

Zytologische Untersuchungen an *Sphacelaria fusca* Ag. Ein Beitrag zur Entwicklungsphysiologie der Zelle.

Von

Walter Zimmermann.

Mit 7 Abb. und 1 Kurve im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Ziel und Methoden	114
II. Zellbau und Zellteilung bei ungestörter Entwicklung	117
1. Beobachtungen und Experimente an der lebenden Zelle	117
A. Scheitelzelle	117
B. Segmentzelle	118
a) Zellbau vor der Kernteilung und Plasmaveränderungen während der Kernwanderung	118
b) Kern- und Zellteilung	124
c) Veränderungen des Zellbaus bei experimentellem Eingriff.	127
2. Beobachtungen an fixiertem Material.	134
a) Methoden	134
b) Fucosanblasen	134
c) Plasmastrukturen	135
d) Kernteilung	137
3. Zusammenfassende Betrachtung über den Bau der Plasmastrahlung, sowie Ergebnisse an anderen Organismen	138
III. Die Zelle während der Restitution	149
1. Ältere Restitutionsversuche und -beobachtungen	149
2. Zellpolarität und Restitution	150
3. Restitutionsmethoden	151
4. Restitutionsversuche an der Scheitelzelle	151
5. Restitutionsversuche an Sproßzellen im Zellverband (Scheitelzellbildung)	152
a) Restitutionsvorgang im ungeteilten Ganzsegment	152
b) Restitutionsvorgang im ungeteilten apikalen Halbsegment	155
c) Restitutionsvorgang im längsgeteilten apikalen Halbsegment	156
d) Restitution des basalen Halbsegments	158

6. Restitution selbständiger Zellen und kleiner Gewebsteile	159
7. Basale Restitution	161
8. Zusammenfassende Betrachtung über die Restitution	162
IV. Versuche über Polaritätsumkehr	165
V. Zusammenfassung	170
VI. Literatur	172

I. Ziel und Methoden.

In den Sommermonaten 1920/22 unterzog ich *Sphacelaria fusca* Ag. auf Helgoland¹ einer eingehenden experimentell-entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung. Das Ziel war die Lösung einer Reihe von Fragen über die Beziehungen zwischen Zellbau und Zellgeschehen. Vor allem drängte die auffällige Zentriolstrahlung die Frage nach ihrem Aufbau und nach ihrer Bedeutung während der Zellteilung und während des Zellwachstums auf.

Die früheren Untersuchungen über die Strahlung der Sphacelariaceen spiegeln die Grundzüge des Werdegangs zytologischer Forschung deutlich wieder. Schon Naegeli (1844) und Strasburger (1880) hatten die Strahlung bei *Stypocaulon scoparium* Kütz. (= *Sphac. scop.*) — vorwiegend nach der lebenden Alge — abgebildet und kurz beschrieben. Naegeli nannte sie strahlenförmig auf den Kern als Mittelpunkt angeordnete Schleimfäden. Strasburgers Darstellung ist nicht eindeutig; wahrscheinlich kam aber seine damalige Anschauung der Wirklichkeit bereits ziemlich nahe, nämlich, daß es sich nicht um Fäden, sondern um orientierte Wände des weitmaschigen Kammerwerkes aus Zellplasma handelt (l. c. S. 197 ff.). 1892 beschrieb S. die Strahlung und ihr Eingreifen ins Zellgeschehen am selben Objekt nochmals, diesmal fast ausschließlich nach fixiertem und gefärbtem Material. Ein Fortschritt der neuen Methode war der Nachweis, daß der Strahlungsmittelpunkt nicht der Kern ist, sondern die Stelle, wo am gefärbten Präparat ein Zentriol² sichtbar

¹) Einige ergänzende Untersuchungen an *Sphacelaria* sowie an anderen Pflanzen wurden im Freiburger Botanischen Institut angestellt. Auch an dieser Stelle möchte ich meinen Dank allen denjenigen aussprechen, die mich bei meiner Arbeit unterstützten, insbesondere den Herren von der Biologischen Anstalt Helgoland, sowie Herrn Professor Dr. G. Meyer in Freiburg (Br.) für manche freundlichst erteilte Auskunft in physikalisch-chemischen Fragen. Der naturw.-mathem. Fakultät Freiburg, vor allem Herrn Geheimrat Prof. Dr. Oltmanns, danke ich für die Ermöglichung dieser Arbeit u. a. durch Vermittlung von Reisezuschüssen und Literatur.

²) Strasburger und die älteren Botaniker nannten das entsprechende Gebilde Zentrosom. Ich habe mich der z. B. auch von Fitting (1921) angenommenen Bezeichnungswiese von Meves (1902) angeschlossen, nach der sämtliche derartige Zentralkörper Zentriole genannt werden. Ausschlaggebend war für mich die Überzeugung, daß — mindestens mit den heute angegebenen Unterscheidungsmerkmalen —

wird. Über den Bau der Strahlung sprach sich Strasburger wieder nicht ausdrücklich aus, nur die »Astrosphäre« wurde homogen genannt. Aber S. gründete gerade auf seine Untersuchungen über die Strahlung bei *Stypocaulon scop.* den Begriff des Kinoplasmas, und dies Kinoplasma schilderte er hier und später stets als faserig gebaut. Swingle (1897) und Escoyez (1909) untersuchten die Strahlung von *Stypocaulon* ausschließlich oder fast ausschließlich an Mikrotomschnitten. Escoyez ließ sich überhaupt nur fixiertes Material nach dem Binnenland schicken. Entsprechend dieser Methode und der bereits gefestigten Ansicht vom Faserbau des »Kinoplasmas« sprachen beide Zytologen auch ausdrücklich von Fasern in den Strahlungen, die sich bis in das schaumartige »Trophoplasma«, ja bis zur Hautschicht erstrecken sollen (Swingle, S. 312). Offenbar verstehen aber beide Autoren unter den Strahlungsfasern etwas Verschiedenes. Swingle bezeichnete so — mindestens zum großen Teil — die groben Strukturen, die bereits Strasburger gesehen hatte, und die nach den hier vorliegenden Untersuchungen orientierte gelartige Plasmawände darstellen; Escoyez dagegen beschrieb die gesamten netzartig (schaumartig?) angeordneten Stränge (Wände?) als aus Faserbüscheln bestehend.

Das Verhalten der Strahlung während der Zellteilung und vor allem die Bildung der zweiten Strahlung vor der Kernteilung ist gleichfalls ungeklärt. Die älteren Autoren, die die Alge noch im Leben untersuchten, nahmen Zweiteilung an. Escoyez dagegen behauptete die Neubildung der zweiten Strahlung, und ganz kürzlich hat Georgévitch (1922) angegeben, daß beide Zentralkörper der Strahlungen während der Prophase aus dem zerfallenden Nukleolus neu entstehen. Über die Beziehungen der neuen Zentralkörper zur alten Strahlung schweigt sich Verf. aus¹.

Es stehen also bisher nicht einmal die morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Grundtatsachen der Strahlung bei den Sphacelariaceen fest, und heutzutage hat sich ja auch die Ansicht gefestigt, daß die in der Kinoplasmatheorie gegründeten Ansichten über den Zellteilungsmechanismus verfrühte Spekulationen waren.

Daraus ergeben sich folgende Grundfragen für die vorliegende Arbeit:

1. Welchen morphologischen Bau zeigt die Strahlung?
2. Welche sichtbaren Veränderungen erleidet sie im Verlauf der Zellentwicklung?
3. Wie greift die Strahlung in das Zellgeschehen ein?

Namentlich die letzte Frage kann natürlich nur mit Hilfe des Experiments gelöst werden. Es war ein günstiger Zufall,

im Pflanzenreich zwischen Zentriol und Zentrosom überhaupt nicht konsequent unterschieden werden kann. Vgl. z. B. die Darstellung bei Tischler (1921/22), S. 153, 280ff., wo dieselben Strahlungszentren bei Braunalgen bald Zentrosom und bald Zentriol genannt werden.

¹) Da auch jede Andeutung der Technik und der Einzelbeobachtungen fehlt, muß von einer weiteren Besprechung dieser Arbeit abgesehen werden.

der mir diese für deutsche Gewässer nicht angegebene Alge¹ in die Hand führte; denn *Sphacelaria fusca* vereinigt eine ganze Anzahl von Vorzügen für derartige Experimente an lebenden Zellen:

1. Ist sie als Litoralpflanze¹ gegen Einflüsse der Umwelt verhältnismäßig widerstandsfähig. Z. B. nach vorübergehenden Schwankungen des Salzgehalts, der Belichtung und der Temperatur stellt sich bald wieder ein durchaus normaler Verlauf der gesamten Entwicklungserscheinungen ein. Auch im Binnenland ist sie in flachen Schalen bei Wasserwechsel und einiger Sorgfalt gut zu kultivieren.

2. Sind die oben (S. 114) erwähnten Strahlungen in den auf die Scheitelzelle folgenden Zellen schon im Leben sehr gut erkennbar, namentlich bei geeigneter Vorbehandlung (s. unten).

3. Besitzt unsere Alge eine streng geregelte Aufeinanderfolge der Zellteilungs- und -bildungsvorgänge, die hier — wie ja bei den meisten *Sphacelariaceen* — zu einer streng regelmäßigen Architektonik der ganzen Pflanze führen. Wir können daher stets sagen: ohne unser Eingreifen wäre der zu untersuchende Vorgang in dieser oder jener bestimmten Weise abgelaufen.

Der Schwerpunkt meiner Untersuchungen lag in der Beobachtung normaler und durch experimentelle Eingriffe veranlaßter Vorgänge in lebenden Zellen. Meist diente hierzu der hängende Tropfen, in dem abgeschnittene Algengweiglein bei geeigneten Vorsichtsmaßnahmen, wie regelmäßigem Wasserwechsel, diffuser Beleuchtung usw. tagelang ohne erkennbare Schädigung weiterwuchsen. Die Zellvorgänge ließen sich in der ersten Zelle unmittelbar hinter der Scheitelzelle sowohl an Sprossen² wie an Rhizoiden besonders schön beobachten, vor allem, wenn die Fucosanblasen durch Kultur bei gedämpftem Tageslicht weitgehend vermindert waren. Über speziellere Methoden wird bei den einzelnen Versuchen berichtet (Fixierungen S. 134, Restitutionsmethoden S. 151, Versuche über Polaritätsumkehr und Phototropismus der Rhizoide S. 167).

