpressung ist wohl vorzuziehen, da es sich bei diesem Phänomen um eine gewaltsame Verlegung von Zellkernen handelt, um ein Durchpressen ganzer Kerne oder Teile derselben in benachbarte Zellen.

Gehen wir zunächst auf die Frage der Entstehung derselben über. Diese ist wohl immer auf eine Art Wundreiz zurückzuführen, der durch das Zerreißen von Plasmaverbindungen — die neuerdings von Strasburger²⁾ Plasmodesmen benannt worden sind — zwischen den einzelnen Zellen zu stande kommt. Zugleich wird wahrscheinlich der Turgor in den verletzten Zellen vermindert, und die Nachbarzellen pressen dann ihren Zellkern ganz oder teilweise durch die in den Zellmembranen befindlichen Poren der zerrissenen und eingezogenen Plasmodesmen in die geschädigten Zellen hinein³⁾. Was bedingt aber die Zerreißen der Plasmodesmen? Hier kommen zunächst mechanische Verletzungen der Sprosse in Betracht, wie sie z. B. beim Abschneiden derselben, beim Wegnehmen der jüngsten Blättchen etc., erfolgen.

In der Nähe dieser Wundstellen finden sich sehr oft Kerndurchpressungen vor, und zwar gehen dieselben, wie dies auch Miede schon angegeben hatte, meistens in der Richtung auf den verletzenden Eingriff zu⁴⁾. Zerreißen

1) H. Miede, Über Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes. Flora. Bd. 88, 1901, p. 105 ff.

2) E. Strasburger, Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Pringsheim, Jahrbücher für wissenschaft. Botanik 1901, Bd. XXXVI, Heft 3, p. 503.

3) Vergl. Strasburger, Plasmaverbindungen l. c. p. 562 und Miede, l. c. p. 119 u. 125.

4) Miede, l. c. p. 117.

und Verletzungen treten in den Sprossen auch durch Einwirkung von niederen Temperaturen und die damit häufig verbundene innerliche Eisbildung auf. Wie schon früher angegeben wurde, finden die innerlichen Zerreißungen vielfach in der Längsrichtung der Sprosse, den Procambiumzellen entlang statt, und hier lassen sich denn auch oft viele Kerndurchpressungen feststellen. Die Richtung derselben ist unbestimmt, geht aber, soweit dies zu erkennen ist, immer auf die eingetretenen Verletzungen zu.

Beim Einwirken einer Kälte von -5° C. für 2 Stunden, einer Temperatur, die kurz vor dem Absterben der Kerne liegt, finden sich in den Sprossen besonders zahlreiche Kerndurchpressungen in allen möglichen Richtungen vor. Die Kerne besitzen auch oft lang ausgezogene Spitzen in Ein- oder Mehrzahl. Diese Spitzen durchbrechen vielfach die Zellwände und ragen weit in das Lumen benachbarter Zellen hinein. Eine solche Kerndurchpressung stellt Fig. 36 dar.

Auch in den Wärmepräparaten finden sich zuweilen in der Nähe der Procambiumzellen Gewebezerrissungen und bei diesen Kerndurchpressungen in sehr verschiedenen Richtungen vor. Dies ist z. B. der Fall in solchen Sprossen, die bei Temperaturen von 45 bis 50° C. einige Stunden kultiviert worden sind.

Ähnliche Trennungen der Zellschichten erfolgen oftmals in den Sprossen bei den Abschreckungsversuchen. Als Versuchsbeispiele seien hier genannt die Einwirkung einer Temperatur von 0° C. für 10 Minuten, sowie die Abschreckung von Sprossen, die eine Stunde lang bei 0° C. kultiviert worden waren, durch eine plötzliche Übertragung in Luft von 52° C. für 10 Minuten.

Eine Bevorzugung in der Richtung der Kerndurchpressungen ist hier festzustellen. In der Mehrzahl der Fälle gehen dieselben nämlich horizontal, also durch die Längswände in die Nebenzellen, meist wiederum auf die Gewebezerrissungen zu. Doch können die Durchpressungen auch in allen anderen Richtungen erfolgen.