¹) Über Morphologie und Ökologie von *Sphacelaria fusca* (s. Abb. 1) wird an einer anderen Stelle eingehender berichtet. Eine ausführliche morphologische Schilderung findet sich bei Sauvageau (1900—1904). *S. fusca* steht der *S. cirrhosa* (Roth) Ag., die besonders Magnus (1873) eingehend beschrieben hat, morphologisch nahe. Wegen des allgemeinen Aufbaus der *Sphacelariaceen* vgl. Oltmanns 1922.

²) Als Sprosse werden die aufrechten Fäden im Gegensatz zu den kriechenden negativ phototropen Rhizoiden bezeichnet. Trotz einiger morphologischer Bedenken habe ich die Bezeichnung Sproß wegen der Anschaulichkeit hier beibehalten.

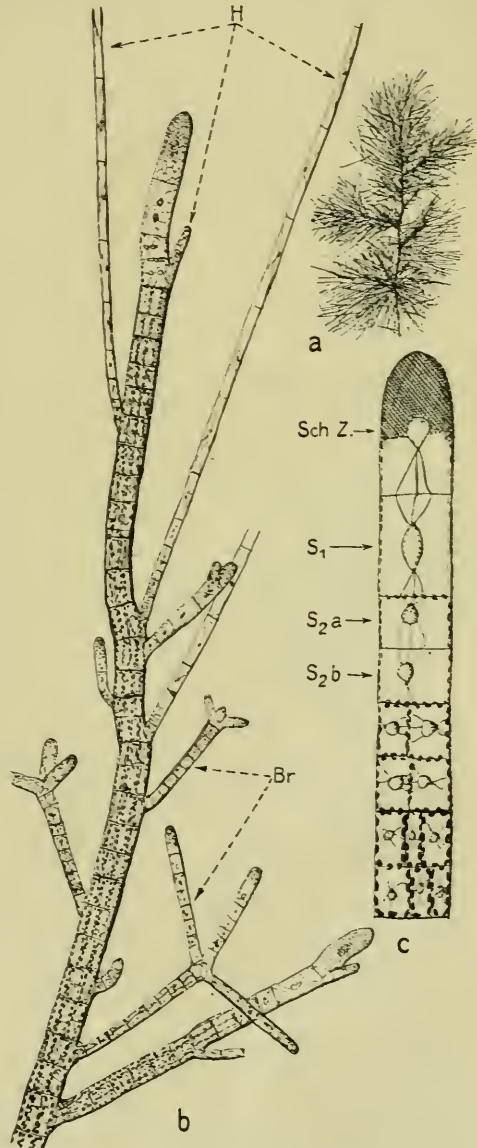
II. Zellbau und Zellteilung bei ungestörter Entwicklung.

1. Beobachtungen und Experimente an der lebenden Zelle.

A. Scheitelzelle.

In den bisherigen Arbeiten über Zellteilungen bei Sphacelariaceen wurde besonders die Scheitelzelle berücksichtigt. Für meine Untersuchungen, bei denen der Lebendbeobachtung eine ausschlaggebende Rolle zufiel, war dieser Weg weniger geeignet, da die Scheitelzelle von *S. fusca* infolge der großen Massen von Fucosanblasen und Chromatophoren ziemlich undurchsichtig ist. Im Innern können wir außerdem nur undeutlich die Umrisse des Kerns erkennen und bemerken, daß von ein oder zwei Kernpolen Strahlungserscheinungen ausgehen, die meist mit der Sproßlängsachse zusammenfallen (Abb. 1 c u. 5 h). Bei scharfer mikroskopischer Beobachtung läßt sich allerdings in verhältnismäßig durchsichtigen S-Zellen feststellen, daß die Strahlenbildung im wesentlichen dadurch zustande kommt, daß die geformten Zellbestandteile — Fucosanblasen und Chromatophoren — sich mit ihren Längsachsen auf die Zentriole einstellen.

Abb. 1. a) Polster von *S. fusca* auf *Rhomomela subfusca*. Vergr. $\frac{3}{2}$ mal. b) Oberer Sproßteil. Vergr. 225 mal. c) Spitze der Sproßachse, schematisiert. H = Haare, Br = Brutknospen, Sch. Z. = Scheitelzelle, S_1 = jüngstes Ganzsegment, S_{2a} = apikales Halbsegment, S_{2b} = basales Halbsegment.



Im allgemeinen gliederte die Scheitelzelle bei den genannten Untersuchungsbedingungen ungefähr alle 12 Stunden eine Segmentzelle ab. Unmittelbar nach der Teilung wird sie durch Fucosanblasen und Chromatophoren von der Spitze bis zur Basis erfüllt. Während die Scheitelzelle nun aber wieder zur Teilungsgröße heranwächst, halten sich die geformten Inhaltsbestandteile vor allem apikalwärts, und es entsteht an der Zellbasis ein fucosanarmer Raum, bei dem sich das Plasma, wie das Strasburger (1880, S. 196) richtig beschrieben hat, auf eine Hautschicht und ein Wandsystem unregelmäßig polygonaler Kammern beschränkt. Der Kern- und Zellteilungsprozeß ist jedoch leider erst in seinen letzten Phasen gut erkennbar, wenn der Kern in die basale Zellhälfte tritt. Die beobachteten Vorgänge stimmen aber soweit mit den entsprechenden Teilungsstadien der Segmentzellen überein, daß auf die dortige Beschreibung verwiesen werden kann (S. 124 ff.).

B. Segmentzelle.

a) Zellbau vor der Kernteilung und Plasmaveränderungen während der Kernwanderung.

Die neuentstehende Segmentzelle beginnt sich dadurch von der Scheitelzelle abzugliedern, daß wenige Minuten, nachdem ihr Kern aus der Masse der Fucosanblasen herausgetreten ist (Abb. 2 a), das Fucosan sich wie hinter einer unsichtbaren Masse zu stauen beginnt; allmählich wird der Grund dieses Aufstauens erkennbar, die neue Querwand, die sich in senkrecht zur Zellachse verlaufenden Plasmalamellen bildet. Wegen Einzelheiten sei auch hier auf die Querwandbildung in der Segmentzelle S. 127 sowie Abb. 3 k—p verwiesen.

Den Hauptinhalt der neuen Segmentzelle macht nun das oben erwähnte Wabensystem aus. Seine einzelnen Vakuolen können deutlich getrennt sichtbar gemacht werden durch Vitalfärbung, vor allem mit Neutralrot. Ihr Inhalt reagiert verschieden, denn neben ziemlich farblosen Vakuolen erhielt ich nach $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ stündiger Einwirkung einer Lösung in Seewasser 1:100000 alle Färbungen von einem trüben Gelbrot bis Rotviolett in den einzelnen Vakuolen. Es waren die gleichen Farbtöne, die sich im Reagenzglas bei Zusatz von schwach basischen bis stark sauren Lösungen zu Neutralrot erzielen ließen. Im allgemeinen färbten sich am stärksten die Vakuolen in Kernnähe, und zwar vorwiegend rotviolett. Die Vakuolen in den Zellecken waren meist ziemlich farblos. Sonst konnte keine regelmäßige Verteilung der einzelnen Farben festgestellt werden.

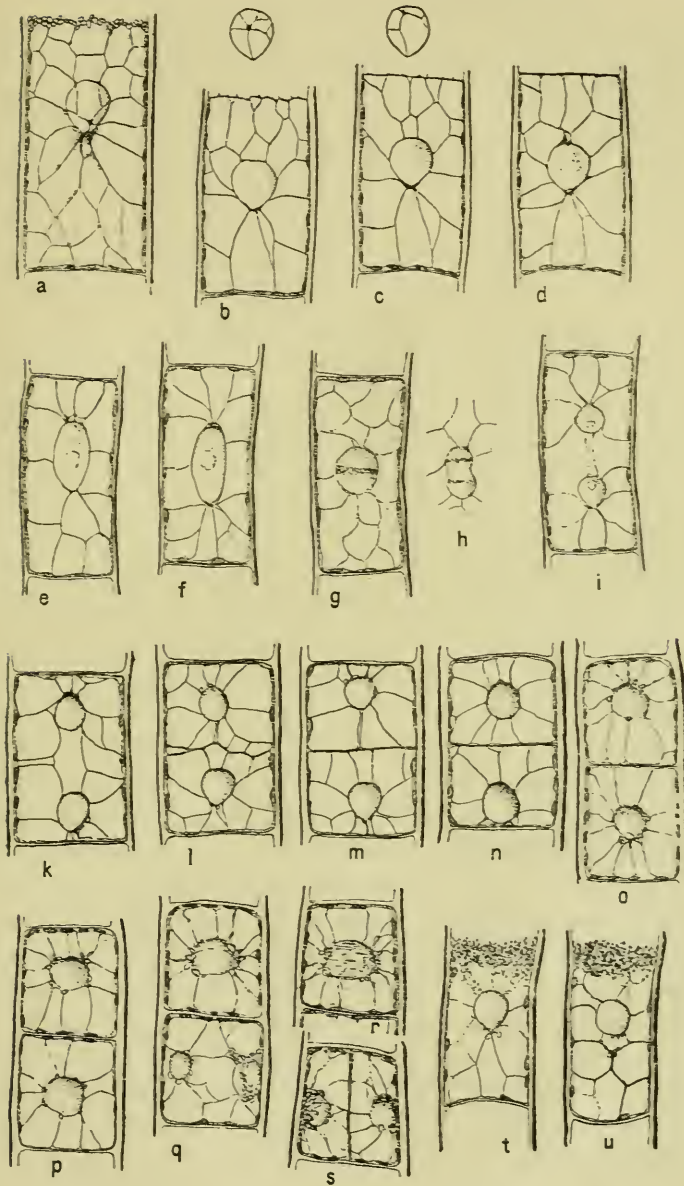


Abb. 2. a) Segmentzelle unmittelbar nach ihrer Bildung. b—d) Segmentzelle mit wanderndem Zentriol: 15, 60 und 75 Minuten nach ihrer Bildung (über b und c Aufsicht des Kerns mit dem zweiten Zentriol). e) Segmentzelle etwa 3 Stunden nach ihrer Bildung 6¹⁵ nachm. f) 7³⁰ nachm. größte Längsdehnung des Kerns. g) 11³² nachm. Metaphase. h) 11³⁶ nachm. Anaphase. i) 11⁴⁷ nachm. Neubildung der Kerne. k—n) Eine Segmentzelle in Querwandbildung 8⁴⁰, 9¹⁰, 9⁴⁰ und 10³⁰ nachm. o—s) Längsteilung der Halbsegmente 4, 5, 6, 7 und 9⁴⁰ nachm. t und u) Segmentzelle vor und 15 Minuten nach Behandlung mit Neutralrot in Seewasser. 1:100000. Vergr. 300mal.

Eine genaue Beobachtung ergibt, daß die Zytoplasmawände in steter Lageveränderung begriffen sind. Meist hat man das Bild eines langsamen Hin- und Herwogens, ohne daß die Gesamtanordnung sich wesentlich ändert. Kleine lokale Vorwölbungen und Verdickungen entstehen und werden wieder ausgeglichen, die Linien bzw. Punkte, in denen die einzelnen Wände zusammenstoßen, pendeln hin und her, und auch die später zu schildernden einheitlich gerichteten Plasmaveränderungen werden stets lokal und vorübergehend durch entgegengesetzte Bewegungen ausgeglichen. Genauere Aufzeichnungen mit dem Zeichenapparat ergaben, daß auch die geformten Inhaltsbestandteile sich keineswegs in Ruhe befinden, sondern sogenannte „Glitschbewegungen“ ausführen. Bei Fucosanblasen des Zellinnern läßt sich besonders gut dies Hin- und Herpendeln verfolgen, bei dem eine solche Blase oft in einem Kreislauf zu ihrem Ausgangspunkt zurückkehrt. Bestimmt gerichtete Wanderungen dieser Inhaltskörper wurden nur in besonderen Fällen beobachtet, wie z. B. im Zusammenhang mit der Kernwanderung und ferner im Falle der Chromatophorenwanderung bei der Scheidewandbildung sowie bei Belichtungswechsel.

Außerdem befinden sich die kleineren Fucosanblasen vielfach in mikroskopisch erkennbarer Brownscher Bewegung. Solche Bewegungen lassen sich aber nie an Einlagerungen in den unten zu schildernden Strahlungswänden feststellen, sondern die stärksten Schwingungsamplituden (bis $\frac{3}{4} \mu$) zeigten sich wandständigen Plasma (namentlich nach Beleuchtung) und in der Nähe des Strahlungszentrums (in der »Astrosphäre«). In etwas schwächerer Bewegung (Amplituden $\leq \frac{1}{2} \mu$) schweben Einlagerungen in den übrigen, nicht zur Strahlung gehörigen Plasmawänden. Diese Angaben resultieren aus der Beobachtung von 42 Fällen, in denen die Lagerung der Fucosanblasen einwandfrei zu erkennen war. Es ist nämlich selbst bei einem zytologisch günstigen Beobachtungsobjekt wie *Sphacelaria fusca* oft durchaus nicht leicht zu entscheiden, ob eine scheinbare Plasmaeinlagerung sich tatsächlich in den Plasmawänden oder im Zellsaft befindet. Oft, namentlich bei den unten S. 128 zu schildernden Versuchen mit Neutralsalzen und Narkotika, vergrößerte sich plötzlich die Schwingungsamplitude bis zu 2μ ;

eine genauere Beobachtung ergab aber in allen Fällen günstiger Erkennbarkeit, daß derart starke Bewegungen nur im Zellsaft stattfinden. Offenbar hatten sich die betreffenden Fucosanblasen infolge der durch die Neutralsalz- usw. Wirkung gesteigerten Br. Bewegung vom Plasma losgerissen und waren in den Zellsaft geraten. Auch bei normaler Beobachtung befanden sich häufig einzelne Fucosankörner im Zellsaft, wohin sie ohne erkennbaren Grund gelangt waren.

Der Zellkern scheint im zytoplasmatischen Kammerwerk derart aufgehängt, daß an seinem spitzen basalen Pol 7—9 Vakuolen unter spitzen Winkeln zusammenstoßen (Abb. 2a, 2b)¹. Hieraus ergibt sich das Bild der Polstrahlung, das immerhin infolge der geringen Anzahl von Vakuolen bei *S. fusca* im allgemeinen deutlich auf die spitzwinklige Anordnung von Plasmawänden zurückgeführt werden kann. Irgendwelche Fasern sowohl innerhalb der Zytoplasmawände wie außerhalb konnte ich in den lebenden Segmentzellen trotz schärfster Beobachtung nicht feststellen. Das Zytoplasma erscheint bis auf die untenerwähnten Fucosanblasen homogen. Dagegen sei an dieser Stelle erwähnt, daß vom Zentriol-Kernpol der ausgewachsenen Haarzellen sowie älterer Rhizoidzellen ein Büschel einzelner Plasmafäden ausstrahlt. Offenbar sind hier die Vakuolen unter Durchbrechung der Plasmawände miteinander in Verbindung getreten, wie auch die einheitliche rotviolette Färbung des Haarzellsafts bei Neutralrot-Vitalfärbung beweist. Das Zentriol¹, das im Strahlungsscheitel an fixiertem Material festgestellt werden kann, ist ein etwa $\frac{1}{2} \mu$ großes rundliches und stärker lichtbrechendes Körperchen. Im Leben konnte ich trotz schärfster Beobachtung geformte Zentralkörper nicht sicher feststellen. Störend wirken vor allem die sich hier häufenden Fucosanblasen, von denen eine sogar oft ein »Zentriol« vortäuscht. Der Astrosphäre (nach Strasburger und Swingle) entspricht eine Plasma-

¹) In den Abb. sind stets nur die Wände eingetragen, die in einer Einstellungsebene sichtbar waren.

²) Wenn im folgenden von Zentriol gesprochen wird, so bedeutet dies nur eine abgekürzte Ausdrucksweise für den Strahlungsmittelpunkt, in dem nach Fixierung ein Zentriol erscheint.

anhäufung, deren geringe Viskosität aus der starken Brownschen Bewegung (vgl. oben) hervorgeht. Die Grenze der Astrosphäre gegen den Kern ist viel undeutlicher als an den übrigen Kernpartien. Man hat den Eindruck, als ob der Kern an den Zentriolpolen »offen« sei, d. h. eine deutliche Kernmembran fehlt hier im Gegensatz zur übrigen Kernoberfläche.

In gleicher Weise liegen auch Fucosanblasen¹ in den meist dünneren Zytoplasmalamellen. Ebenso wie in der Scheitelzelle sind sie in der Nähe des Zentriols auf dieses Strahlungszentrum derart orientiert, daß ihre Längsachsen im großen und ganzen in der Strahlungsrichtung liegen. Im übrigen bevorzugen sie die Eckpunkte der Plasmawände. Diese Lagerung entspricht deutlich den Gesetzen der Grenzflächenspannung.

Die Chromatophoren finden sich auch in der Segmentzelle vor allem im Wandbelag, und zwar ebenfalls vorzugsweise an den Eckpunkten des Plasmagefüges. Im übrigen erscheint das Zytoplasma ziemlich homogen.

Verfolgen wir nun das weitere Schicksal des Kerns und die damit in Verbindung stehenden zytologischen Veränderungen! Langsam rückt der Kern nach der Zellmitte. Es zeigt sich dabei die auffallende Erscheinung, daß die Plasmalamellen, die in seiner Wanderungsrichtung liegen, sich bis aufs Doppelte verdicken. Auch am basalen Zellende verändern die Plasmawände Form und Anordnung. Während ursprünglich hier ein gleichförmiges Schaumgefüge bestanden hat, geht bei Annäherung des Kerns bzw. seines basal gelegenen Zentriols wie ein Erstraffen durch die Plasmawände, indem sich ein Teil von ihnen ziemlich genau auf das Zentriol einstellt. Hierbei gleiten vielfach Plasmawände, die an seitliche Zellwände anstoßen, basalabwärts und verlängern sich demnach (Abb. 3g—i). Wir dürfen daraus wohl schließen, daß dies Erstraffen des Plasmagefüges, das einer Ausdehnung der Strahlung entspricht, nicht auf einen mechanischen Zug vom Zentriol aus zurückzuführen ist.

Meist kann man bei einer eingehenden Beobachtung einer neugebildeten Segmentzelle bereits einen 2. Strahlungsmittelpunkt mit Zentriol in der Nähe des basal gelegenen feststellen. Die Entstehung dieser 2. Zentriolstrahlung konnte allerdings im

¹) Weitere Angaben über Fucosan S. 134.

Leben nicht verfolgt werden, da sie sich wohl schon innerhalb des fucosanreichen Teils der Scheitelzelle abspielt. Daher sei auf den entsprechenden Teilungsvorgang in der Halbsegmentzelle (Abb. 2 n bis q) verwiesen. Während der Kern nun der Zellmitte immer näher kommt, läßt sich unter dem Mikroskop verfolgen, wie das 2. Zentriol an der Kernwand entlang apikalwärts wandert (Abb. 2 b, 2 c). Hierbei werden die Plasmawände der Strahlung entsprechend der fortschreitenden Zentriolbewegung durch andere ersetzt. Sobald eine bisher außerhalb des Zentriolbereichs gelegene Wand mit dem Zentriol in

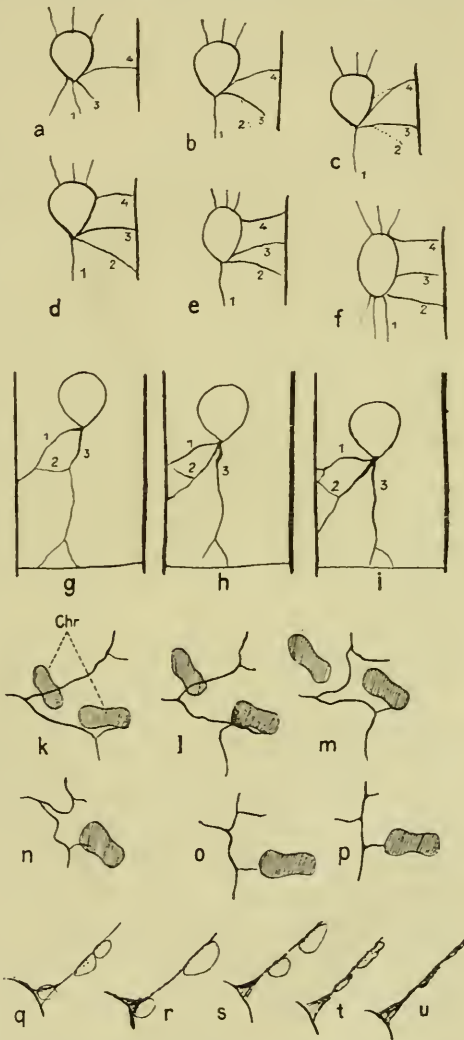


Abb. 3. a—f) Zentralwärts wandernder Kern in 6 Lagen zu den seitlichen Plasmalamellen: a) 6 vorm.; b) 6¹⁸; c) 6³⁰; d) 7¹⁰; e) 7³⁰; f) 8 vorm. 1—4 sind jeweils die gleichen Plasmalamellen, 2 liegt in a) bis c) unterhalb der Bildebene.

g—i) Verhalten der Strahlungswände bei basalwärts wanderndem Kern: g) 1⁴⁰; h) 1⁴⁷; i) 1⁵⁵ nachm. (a—h etwas schemat. vereinfacht.)

k—p) Verschiebung der Plasmalamellen bei der Querwandbildung in Oberflächenansicht: k) 2⁴⁰; l) 2⁵⁴; m) 3⁰⁹; n) 3¹⁵; o) 3²⁵; p) 3³⁰ nachm.

q—u) Fucosanblasen bei Einwirkung von Chromsäure 1%: q) 4³⁰ nachm. Beginn der Chromsäureeinwirkung; r) 4³¹; s) 4^{31 1/2}; t) 4³²; u) 4³⁴ nachm.