Es ist möglich, dass in den Sprossen, die Wärme- einwirkungen oder wechselnden Temperaturen ausgesetzt waren, ein gleitendes Wachstum des Pleroms gegen das Periblem, also eine Verschiebung der inneren Gewebe- complexe gegen die äusseren stattfand, hierdurch Zellver- bindungen zerrissen und die Kerndurchpressungen er- folgten.

Was im allgemeinen die Häufigkeit der letzteren an- betrifft, so finden sich dieselben öfters in den Sprossen, die niederen Temperaturen, als in denen, die höheren Tem- peraturen ausgesetzt waren; am zahlreichsten treten sie in den Abschreckungsversuchen auf. Das Aussehen der Kerndurchpressungen ist ein ganz ähnliches, wie es Miebe für dieselbe Erscheinung in den Blättern von *Allium nu- tans* beschreibt ¹⁾.

Von eben angedeuteten Fortsätzen an den Kernen bis zum völligen Durchtritt derselben finden sich alle Sta- dien im Sprosse von *Vicia* vertreten. Die Kerne können sich den Zellwänden nähern und dann ganz oder teilweise durchgepresst werden, oder aber sie bleiben in den Zellen an Ort und Stelle liegen, und nur ein Fortsatz oder mehrere derselben werden in benachbarte Zellen hinein- getrieben. Sind die ganzen Kerne durchgepresst worden, so findet man die Kernsubstanz als rote, homogene, des- organisierte Masse an der Wand der Nachbarzelle liegen (in Fig. 37 die beiden oberen Kerne). Ist etwa nur die Hälfte eines Kernes der Durchpressung verfallen, so be- sitzen meist beide Hälften, auch die zurückgebliebene, das gleiche homogene Aussehen, und beide Teile färben sich dann auch charakteristisch rot (Fig. 35). Der zu- rückgebliebene Teil kann aber seine normale Struktur und Färbung auch beibehalten.

Vielfach liessen sich Verbindungen der durchge- pressten Teile mit den zurückgebliebenen durch die Zell- wand hindurch in Ein- oder Mehrzahl feststellen (Fig. 35).

1) l. c. p. 115.

Es gelang bei Anwendung von sehr starken Vergrößerungen direkt nachzuweisen, dass die Kernsubstanz durch die Poren der zerrissenen und eingezogenen Plasmodemesmen hindurchgepresst wird: ein sehr feiner Regen von Kernsubstanz konnte zuweilen innerhalb der Zellwände deutlich gesehen werden¹⁾ (Fig. 36). Hatte ein Kern nur einen Fortsatz in eine andere Zelle getrieben, wobei er selbst sich der Zellwand genähert haben konnte oder an seiner Stelle liegen blieb, so ist dieser Fortsatz an seinem Ende und an dem durchgepressten, kugelig angeschwollenen Köpfchen rot gefärbt, während der zurückgebliebene grössere Teil des Kernes sein normales Aussehen und seine normale Färbung bewahrt hat (Fig. 8). Zuweilen finden sich auch Kerne vor, an denen nur ein Teil des Kernrandes rot gefärbt und verdichtet aussieht, während im übrigen an den Kernen nichts Anormales zu beobachten ist. Einigemal trat mir auch der Fall entgegen, dass ein Kernfortsatz durch eine Zelle hindurch bis in die zweitfolgende hineingepresst wurde, wie dies Fig. 37 zeigt.

Was das Schicksal des Nucleolus anbetrifft, so ist von demselben in den ganz oder teilweise durchgepressten, homogen aussehenden Kernen meist nichts mehr zu sehen; nur zuweilen glaubt man ihn auch dann noch, wenn auch undeutlich, in der roten Masse erkennen zu können. Sind Teile der Kerne nicht durchgepresst worden, so bleibt auch der Nucleolus gewöhnlich zurück und behält dann sein normales Aussehen meist völlig bei.

Schon Mische hatte beobachtet, dass die Kerndurchpressungen durchaus keine Regelmässigkeit in ihrem Auftreten zeigen, dass sie öfters in ziemlich grosser Zahl sich vorfinden, dann wieder fehlen, um endlich ganz isoliert, nicht einmal in der unmittelbaren Nachbarschaft, sich wieder einzustellen²⁾. Dies trifft auch für den Spross von *Vicia Faba* zu, sowohl für die Kerndurchpressungen, welche

1) Vergl. Strasburger, Plasmaverbindungen l. c. p. 553.