Berührung kommt, erstrafft sie deutlich, d. h. die winkligen Knicke, die durch seitlich an sie ansetzende Plasmawände verursacht werden, werden ausgeglichen (Abb. 2 b—d). Die ursprünglich dem Zentriol anhaftenden Wände lösen sich dagegen langsam ab und verlieren ihre straffe Orientierung (Abb. 3 a—f). Auch das Plasma der Strahlung am basalen Zentriol bleibt während der Kernwanderung keineswegs das gleiche. Es läßt sich vielmehr sehr deutlich verfolgen, wie anfänglich von der Seite an das Zentriol grenzende Plasmawände im Verlauf der Kernwanderung am Kern vorbei gleiten und andere an ihre Stelle treten (Abb. 3 a—f). Die alten Strahlungswände haften verhältnismäßig lang am Zentriol und sind meist entgegen der Kernwanderungsrichtung vorgewölbt (Abb. 2 b). Diese Wölbung ist wohl eine hydrostatische Ausgleichsbewegung infolge des durch die Kernwanderung apikalwärts gedrängten Zellsaftes.

Wenn das vordere Zentriol sich dem apikalen Kernpol nähert, so werden die hier angrenzenden Vakuolen durch Erstraffen der radikalen Plasmawände immer spitzwinkliger und immer zahlreicher, so daß schließlich am apikalen Pol eine Strahlungserscheinung vorhanden ist, die sich von der apikalen im allgemeinen nur durch einen etwas größeren Winkel der Vakuolen am Zentriol unterscheidet (Abb. 2 d).

Der Kern war bereits von Anfang an gegen die Zentriole spitz ausgezogen. Wenn nun die Zentriole sich in Polstellung gegenüberstehen, streckt er sich erheblich in die Länge (Abb. 2 e, f), zeigt aber im übrigen vorläufig noch keine Veränderungen. Auch der Binnenkörper ist in der Regel noch gut sichtbar. Der Zellkern ist mittlerweile in der Zellmitte angelangt und pendelt meist etwas darüber hinaus (Abb. 2 f). Dabei wiederholen sich die Wanderungen und Bewegungen der seitlich an ihn ansetzenden Plasmawände in gleicher Weise, wie das S. 122 f. geschildert ist.

b) Kern- und Zellteilung.

Nachdem der Kern ungefähr im Mittelpunkt der Zelle mindestens etwa 2 Stunden¹ ohne nennenswerte Veränderungen

¹) Die Zeiten bei den Abb. sind ungewöhnlich groß. Möglicherweise hat die für das Zeichnen erforderliche intensive Dauerbelichtung von 7 Stunden den Teilungsprozeß verlangsamt.

verharrt hat, kündigt sich das Herannahen seiner Teilung dadurch an, daß seine Längsstreckung durch eine weitgehende Kontraktion (schließlich bis zu 40%) abgelöst wird, während sein Breitendurchmesser entsprechend zunimmt. Gleichzeitig mit diesen Formveränderungen verschwinden die Kernmembran und das Kernkörperchen.

Besonders beachtenswert ist, daß diese Veränderungen des Kerns von Veränderungen des Plasmagefüges begleitet werden. Zunächst erstraffen die seitlich an den Kern ansetzenden Plasmawände, dann geht allmählich die straffe Orientierung der an die Zentriole anstoßenden Plasmawände verloren und man erhält das Bild eines durchaus nicht mehr gerichteten Schaums (Abb. 2g), ähnlich wie bei Zellschädigungen (s. S. 128). Diese letztere Erscheinung ist jedoch erst in der Metaphase, wo auch die Kernverkürzung am deutlichsten ist, voll ausgeprägt. Bei oberflächlicher Betrachtung oder auch bei dichterem Gefüge der Zelle hat man dann den Eindruck, als sei die Strahlung verschwunden. Die außerordentlich gesteigerte Brownsche Bewegung (Schwingungsamplituden bis 1μ an Fucosanblasen) zeigt eine erhebliche Viskositätsabnahme im gesamten Zytoplasma an.

Die Kernkontraktion und den Strahlungsrückgang in der Metaphase hatte schon Swingle a. a. O. richtig beobachtet. Nur deutete er den letzten Vorgang falsch als Einwanderung des Kinoplasmas in den Kern. Über Verkürzung der Spindelachse in der Metaphase finden sich auch sonst einige zerstreute Angaben in der Literatur, ohne daß sie allerdings weitere Berücksichtigung gefunden hätten. Z. B. erwähnt Wisselingh 1921 ein solches Verhalten für *Spirogyra*, ferner deuteten bereits Boveri (1888, S. 685) und Drüner (1895, S. 283) ähnliche Möglichkeiten für *Ascariseier* bzw. Salamander-Hodenzellen an.

Wenn schließlich der Breitendurchmesser des Kerns größer geworden ist als sein Längsdurchmesser und die Kernmembran in ihrer vollen Ausdehnung verschwunden ist, taucht die Äquatorialplatte der Chromosomen als stärker lichtbrechende Linie im optischen Bilde auf. Irgendwelche faserigen Strukturen konnte ich im Kerninnern während der ganzen Teilung nicht beobachten. Wohl erscheint die Kernspindel manchmal auf

den ersten Anblick längsgestreift (vgl. Abb. 2r). In all den Fällen, wo ich aber den Kern klar erkennen konnte, konnte ich mich überzeugen, daß es sich um durchschimmernde Konturen von Zytoplasmawänden handelte, die außerhalb des Kerns und außerhalb der mikroskopischen Bildebene von Pol zu Pol zogen, und die während der Metaphase sich verdickt hatten. Dieser negative Befund schließt natürlich nicht aus, daß durch Lichtbrechungsverhältnisse nicht etwa doch im Kern vorhandene Strukturen unsichtbar gemacht werden (vgl. auch S. 137).

Während der Anaphase zieht sich der Kern bzw. die Kerntasche biskuitförmig zusammen (Abb. 2h). Kurz nachdem die Chromosomen an den Zentriolpolen angelangt sind, bilden sich die verhältnismäßig kleinen neuen Kerne. Das heißt, die Chromosomengruppen werden undeutlich, um sie herum tritt die scharfe Kontur der neuen Kernmembran auf und kleine Nukleolen, die jeweils miteinander verschmelzen, entstehen in jedem Kern. Der zentrale Teil der alten Kerntasche wird allmählich zu einem immer schlanker werdenden Schlauch und geht schließlich in den von Kern zu Kern ziehenden Plasmawänden auf.

Der Kernteilungsverlauf beansprucht etwa folgende Zeiten (Temperatur 17—18°): vom Verschwinden der Kernmembran bis zur Neubildung der Nukleolen: insgesamt 30 Minuten; davon Prophase (zum Sichtbarwerden der Chromosomen): 10 Minuten; Metaphase (bis zur deutlichen Halbierung der Chromosomenplatte): 7 Minuten; Anaphase (bis Ankunft der Chromosomen bei den Zentriolen): 4 Minuten; Telophase: 9 Minuten.

Das Zellplasmagefüge hat vom Ende der Telophase ab wieder eine strahlige Anordnung auf die Zentriole zu genommen, gleichzeitig wandern auch die Tochterkerne zentrifugal auseinander (Abb. 2i). Hierbei sind in gleicher Weise wie bei den früheren Kernwanderungen die sich verkürzenden polaren Plasmawände verdickt und die seitlichen gegen die Zellmitte vorgewölbt (Abb. 2k). Durch dieses Vordrängen der seitlichen Plasmawände kommt es bereits unmittelbar nach der Kernteilung oft zu einer querverlaufenden Anordnung derselben, so daß eine Querwandbildung vorgetäuscht wird. Diese Plasmaquerwand wird aber noch einmal rückgebildet, da sie von den längsverlaufenden Plasmawänden winklig hin und her gezogen

wird. Erst etwa $\frac{1}{2}$ bis 1 Stunde nach der Kernteilung findet dann unter ziemlich lebhaften Plasmabewegungen, die auch die Chromatophoren aus dem Zelläquator herausbefördern, ein allmähliches Geraderichten der äquatorialen Plasmalamellen statt. Abb. 3k—p gibt diesen Vorgang wohl besser als eine lange Beschreibung wieder. Hierdurch, also durch Verschiebung von Plasmavakuolenwänden, wird die Lage der neuen Querwand bestimmt; denn sehr bald sieht man die gerade gerichteten Plasmawände dicker werden und in ihrer Mitte einen feinen Strich auftreten, der die neue Zellquerwand darstellt (Abb. 2m).

Eine bevorzugte Anhäufung von Fucosanblasen an der neuen Querwand, wie das Strasburger 1880, S. 198 beschreibt, fand ich für *Sphacelaria* nicht. Allerdings habe ich vorzugsweise fucosanarme Zellen untersucht. Der Kern ist während der Wandbildung an die — diesem Vorgang abgekehrte — Wand gewandert (Abb. 2n) und kehrt dann allmählich wieder in die Zellmitte zurück. Die Verdickungen der Plasmawände in seiner Wanderungsrichtung sind besonders deutlich.

Die erste Längsteilung schließt sich unmittelbar an die Querteilung an. Sie wird eingeleitet durch die scheinbare Teilung der Zentriolstrahlung, deren Verlauf man im Leben von Anfang an verfolgen kann. Sie beginnt mit der Teilung des Zentriols (Abb. 2n—q). Jedes der beiden Strahlungszentren wandert dann — scheinbar mit seiner Strahlung — dem Kernäquator zu, indem sich die Vakuolenwände dauernd umorientieren. Die Längsteilung ist meist 5 Stunden nach der Querteilung beendet und gleicht im übrigen der letzteren.

c) Veränderungen des Zellbaus bei experimentellem Eingriff.

Zur Ergänzung der bisher geschilderten — vorwiegend morphologischen — Untersuchungen wurde eine Reihe von Versuchen an der lebenden Zelle vorgenommen. Vor allem suchte ich die Beschaffenheit der Strahlung dadurch aufzuklären, daß ich feststellte, welche Eingriffe die Strahlungsanordnung ohne tödliche Schädigung der Zelle aufheben und welche physikalischen Veränderungen sich hierbei im Plasma erkennen lassen.

Plasmolyse.

Plasmolyse in konzentriertem Seewasser¹ bzw. Seewasser und 20⁰/₀ Saccharose rufen keine nennenswerte Änderung der Plasma-

¹) 6 bis 10⁰/₀ Seewasser durch Eindunsten an der Luft bei Zimmertemperatur.

struktur hervor. Bei stärkerer Plasmolyse (10% Seewasser oder mehr) wird allerdings in dem zusammengedrängten Zellinhalt das Bild recht undeutlich. Eine strahlige Anordnung des Plasmas ist aber immer zu erkennen. Plasmolyse mit reinen Mineralsalzen, z. B. KNO_3 und CaCl_2 , bewirken dagegen schon mit verhältnismäßig schwachen hypertonischen Lösungen eine Abrundung der Vakuolenwände und heben so die Strahlung auf¹. Eine ähnliche Abrundung ruft auch rasche Deplasmolyse hervor, wenn man z. B. entweder unbehandelte Algen in verdünntes Seewasser oder solche, die längere Zeit ($\frac{1}{2}$ bis 2 Stunden) in konzentriertem Seewasser waren und deren Plasmolyse zurückgegangen war, in normales Seewasser bringt.

Einwirkung von Mineralsalzen.

Da die Mineralsalze während der Plasmolyse eine spezifische Einwirkung erkennen ließen, untersuchte ich das Verhalten einer Reihe von Chloriden und Sulfaten der Alkalien und Erdalkalien in, dem Meerwasser isotonischen², Lösungen näher. Die Ergebnisse stimmen in qualitativer Hinsicht weitgehend überein. Zuerst quillt in der Regel die Membran (vor allem die mittleren Lagen). Die Spitze der Scheitelzelle zeigt sich verhältnismäßig wenig quellungsfähig. Dann beobachtet man auch im Zellinnern Veränderungen; die Chromatophoren runden sich ab und streben zusammen mit den Fucosanblasen den Schnittlinien bzw. -punkten des Wabensystems zu, soweit sie sich noch nicht an diesen Stellen befanden. Das Plasma nimmt — an der Zellperipherie beginnend — eine ziemlich gleichmäßige »Schaumstruktur«³ an, d. h. die Winkel der Vakuolenwände, die z. B. im Strahlungsgefüge und an einer neu sich bildenden Scheidewand erheblich von 120° abweichen, nähern sich entsprechend den Plateauschen Gesetzen für gewichtslose Schaumlamellen

¹) Abb. 2t und 2u.

²) Konzentrationen errechnet unter Zugrundelegung eines osmotischen Druckes von 26 Atm. für Meerwasser (an der Helgoländer Westseite geschöpftes Kulturwasser).

³) Vgl. Abb. 2t und u. Mikrophotogramme dieses Vorganges sind als Diapositive und Bildkarten im Bildarchiv, Freiburg i. Br., erschienen (Nr. 677—679) und ebenda erhältlich.

immer mehr einem Flächenwinkel von 120° . Falls der Kern auf das Zentriol zu spitzwinklig ausgezogen war, rundet er sich ab. Die Plasmawände verdicken sich erheblich — vielfach um 100%. Allmählich macht sich die weiter unten durch Zentrifugieren nachgewiesene Abnahme der Plasma-Viskosität auch im mikroskopischen Bild dadurch bemerkbar, daß die Plasmawände zwischen zwei Eckpunkten nicht mehr gradlinig, sondern gebogen verlaufen. An dem plastischeren Material können die Größen- und möglicherweise auch Druckdifferenzen zwischen den einzelnen Vakuolen leichter deformierend wirken. Außerdem wird auch die Brownsche Bewegung der Fucosanblasen und dergleichen erheblich gesteigert. Anfangs ist der Vorgang völlig reversibel. Bringt man die Alge in frisches Seewasser zurück, so erholt sie sich in 2—3 Stunden und wächst dann wieder scheinbar normal weiter. Eine längere Einwirkung der genannten Mineralsalze bewirkt Zusammenballung der Chromatophoren, das Plasma wird körnig und die Vakuolen verschmelzen unter Durchbrechung der Plasmawände. Auch zeigt das Aufhören der Brownschen Bewegung eine Zunahme der Plasmaviskosität. In diesem Falle erholt sich die Alge nicht mehr; die Veränderung ist irreversibel geworden.

Zwischen den verwendeten Mineralsalzen macht sich dagegen ein starker quantitativer Unterschied bemerkbar¹, da der Zeitpunkt, in dem die Plasmaveränderungen auftreten, außerordentlich schwankt, und zwar in erster Linie nach den verwendeten Salzen, aber auch nach dem Alter der Zellen und nach der Vorbehandlung (Belichtung beschleunigt z. B. die Reaktion in Analogie mit den Beobachtungen Tröndles beim Rückgang der Plasmolyse infolge der Salzaufnahme in die Zellen — Tröndle 1910). Folgende Tabelle, die je drei Versuchsserien wiedergibt, zeigt die Reaktionsgeschwindigkeiten der Chloride.

Wir können hiernach die Kationen der Chloride entsprechend ihrer Reaktionsgeschwindigkeit auf die Plasmastrahlung in folgender Reihe anordnen: $K \succ Na \succ Mg \succ Ca \succ Li$.

¹) Salze von Merk bezogen, mit Ausnahme der Li-Salze »pro analysi« in zweimal destilliertem Wasser gelöst. Die Zweige kamen nach zweimaligem Waschen in der Salzlösung zur Beobachtung.

Tabelle 1.

Versuchsmaterial: Das erste Ganzsegment nach der Scheitelzelle, Temperatur 15°. Pflanzen standen ca. 2 Stunden im diffusen Tageslicht.

Salze	Konz. (molar)	Deutliche Ab- rundung nach	Membranquellung ¹	
			nach 5 Min.	nach 60 Min.
LiCl	0,635	34 bis 53 Min.	2- bis 2,1 mal	3,0- bis 3,2 mal
NaCl	0,617	3 „ 8 „	1,6 mal	1,6 mal
KCl	0,595	1/2 „ 1 „	2 mal	1,8- bis 2,2 mal
MgCl ₂	0,475	13 „ 16 „	1 „	Ca 1,1
CaCl ₂	0,467	15 „ 18 „	1 „	kaum merklich

Diese Reihenfolge ergab sich bereits wiederholt in nahezu übereinstimmender Weise für Reaktionsgeschwindigkeiten, die offenbar auf der Permeabilität des Plasmas für Mineralsalze beruhen. Z. B. erwähnt sie Fitting (1915) für den Rückgang der Plasmolyse bei Rhoecol discolor und Speck (1921) für die Verkürzung der Pseudopodien und Plasmatrübung bei Actinosphaerium Eichhorni. Auch die bekannte Hofmeistersche Reihe für Quellungsförderung von Gelatine durch neutrale Mineralsalze: $Li > K > Na > \text{Erdalkalien}$ stimmt mit der erwähnten Kationenreihe überein mit Ausnahme vom Verhalten des Lithium. Li nimmt dagegen in meinen Versuchen über die Membranquellung (vgl. die voranstehende Tabelle) dieselbe Stellung ein wie in der Hofmeisterschen Reihe, da Lithiumchlorid die Membran am stärksten zum Quellen bringt. Eine Erörterung dieser Frage sei auf eine weitere Arbeit verschoben, vorläufig sei aber hier schon darauf hingewiesen, daß die Hofmeistersche Quellungsreihe das Ausmaß der Quellung berücksichtigt, während die hier erkennbare Kationenreihe sich auf die Reaktionsgeschwindigkeit bezieht.

Über antagonistische Salzwirkungen sei hier nur kurz berichtet, da die betreffenden Versuche zu weit von der Hauptfrage der vorliegenden Arbeit ab liegen. Das deutlichste antagonistische (entgiftende) Verhalten zeigt sich zwischen ein- und zweiwertigen Kationen. Mischungen z. B. von KCl und CaCl₂ im Verhältnis 1 : 1 heben die Strahlung 4- bis 6 mal später auf als reine CaCl₂-Lösung und über 60 mal langsamer als reine KCl-Lösung.

Keine antagonistische Wirkungen zeigen dagegen Mischungen einwertiger Kationen-Salze.

¹⁾ Bezogen auf die ursprüngliche Dicke der Membran (= 1). Die Abweichungen von den Quellungsergebnissen Kottes (1914) möchte ich vor allem darauf zurückführen, daß K. an Grünalgen arbeitete, während meine Resultate an einer Braunalge gewonnen wurden. Ein Hauptunterschied gegenüber K. besteht auch darin, daß bei Sphac. in isotonen reinen Salzlösungen ein Quellungsmaximum besteht, das sogar sehr bald (nach 30 Minuten bis 2 Stunden) erreicht wird.

Die Wirkung der Sulfate gibt folgende Tabelle wieder:

Tabelle 2.
Versuchsmaterial und Anordnung wie Tabelle 1.

Salze	Konz. (molar)	Deutliche Abrundung nach	Membranquellung	
			nach 5 Min.	nach 60 Min.
Li_2SO_4	0,53	2 bis 3 Min.	sehr beträchtlich	
Na_2SO_4	0,49	7 „ 11 „	2mal	4- bis 6mal wellig
K_2SO_4	0,47	1 1/2 „ 3 „	2,4mal	4- „ 5mal „

Die Sulfate wirken also im allgemeinen langsamer auf die Plasmastrahlung ein als die Chloride. Die gleiche Gesetzmäßigkeit zeigen die Sulfate sowohl in der Anionenreihe von Fitting (Permeabilität), wie in der Hofmeisterschen Quellungsreihe für Anionen. Allein das Li_2SO_4 weicht in meinen Versuchen von dieser Regel ab.