2) l. c. p. 119.

durch mechanische Verletzungen, als auch für diejenigen, welche durch Temperatureinwirkung veranlasst werden.

Der Ansicht Mieh e s¹⁾, dass die rote Färbung der durchgepressten und der verdichteten Kernteile ein Beweis für die Richtigkeit der Fischerschen physikalischen Färbungstheorie sei, schliesse ich mich ebenfalls an.

Zusammenfassung der Ergebnisse und Schlussfolgerungen aus denselben.

Trophoplasma und Kinoplasma bilden die sowohl physiologisch als morphologisch verschiedenen Bestandteile des Cytoplasmas. Das ist durch den experimentellen Teil der vorliegenden Arbeit überall bestätigt worden. Zeigen doch die Kardinalpunkte der beiden Bestandteile des Cytoplasmas eine grosse Verschiedenheit. Während für den Spross von *Vicia Faba* das Minimum des Kinoplasmas bei circa -4° C. liegt, befindet sich das Minimum des Trophoplasmas bei etwa -6° C., hat das Kinoplasma ein Maximum von circa 43° C., so steigt das Maximum des Trophoplasmas auf circa 52° C. Und während als Optimum des Kinoplasmas die Wärme von circa 40° C. gelten muss, kann das Optimum des Trophoplasmas auf keinen Fall bei dieser Temperatur zu suchen sein; denn eine bedeutende Reduktion, eine starke Abnahme desselben ist hier festzustellen. Das Optimum des Trophoplasmas, das sich durch die angewandten Untersuchungsmethoden nicht bestimmen liess, mag sich wohl bei etwa 30° C befinden.

Vorstehende Temperaturangaben unterscheiden sich etwas von den Kälte- und Wärmegraden, die Hottes als Kardinalpunkte des Trophoplasmas und des Kinoplasmas für die Wurzelspitze von *Vicia Faba* fand. Von diesen liegen die Minima um einige Grade höher, die Optima und Maxima um einige Grade niedriger, wie die entsprechenden, vorher bezeichneten Kardinalpunkte der Sprossspitze. Diese Unterschiede sind zum Teil begründet in

1) l c. p. 121.

der Verschiedenheit der allgemeinen Empfindlichkeit von Wurzel und Spross; ein Vergleich der Eingangspunkte beider zeigt dies am deutlichsten. Der Spross stirbt durch Kälte bei etwa -6°C. ab, die Wurzel bei -2°C. , durch Wärme geht der Spross bei circa 52°C. , die Wurzel bei 42°C. ein. Allerdings muss hier bemerkt werden, dass diese Angaben von Versuchen mit Pflanzen herrühren, die in ganz verschiedenen Medien kultiviert worden sind, die Wurzel in Wasser, der Spross in Luft. Und wie wir schon früher sahen, vermag die Luft bei weitem nicht soviel Wärme zu entziehen oder zuzuführen, wie dies Wasser von der gleichen Temperatur in derselben Zeit vermag. Die Erhöhung der einzelnen Luft-Kardinalpunkte des Sprosses gegenüber den Wasser-Kardinalpunkten der Wurzel mag wohl zum grossen Teil auch auf diesen Umstand zurückgeführt werden müssen. Da Tropho- und Kinoplasma Bestandteile des Cytoplasmas mit verschiedenen Eigenschaften und Kardinalpunkten sind, so geht daraus hervor, dass die Spindeln etc. nicht aus gestreckten oder sonstwie umgeänderten Elementen des Trophoplasmas aufgebaut sein können. Die Ansichten von Bütschli, Rhumbler, von Erlanger und anderen Forschern, welche diese Auffassung vertreten, sind demnach als nicht zutreffend zu bezeichnen ¹⁾.