Zentrifugierung.

Der Übergang von der Strahlungsstruktur zur gleichförmigen Schaumstruktur bei Neutralsalzeinwirkung ist verknüpft mit einer Abnahme der Viskosität. Der Nachweis erfolgte durch Zentrifugieren. Eine Umdrehungsgeschwindigkeit von 2300 bis 2700 Umdrehungen während 5 Minuten (Radius 115 mm) reichte aus, um die spezifisch schweren Zellbestandteile (Fucosanblasen¹⁾, Zellkern) deutlich zu verlagern, wenn das Plasmagefüge durch Einwirkung der Salze abgekugelt war; normale Pflanzen, die derselben Schleuderwirkung ausgesetzt waren, blieben unverändert. Die abgeschnittenen Sphacelarienzweige wurden zwischen zwei Deckglasstreifen mittels Gummiringen so befestigt, daß die Hauptachse der untersuchten Zelle in Richtung der Zentralkraftwirkung zu liegen kam. Das Zentrifugieren erfolgte in normalem Seewasser in einem für Planktonuntersuchungen üblichen Röhrchen. Gleichzeitig wurde jeweils als Parallelversuch ein möglichst gleichartiges, aber unvorbehandeltes Zweiglein in einem 2. Röhrchen zentrifugiert.

¹⁾ Aus der Tatsache, daß hierbei die Fucosanblasen selbst nicht verschmelzen, darf wohl auf eine recht große Viskosität der Hülle dieser »Blasen« geschlossen werden.

Tabelle 3.

Vorbehandlung der Zelle		Zellbau	Zentrifugalkraft in g Dauer		Verlagerung des Zellinhalts ¹	Temp.	Parallel- versuch	Bemerkungen
NaCl	5 Min.	vor Kernteilung	741	3 Min.	+++	16 ⁰	o	eine Zelle in Metaphase (= ++)
KCl	2 „	nach „	567	5 „	++	15 ⁰	o bis +	
KCl	8 „	3 St. vor Kern- teilung	937	5 „	+++	15 ⁰	o bis +	
CaCl ₂	15 „	6 St. vor Kern- teilung	937	7 „	+ bis +++	15 ⁰	o bis +	
Na ₂ SO ₄	7 „	frühe Prophase	567	5 „	+++	15 ⁰	o	
Na ₂ SO ₄	7 „	frühe Prophase	567	7 „	+++	16 ⁰	meist o bis ++	
Na ₂ SO ₄	7 „	nach Kernteil- lung	567	7 „	+++	14 ⁰	o	
K ₂ SO ₄	30 „	nach Zellteilung	567	5 „	+++	15 ⁰	+	

Am schwächsten waren die Zellen deformiert, die mit CaCl₂ vorbehandelt waren. Die Ca-Salze wirken ja auch allgemein wenig quellungfördernd. Unter den unvorbehandelten Zellen zeigt sich bei den angewandten Schleuderkräften im Prophasestadium mit ausgeprägter Strahlung nie eine Deformation. Ja, eine Ausdehnung der Zentrifugierungsdauer aufs Doppelte wurde von solchen Zellen ebenfalls ohne sichtbare Veränderung ertragen, während die übrigen Zellen dann sehr deutliche Verlagerung des Inhalts aufweisen. Leider konnte nur ein einziger Fall von später Metaphase während der Zentrifugierung beobachtet werden (Tab. 5). In dieser Zelle wurden die Fucosanblasen völlig verlagert, und auch die während der Zentrifugierung sich neu bildenden Kerne befanden sich nachher in der unteren Zellhälfte. Wir können also in der Prophase eine Zunahme der Plasma-Viskosität beobachten, in der Metaphase eine rasche Abnahme und nachher wieder eine allmähliche Steigerung. Die Versuche stimmen überein mit Zentrifugierungsversuchen, die amerikanische Forscher, u. a. Heilbrunn (1920)², an tierischen Zellen unternommen haben und ferner mit meinen Beobachtungen über die Brownsche Bewegung.

¹) o = keine Verlagerung; + = schwache Verlagerung, Fucosanblasen zentrifugal angehäuft; ++ = mittelstarke Verlagerung, Zellkern dem zentrifugalen Zellende genähert, +++ = starke Verlagerung, Fucosanblasen und Zellkern am zentrifugalen Zellende.

²) Weitere Literatur bei Weber 1922.

Einwirkung anderer Stoffe.

In ähnlicher Weise vergeht die Plasmastrahlung bei Einwirkung narkotisierender und das Plasma schädigender Stoffe. Sehr rasch (3 bis 5 Minuten) wirkte z. B. Chloroform 1:1000, langsamer (etwa $\frac{1}{2}$ Stunde) Cu SO_4 1:100000, Chromsäure 1:2000, Äthylalkohol 1:100. Bemerkenswerterweise runden auch Vitalfarbstoffe, besonders Neutralrot, die den Zellsaft und die Fucosanblasen stark färben, das Plasmagefüge unter deutlicher Quellung ab (vgl. Bildarchiv Nr. 678). Die unmittelbare Ursache dieser Neutralroteinwirkung wurde nicht festgestellt, zumal die Herkunft des verwendeten Präparates nicht aufgeklärt werden konnte. Jedenfalls spielen lichtkatalytische Vorgänge keine entscheidende Rolle, da die Vakuolenabkuglung im Dunkeln ungefähr gleich rasch wie im gedämpften Tageslicht verläuft. Solange der schaumartige Zustand in der Zelle anhält, unterbleiben bei sämtlichen Versuchen (auch mit Mineralsalzen) im allgemeinen Zellteilungsvorgänge. Zweimal wurde jedoch beobachtet, daß bei beginnender Neutralroteinwirkung eine eingeleitete Kernteilung zu Ende geführt wurde. Auch bei den oben aufgezählten Stoffen war die Schädigung bei kürzerer Einwirkung stets reversibel.

Mechanische Einwirkung.

Schließlich sei erwähnt, daß auch mechanische Einflüsse wie leichter Druck mit einer Nadel mindestens lokal die Orientierung der Plasmalamellen aufheben. Ebenso wirkt die Zerstörung der Nachbarzellen durch Anstechen mit einer Nadel (vgl. S. 152 ff.) als Reiz zur lokalen Abkuglung. Fig. 5b—g gibt diesen Vorgang für ein junges Ganzsegment nach Zerstörung der Scheitelzelle wieder. Bemerkenswerterweise macht sich gleichzeitig mit dem Beginn der Abkuglung (etwa $\frac{1}{2}$ Minute nach Zerstörung der Scheitelzelle) ein Zug in Richtung der Strahlungswände bemerkbar, der die dünne Zellwand einzieht. Der Zug verstärkt sich während der nächsten 2 bis 3 Minuten. Etwa 5 Minuten nach der Operation ist jedoch die Zugwirkung, vermutlich durch Flüssigkeitsaufnahme in die Zelle, wieder ausgeglichen. (Erörterung dieser Zugwirkung S. 140 ff.)

2. Beobachtungen an fixiertem Material.

a) Methoden.

Bekanntlich sind Plasmastrukturen besonders empfindlich gegenüber ungeeigneter Fixierung. Der klare Zellbau von *S. fusca* ermöglichte methodische Untersuchungen über die Eignung von Fixierungsmitteln, wobei diese während der Beobachtung unter dem Mikroskop zugesetzt wurden. Die hierbei erzielten wesentlichen Ergebnisse sind folgende:

Fixierungsflüssigkeiten, die mehr als 1% Essigsäure enthielten, oder die mit Süßwasser angesetzt waren, zeigten sich durchaus ungeeignet¹. In beiden Fällen wurde das Plasmagefüge während der Fixierung stark verlagert. Bei starkem Essigsäuregehalt (1—5%) wurden einzelne Plasmalamellen direkt durchbrochen, andere verwandelten sich in dicke straffe Stränge, so daß ein völlig verändertes Bild zustande kam. Die Strahlungserscheinung im ganzen blieb jedoch sichtbar, ja sie wurde sogar in der Regel durch dies Erstraffen einiger Hauptfaserstränge noch deutlicher als im Leben. Dagegen wirkten Fixierungsmittel, die mit Süßwasser angesetzt waren, namentlich die schwächeren Chromsäuregemische, offenbar vor Abtötung der Zelle in gleicher Weise, wie dies S. 128 geschildert wurde, als hypotonische Lösungen. Die Strahlungserscheinungen wurden durch sie aufgehoben oder doch sehr undeutlich. Der Inhalt der Zellsaftvakuolen änderte sich nicht in sichtbarer Form. Jedenfalls enthalten die Vakuolen keine größere Mengen von Eiweißbestandteilen, die sich durch Chromsäure, Essigsäure usw. ausfällen ließen.

Die allgemeine Anordnung der Plasmawände blieb am besten erhalten bei Anwendung eines etwas modifizierten schwächeren Flemmingschen Gemisches, in dem das aq. dest. durch filtriertes Seewasser und der halbe Gehalt an OsO_4 1% durch Formaldehyd 30% ersetzt war.

Um die einzelnen Zellteilungsstadien in lebendem und fixiertem Zustand sicher identifizieren zu können, wurden die Hauptstadien während der Beobachtung unter dem Mikroskop fixiert. Meist wurden zum Studium der Zellstrukturen in fixiertem Zustand ungefärbte Totalpräparate in Glyzeringelatine angewandt (vgl. Abb. 7). Scheitelzellen wurden an Paraffinschnitten (Einbettung: nach Swingle a. a. O., Färbung: Eisenhämatoxylin-Lichtgrün) untersucht.

b) Fucosanblasen.

Die Auflösung bzw. das Zusammenfallen der Fucosanblasen in Chromsäure und Essigsäure ist bereits durch Strasburger beschrieben. Kylin hat dann den Vorgang unter genauer Schilderung des Auflösens bestätigt und ebenso die Tatsache, daß die Blasen bei den meisten Braunalgen nach Zusatz von OsO_4 unlöslich werden. Die Löslichkeitsverhältnisse liegen allerdings wohl noch etwas komplizierter, als es nach den genannten Arbeiten der Fall zu sein scheint. Fucosanblasen in alten (über 6 Monate in Kultur gehaltenen) und nur noch sehr langsam und rhizoidartig wachsenden Sphacelarien lösten sich überhaupt nicht mehr in 1proz. Chromsäure auf;

¹) Über schlechten Erfolg bei Fixierung mit Süßwassergemischen hat bereits u. a. Berthold berichtet, zahlreiche Fixierungsangaben auch der neueren Zeit beweisen jedoch, daß ein erneuter Hinweis nicht überflüssig ist.

andererseits wirkte nur verhältnismäßig kräftige und frische OsO_4 konservierend auf die Fucosanblasen. Z. B. löste einmal gebrauchte schwache Flemmingsche Lösung, die noch recht kräftigen Osmiumgeruch besaß und Fetttröpfchen in anderen Algen deutlich schwärzte, in frischen Sphacelariensprossen weitaus die meisten Blasen¹.

Dies Zusammenfallen der Fucosanblasen — z. B. bei Einwirkung von 1% Chromsäure in Seewasser auf frische Pflanzen — ist in Abb. 3q—u wiedergegeben. Zunächst zeigt sich eine leichte Quellung, zwei benachbarte Blasen verschmelzen oft (Abb. 3r). Dann sinkt in ganz kurzer Zeit die Hülle zusammen, und wenn bereits im Leben die Blase sich mit ihrer Längsachse in die Strahlungsrichtung eingestellt hat (vgl. S. 122), liegt natürlich die auf ein Fäserchen zusammengeschrumpfte Hülle ebenfalls derart gerichtet. Da bei *S. fusca* die Fucosanblasen sich gerade in Zentriolnähel häufen, so verstärken ihre Reste bei derartiger Fixierung das Bild der Strahlung, indem die Zytoplasmawände feinfasrige Struktur erhalten.

c) Plasmastrukturen.

Namentlich in Schnittpräparaten kann man diese Faserstruktur des Plasmas gut erkennen. Möglicherweise gehen jedoch nicht alle Fasern auf Fucosanreste zurück. M. E. haben wir aber keinerlei Anhaltspunkte, daß sie bereits in der lebenden Zelle vorgebildet sind. Übrigens zeichnet Escoyez in seinem nicht gerichteten »Alveolarplasma« ebenfalls derartige Fasern, die allerdings ziemlich unregelmäßig verlaufen. Wenn sich die Fasern des »Mitoplasmas« in der Strahlungsrichtung gerichtet zeigen, so ist das eine Lage, die jedes bei der Fixierung entstehende Gerinsel infolge der Grenzflächenkräfte ebenfalls annehmen müßte. Der Raum der Zellsaft-Vakuolen färbt sich weder mit Plasma-, noch mit Kernfarbstoffen.

¹) Möglicherweise ist der fucosanarme oder fucosanfreie Raum, der nach Swingle und Escoyez den Scheitelzellkern von *Stypocaulon* — im Gegensatz zu meinen Befunden an *Sphacelaria* — umgeben soll, die Folge einer ungleichmäßigen Wirkung der Osmiumsäure. Die geringe Tiefenwirkung der OsO_4 ist ja eine dem Zytologen bekannte Erscheinung. Es scheint mir daher die Möglichkeit nahezu liegen, daß die OsO_4 in der Peripherie der großen fucosanreichen Scheitelzelle bereits so weitgehend reduziert wurde, daß im Innern der Zelle die Essigsäure, Chromsäure usw. des Fixierungsgemisches die Fucosanblasen auflösen konnte. Die genannten Autoren stützen ihre Angaben lediglich auf Schnittpräparate ohne kritische Beachtung der Wirkung des Fixierungsmittels. Zum mindesten erscheint es mir darum ohne neue eingehende Untersuchungen unsicher, ob die Scheitelzelle von *Stypocaulon* sich anders verhält als diejenige von *Sphacelaria* und übrigens auch als die Segmentzellen nach den Angaben der genannten Autoren.

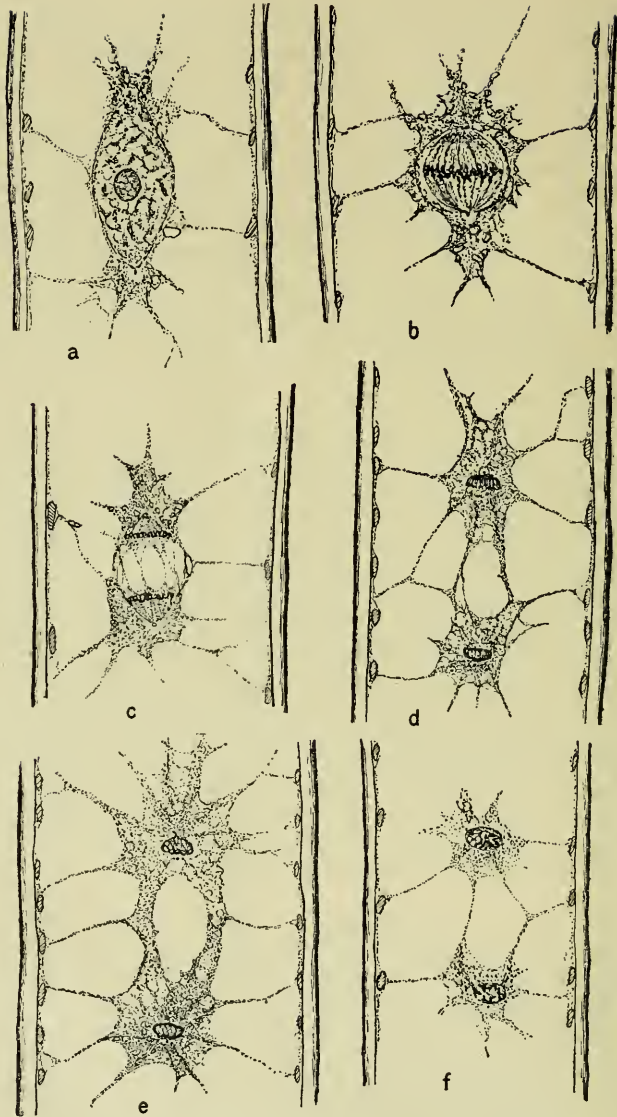


Abb. 4. Kernteilung nach fixiertem Material (Chrom-Osmium-Formol-Essigsäure, Totalpräparat in Glyzeringelatine, ungefärbt). a) Frühe Prophase. b) Metaphase. c) Anaphase. d, e) Telophase. f) Kernrekonstruktion. Vergr. 670mal.

d) Kernteilung.

Die Vorgänge innerhalb des Kerns sind natürlich am fixierten Material in vielem deutlicher als im Leben. Ich kann mich hier kurz fassen, da ich im wesentlichen die Angaben von Swingle und Escoyez bestätigen kann. Die Chromosomen werden in der Kernrandzone bei Anwesenheit des Nukleolus gebildet (Abb. 4a). In der Metaphase konnte ich etwas mehr als 20 zählen. Die Äquatorialplatte erstreckt sich im Gegensatz zu *Stypocaulon* nahezu durch den ganzen Kerndurchmesser¹. Das mag mit der geringeren Massenentwicklung der Scheitelzelle von *Sphac.* gegenüber *Stypocaulon* zusammenhängen. Es scheint hier eine gewisse Kern-Plasmarelation zu bestehen, die sich weniger auf die Chromatinmenge als auf die übrigen Kernbestandteile bezieht. Jedenfalls ist bei *Sphac.* auch der Scheitelzellkern wesentlich größer als die folgenden, trotzdem das Chromosomenmaterial in der Kernteilung der Scheitelzelle nahezu gleichmäßig verteilt wird.

Die Längskontraktion der Kernspindel tritt während der Metaphase an fixiertem Material ebenso deutlich hervor wie im Leben, weniger deutlich jedoch die seitliche Einschnürung des Kerns in der Anaphase (vgl. S. 126 u. Abb. 4b, d, e). In der Telophase fließt wohl der neue Nukleolus aus Teilnukleolen (Abb. 4f) zusammen. Bei der Metaphasenkernspindel läßt sich sowohl an Schnitt-, wie an ungefärbten Totalpräparaten schwer die Frage entscheiden, ob sie fasrigen oder — analog der Polstrahlung — vakuolären Bau besitzt. Dagegen zeigen die aus ihr hervorgehenden scheinbaren „Verbindungsfasern“ der späten Anaphase gröbere Struktur und sind als orientierte plasmatische Wände erkennbar. Sie scheinen während der Telophase mit dem äußeren Plasmaschlauch der Kerntasche zu verschmelzen (Abb. 4c). Ich halte es daher für sehr wahrscheinlich, daß auch die Kernspindel aus orientierten Wabenwänden besteht, deren optisches Bild Fasern vorspiegelt.

¹) Diese Angabe bezieht sich, streng genommen, nur auf Segmentzellen. In der Scheitelzelle bleibt zwischen Äquatorialplatte und Spindelperipherie auch bei *Sphacelaria* ein chromosomenfreier Zwischenraum, der jedoch erheblich schmaler ist als bei *Stypocaulon*.

3. Zusammenfassende Betrachtung über den Bau der Plasmastrahlung, sowie Ergebnisse an anderen Organismen.

A. Eigene Untersuchungsergebnisse an *Sphac. fusca*.

Das auffällige und in früheren Arbeiten oft geschilderte Bild der Sphacelariaceenstrahlung beruht im Leben lediglich auf der Anordnung von Vakuolenwänden und ihnen gegebenenfalls eingelagerten Fucosanblasen und Chromatophoren, die einheitlich auf ein bzw. zwei Zentriole orientiert sind. Bei der Fixierung erscheinende fasrige Elemente spielen für das anschauliche Bild im Leben gar keine und an abgetöteten Strahlungen höchstens eine untergeordnete Rolle. Die deutliche Erkennbarkeit der einzelnen Vakuolen wird in den jungen Segmentzellen von *S. fusca* dadurch erleichtert, daß die einzelnen, an ein Zentriol anstoßenden Vakuolen verhältnismäßig groß und wenig zahlreich sind, und daß sie sich durch Vitalfarbstoffe verschieden färben lassen. In der Scheitelzelle tritt, wie wir besonders bei der Umwandlung von Segmentzellen in Scheitelzellen sehen werden, eine Vermehrung dieser Vakuolen und der geformten Inhaltsbestandteile auf. Hierbei bleibt der Gesamteindruck der Strahlung erhalten, obwohl die mikroskopische Auflösung erschwert wird infolge der zahlreichen Konturen, die im großen und ganzen gleichsinnig verlaufen, die sich aber doch im optischen Bild teilweise überschneiden. Im fixierten Material tritt die Strahlung dadurch manchmal stärker hervor, daß einzelne Wandflächen durchbrochen werden und das Plasma sich so in Stränge zusammenzieht; ferner dadurch, daß Reste von Fucosanblasen, sowie Fixierungsgerinsel sich den Plasmawänden (bzw. den künstlichen Fasern) anschmiegen. Die Strahlungswände besitzen eine größere Viskosität als das übrige Plasma (Br. Bew.).