Schon Drüner ²⁾ hatte darauf hingewiesen, dass der Spindel nicht nur eine Zugwirkung, sondern auch eine Fähigkeit stehend die Chromosomen zu befördern, zukommen müsse. Deutlich zeigen dies Bilder wie Fig. 26, 29, 31. Wie wäre es sonst auch möglich, dass die Spindeln die Chromosomen, bzw. die Chromatinklumpen mit solcher Gewalt in die Ecken der Zellen hineindrücken, dort zusammenpressen oder umbiegen, wie dies durch Fig. 29

1) Vergl. auch für das Folgende in betreff der Natur der Spindelfasern die Zusammenstellung in V. Häcker, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899, p. 73 ff.

2) L. Drüner, Zur Morphologie der Centralspindel. Jena Zeitschrift Bd. 28, 1894.

dargestellt ist? Zugleich zeigen diese Bilder, dass die Spindelfasern wirkliche Fasern, nicht künstliche Fällungsprodukte¹⁾ sind. Denn nur Fasern von grosser Stärke können solche Wirkungen hervorbringen, wie die eben geschilderten. Während auch künstliche Fällungsprodukte nur an den Enden sich verlängern können, wachsen diese echten Spindelfasern in der Mitte. In Fig. 26 ist die Spindel mit beiden Enden an die Chromatinballen befestigt; trotzdem zeigt sie ein beträchtliches Längenwachstum und drückt infolgedessen die Chromatinballen in das Innere der Zelle hinein; dieses Wachstum kann aber nur in der Mitte der Spindel eingetreten sein.

Dass die Spindelfasern nicht etwa nur Kraftlinien oder Leitungsbahnen für die Bewegung der Chromosomen sind, bedarf nach dem vorher Gesagten keiner weiteren Ausführung.

Das Verhalten der Nucleolen bei den verschiedenen Kälte- und Wärmegraden ist ein klarer Beweis dafür, dass der Nucleolus einen Reservekörper, hauptsächlich kinoplasmatischer Struktur, darstellt. Bei hohen Temperaturen, in denen die kinoplasmatischen Strukturen eine bedeutende Steigerung in ihrer Ausbildung erfahren, nimmt der kinoplasmatische Reservekörper immer mehr an Masse ab, bei niederen Temperaturen, welche die Ausbildung der kinoplasmatischen Strukturen hemmen, vergrössert dementsprechend der Nucleolus bedeutend seine Masse²⁾.

Ein ähnliches Verhalten zeigen die chromatischen Bestandteile der Zellen. Da Kältegrade das Wachstum und den Stoffwechsel in den Zellen herabsetzen, sind die Chromatinsubstanzen nur gering ausgebildet; Wärmegrade, welche ein intensives Wachstum und einen gesteigerten Stoffwechsel bedingen, fördern auch bedeutend die Grösse und Masse der chromatischen Elemente der Zellen.

1) Vergl. A. Fischer, Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899, p. 218 ff.

2) Vergl. Strasburger, Histol. Beiträge. I. c. p. 124 ff.

Von grossem Wert sind die experimentell erhaltenen Resultate für die Amitosenfrage. Wie wir sahen, kommen in den durch Temperaturen beeinflussten Sprossen manche amitosenähnliche Gebilde vor. Namentlich drei Arten der sogenannten Pseudoamitosen sind hier hervorzuheben. Unter den unregelmässigen Kernformen, welche die Einwirkung von Kälte wie auch von Wärme in den Sprossen hervorruft, befinden sich ziemlich häufig so gestaltete, dass sich bei einer Anzahl von Kernen Übergänge von leichten Einschnürungen bis zur völligen Durchschnürung der Kerne feststellen lassen (Fig. 18—21). Die Formen ferner, welche die Kerne vor ihrem Eingehen annehmen, sind vielfach Amitosen täuschend ähnlich. Auch hier finden sich alle Art Einschnürungen und Durchschnürungen (Fig. 22—25).

Die eben geschilderten Pseudoamitosen beruhen auf der anormalen Gestaltung einzelner Kerne. Noch interessanter sind die Pseudoamitosen, die, wie Häcker¹⁾ sagt, „würde ihre Vorgeschichte nicht bekannt sein, sicherlich als amitotische Bilder, als Kerndurchschnürungen besonderer Art zu betrachten wären“. Sie beruhen auf der mehr oder weniger grossen Verbindung zweier Kerne durch ein Seiten- oder Mittelstück von wechselnder Gestalt (Fig. 15, 16). Die Bildungsweise wurde schon früher eingehend klargelegt.

Ihren Ursprung könnte eine solche Pseudoamitose aus einem Riesenkern nehmen, da sich solche vielfach mit ihnen zusammen in denselben Sprossen beobachten lassen (Fig. 14). Doch der Riesenkern hat seine eigene Geschichte, er entsteht auf eine Weise, die mit Amitosen nichts zu thun hat.

Wiederum als Ende solcher Pseudoamitosen könnten die zweikernigen Zellen angesehen werden, welche sich oft in den Sprossen nach Temperatureinflüssen vorfinden Fig. 17. Dass aber die Entstehung dieser eine ganz

1) Häcker, Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge, l. c. p. 16.

andere ist, dass sie gebildet werden durch eine anormale Mitose, bei der die Wandbildung unterlassen wurde, ist auch schon früher gezeigt worden.

So wäre denn damit wohl nachgewiesen, dass amitotische Kernteilungen in den entwicklungsfähigen Zellen der normalen Sprossspitze von *Vicia Faba* nicht vorkommen, und dass die amitosenähnlichen Kernteilungen in den Sprossspitzen, die Temperatureinflüssen ausgesetzt waren, keine wirklichen Amitosen, sondern Pseudoamitosen darstellen.

Figuren-Erklärung.

Vergrößerung: Leitz, Objektiv $\frac{1}{16}$, Okular III.

Die Figuren sind mit der Abbé'schen Kamera gezeichnet.

- Fig. 1. Normaler, ruhender Kern aus dem Periblem.
- Fig. 2. Ruhender Kern aus dem Periblem. Spross war zwei Tage Temperaturen unter 0°C . ausgesetzt. Bedeutende Vergrößerung des Nucleolus.
- Fig. 3. Ruhender Kern aus dem Periblem. Spross war acht Tage Temperaturen um 0°C . ausgesetzt. Vergrößerung des Nucleolus. Pseudonucleolen.
- Fig. 4. Ruhender Kern aus dem Plerom. Spross war zwei Stunden einer Temperatur von -5°C . ausgesetzt. Amöboide Kernform.
- Fig. 5. Ruhender Kern aus dem Periblem. Spross war 5 Stunden einer Temperatur von 40°C . ausgesetzt. Das Kernnetz wird dichter, Nucleolus sehr reduziert. Pseudonucleolen.
- Fig. 6. Ruhender Kern aus dem Periblem. Spross war zwei Stunden einer Temperatur von 45°C . ausgesetzt. Dichtes Kernnetz. Reduzierter Nucleolus. Blasenbildung.
- Fig. 7. Ruhender Kern aus dem Periblem. Spross war zwei Stunden 50°C . ausgesetzt. Sehr dichtes Kernnetz. Verkleinerter Nucleolus.
- Fig. 8. Ruhender Kern aus dem Plerom. Spross war zwei Stunden einer Temperatur von -5°C . ausgesetzt. Amöboide Kernform, verbunden mit teilweiser Kerndurchpressung.
- Fig. 9. Kernteilung aus dem Vegetationskegel. Spross war 40°C . eine Stunde lang ausgesetzt. Einseitige Chromatinverbindung.
- Fig. 10. Pseudoamitose aus dem Vegetationskegel. Spross war zwei Stunden 40°C . ausgesetzt, dann fünf Stunden normal weiter kultiviert. Zwei Tochterknäuel durch ein Seitenstück verbunden.
- Fig. 11. Kernteilung aus dem Vegetationskegel. Spross war eine Stunde 40°C . ausgesetzt. Chromatinverbindungen zwischen den Tochterknäueln.
- Fig. 12. Kernteilung aus dem Vegetationskegel. Spross war eine halbe Stunde 40°C . ausgesetzt. Doppelseitige Chromatinverbindung.

- Fig. 13. Pseudoamitose aus dem Vegetationskegel. Spross war zwei Stunden 40°C . ausgesetzt, dann 5 Stunden normal weiter kultiviert. Zwei dichte Knäuel durch ein Mittelstück verbunden.
- Fig. 14. Ruhende Kerne aus dem Vegetationskegel. Spross war für zwei Stunden 40°C . ausgesetzt. Ein normal grosser Kern und ein Riesenkern. Clathrusform der Nucleolen. Pseudonucleolen.
- Fig. 15. Pseudoamitose aus dem Vegetationskegel. Spross war zwei Stunden lang 40°C . ausgesetzt, dann 30 Stunden normal weiter kultiviert. Zwei ruhende Kerne durch ein Seitenstück mit einander verbunden.
- Fig. 16. Pseudoamitose aus dem Vegetationskegel. Spross war zwei Tage Temperaturen um 0°C . ausgesetzt. Zwei ruhende Kerne durch ein Mittelstück mit einander verbunden.
- Fig. 17. Zweikernige Zelle aus dem Vegetationskegel. Spross war eine halbe Stunde 40°C . ausgesetzt, dann 24 Stunden normal weiter gewachsen.
- Fig. 18, 19, 20, 21. Kerne aus dem Vegetationskegel. Sprosse, die acht Tage lang bei Temperaturen um 0°C . gewesen waren. Einseitige und doppelseitige Einschnürung, Durchschnürung der Kerne.
- Fig. 22, 23, 24, 25. Abgestorbene, verdichtete Kerne aus dem Vegetationskegel. Sprosse waren zwei Stunden -6°C . ausgesetzt. Die Kerne nehmen beim Absterben die mannigfachsten Gestalten an.
- Fig. 26. Kernteilung aus dem Periblem. Spross war eine Stunde 40°C . ausgesetzt. Stark gebogene Spindel.
- Fig. 27. Kernteilung aus dem Plerom. Spross war eine halbe Stunde 40°C . ausgesetzt. Gebogene Spindel, Verklumpung der Chromosomen.
- Fig. 28. Kernteilung aus dem Plerom. Spross war 10 Minuten 45°C . ausgesetzt. Beträchtlich gewachsene und gebogene Spindel. Chromosomen mit einander verklumpt.
- Fig. 29. Kernteilung aus dem Plerom. Spross war eine Stunde 40°C . dann 15 Minuten -4°C . ausgesetzt. Chromatinknäuel durch die Spindel an den Zellwänden entlang geschoben und umgebogen. Spindel durch die nachfolgende Kälte zerstört.
- Fig. 30. Kernteilung aus dem Plerom. Spross war eine halbe Stunde 42°C . ausgesetzt. Chromosomen an der Spindel zu einer Masse verschmolzen.

- Fig. 31. Kernteilung aus dem Plerom. Spross war eine halbe Stunde 40°C ., dann 15 Minuten -4°C . ausgesetzt. Gebogene Spindel, welche durch die nachfolgende Kälte zerstört wurde.
- Fig. 32. Kernteilung aus dem Plerom. Spross war 10 Minuten 42°C . ausgesetzt. Einzelne Chromosomen sind nicht erfasst worden und werden erst nachträglich zu den Spindelpolen befördert.
- Fig. 33. Kernteilung aus dem Plerom. Spross war 10 Minuten 42°C . ausgesetzt, dann 5 Stunden normal weiter kultiviert. An dem einen Pole haben sich zwei Tochterknäuel gebildet.
- Fig. 34. Zweikernige Zelle aus dem Plerom. Spross war zwei Tage bei Temperaturen um 0°C . gewachsen. Aus einzelnen zurückgebliebenen Chromosomen, die nachträglich an einen der Spindelpole gezogen wurden, hat sich ein kleiner Kern neben dem Tochterkern gebildet.
- Fig. 35. Teilweise Kerndurchpressung aus dem Periblem. Spross war 10 Minuten 0°C . ausgesetzt.
- Fig. 36. Kerndurchpressung aus dem Plerom. Spross war zwei Stunden -5°C . ausgesetzt.
- Fig. 37. Kerndurchpressung aus dem Periblem. Spross war zwei Stunden -2°C . ausgesetzt. Ein Kern teilweise durch eine Zelle in die zweitfolgende gepresst, zwei Kerne gänzlich durchgepresst.