Die Polstrahlung ist in gesunden, teilungsfähigen Zellen dauernd nachweisbar mit Ausnahme des Zeitpunkts der Kernteilung. Hier verschwindet sie ungefähr gleichzeitig mit der Kernmembran und den Nukleolen. Zu gleicher Zeit kontrahiert sich der in der Strahlungsachse verlängerte Kern. Die Strahlung verdoppelt sich durch Teilung eines Zentriols und durch Orientierung vorher noch nicht gerichteter Vakuolenwände, die mit dem wandernden Zentriol in Berührung kommen. Während

dieser Erstraffung verlängern sich häufig diese Wände. Die Wanderung ist also abgesehen vom Zentriol keine Massenverschiebung, wie das z. B. Swingle (1892) annahm; die einfache Beobachtung an der lebenden Zelle zeigt aber auch, daß die Ansicht Escoyez's (1909) von einer völligen Neubildung, wenn sich die Zentriole in Ruhelage gegenüberstehen, unrichtig ist.

Die Orientierung der Plasmavakuolenwände auf das Zentriol wird aufgehoben bei Einwirkung von neutralen Mineralsalzen (Chloriden und Sulfaten der Alkalien und Erdalkalien); ferner durch Narkotika und andere chemische oder mechanische Plasmenschädigungen. Für die Mineralsalze (besonders der Alkalien), Narkotika, verdünnte Lösungen von ausgesprochenen Plasmagiften, wie Chromsäure kann hierbei vielfach eine vorübergehende Abnahme der Plasmaviskosität nachgewiesen werden. Die Geschwindigkeit, mit der die Abkugelungsreaktion auftritt, entspricht der u. a. von Fitting aufgestellten Kationen- und Anionen-Reihe. Die Quellungszunahme der Zellwand stimmt mit der Hofmeisterschen Quellungsreihe überein. Während des normalen Zellrhythmus sinkt die Plasmaviskosität in der Metaphase und steigt bis zur Prophase, wo auch die Plasmastrahlung ihre stärkste Ausprägung findet.

B. Allgemeine Fragen.

Von den zahlreichen allgemeinen Fragen, die sich an diese Tatsachen knüpfen, seien nur folgende drei kurz behandelt:

1¹. Welche Faktoren bedingen bei *Sphacelaria* die Orientierung der Strahlungswände?

Die Strahlung ist nach obigen Untersuchungen nur ein anderer Ausdruck dafür, daß ein Teil der Plasmavakuolenwände Winkel einschließt, die größer bzw. kleiner sind, als die für gleichförmige gewichtslose Schaumgefüge charakteristischen Flächenwinkel von 120° . Wir können also auch fragen: welche Faktoren bedingen die verschiedenartige Größe der Winkel im Plasmagefüge?

Grundsätzlich könnten bei gleichbleibender Vakuolengröße nur folgende 3 Faktoren verantwortlich sein:

a) ein verschieden großer radial gerichteter Druck des Inhalts der einzelnen Vakuolen auf die Plasmawände;

¹) 2, S. 144, 3, S. 149.

b) ein verschieden großer tangential gerichteter Zug in Richtung der Plasmawände;

c) stofflich verschiedenartiges oder gegenüber mechanischer Deformierung verschieden widerstandsfähiges Material der Plasmawände¹.

Zu a). An und für sich ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß ein verschieden großer (Turgor) Druck in den einzelnen Vakuolen herrscht, zumal die verschiedenartige Färbbarkeit der Vakuolen mit Neutralrot auf stoffliche Unterschiede hinweist. Da aber die Strahlung bei Plasmolyse mit Seewasser erhalten bleibt, scheidet diese Erklärungsmöglichkeit aus. Auch spricht die Tatsache dagegen, daß gerade die Plasmawände, die einen kleineren Winkel einschließen, sich gegen die größeren Winkel vorwölben (Abb. 2t).

Zu b). Namentlich die älteren Autoren (z. B. Rhumbler 1898) betrachteten die Strahlung als bedingt durch einen gesteigerten Zug vom Zentriol aus. Gegen die Annahme einer solchen Zugwirkung in den Strahlungswänden spricht zunächst die Tatsache, daß die Strahlung auf eine eben gebildete Zellwand zunächst keinen Zug ausübt, wenn sie durch Zerstörung der Nachbarzellen einseitig wirken kann, daß aber mit der Aufhebung der Strahlung eine solche Zugwirkung bemerkbar wird. Ein weiterer Gegengrund gegen die Annahme einer solchen Zugwirkung besteht in der Tatsache, daß die Plasmawände sich verlängern, wenn sie in das Strahlungsgefüge einbezogen werden und

¹) Anschließend an diese Erörterung sei auch noch Stellung genommen zu der heutzutage vielfach vertretenen Ansicht, daß die Strahlungen Strömungslinien darstellen. Meist vermengen sich in dieser Hypothese zwei Vorstellungen: Entweder die Strömung soll ein richtender Faktor sein (das liefe also auf eine radiale Zug- bzw. Druckwirkung hinaus), oder sie bzw. ihre Richtung ist eine Folge der Strahlungsorientierung. Gleichsinnig gerichtete Strömungen, die das zähflüssige Strahlungsplasma — dessen Strahlung starke Zentrifugalkräfte aushält — orientieren könnten, fehlen bei Sphacelaria. Das zeigen die Bewegungen der Einlagerungen im Plasma und in den Zellsaftvakuolen. Auch die geringfügigen, vielfach nicht einmal dauernd gleichsinnigen Strömungen, die bei anderen Organismen beobachtet oder z. B. aus der Größenzunahme der Astrosphäre erschlossen wurden, reichen meiner Ansicht nach nicht aus, um eine solche richtende Wirkung zu erklären. Dagegen läßt sich die Möglichkeit nicht von der Hand weisen, daß infolge der Orientierung der Strahlungselemente bestimmt gerichtete Strömungen auftreten. Bewiesen ist aber auch das noch nicht (vgl. auch die Einwände von Harper und Dodge 1914).

schließlich auch darin, daß die Strahlungslängsachse sich in den größten Zelldurchmesser (vgl. S. 164) einstellt.

Zu c). Die verschiedenen großen Winkel im Plasmagefüge können also nur durch eine qualitative Verschiedenheit des Strahlungsplasmas gegenüber dem übrigen Plasma erklärt werden. Tatsächlich besitzen die Strahlungswände eine größere Viskosität (entsprechend der schwachen Brown'schen Bewegung) als die übrigen Plasmawände. Es kann sich hierbei natürlich nur um eine Modifikation des Plasmas handeln, da wir ja eine Umbildung des allgemeinen Zytoplasmas in die Strahlungswände bei der Kern- bzw. Zentriolwanderung am lebenden Objekt unmittelbar beobachten können. Derartige verschiedene Viskositätsgrade sind nun für das Zytoplasma und auch für unorganisierte hydrophile Kolloide während des Gelatinierungsprozesses wohl bekannt. Ich möchte daher als Ursache für die Strahlungserscheinung eine lokalisierte Gelbildung in den Strahlungswänden ansehen. Diese letzteren werden dann infolge ihrer größeren Zähigkeit durch den Zug der seitlich ansetzenden Plasmawände (Grenzflächenspannung) weniger stark winklig abgeknickt als die übrigen Plasmalamellen. Die geringe Plasmaviskosität in Zentriolnähe erlaubt dagegen hier spitze Winkel und bedingt vielleicht außerdem durch gesteigerte Grenzflächenspannung lokal eine Verankerung der Strahlungswände.

Für eine größere Viskosität des Strahlungsplasmas spricht ferner, daß die starke Ausbildung der Strahlung mit einem hohen Viskositätsgrad des gesamten Zellplasmas zusammenfällt, daß dagegen umgekehrt die Aufhebung der Strahlung (bei stofflicher Einwirkung und in der Metaphase) von einer — mindestens vorübergehenden — Abnahme der Viskosität begleitet ist. Diese Abnahme der Viskosität bedingt also offenbar eine Aufhebung der vorher vorhandenen Viskositätsdifferenzen oder diese Differenzen werden mindestens zu klein, um die Struktur zu erhalten.

Die spitzwinklige Gestaltung des Kerns an den Zentriolpolen dürfte auf eine entsprechende Form der Plasmatasche zurückzuführen sein, die genau wie die übrigen Strahlungswände reagiert.

Auch eine allgemeine Heraufsetzung der Viskosität könnte vielleicht die Viskositätsdifferenzen beseitigen. Derart wirkende Viskositätserhöhungen zeigten sich aber in meinen Versuchen nicht. Stoffe, die als Fixierungsmittel Verwendung finden

(wie z. B. Chromsäure) steigern zwar in stärkeren Dosen (Chromsäure z. B. 1 0/0) die Viskosität fast momentan (Nachweis: das Aufhören der Brownschen Bewegung). Die fallende Wirkung derart »geeigneter« Fixierungsflüssigkeiten ist aber dann so groß, daß sie keine Verschiebbarkeit der Plasmateilchen mehr zuläßt und so die grobe Struktur des Plasmas erhalten bleibt. Darauf beruht ja eben das Wesen eines geeigneten Fixierungsgemisches. In schwächeren Dosen (Chromsäure $\frac{1}{20}$ 0/0) wurde die Struktur aufgehoben. Soweit allerdings in diesen Fällen zu Versuchsbeginn Viskositätsänderungen festgestellt werden konnten (z. B. Chromsäure $\frac{1}{20}$ 0/0), ergab sich eine Abnahme der Viskosität (Steigerung der Brownschen Bewegung). Die von Fr. Weber gefundene Gesetzmäßigkeit, daß Narkotika (im engeren Sinne) in stärkeren Dosen viskositätssteigernd und in schwächeren vermindernd wirken, scheint daher weit verbreitet. Der spezifische Unterschied zwischen den einzelnen Stoffen ist wohl wesentlich auf den Zeitpunkt und die Mengenverhältnisse zurückzuführen, bei denen der Umschlag in der Viskositätseinwirkung eintritt. Natürlich spielt dabei nur die Stoffmenge eine Rolle, die entsprechend den Konzentrations- und Permeabilitätsverhältnissen ins Zellinnere gelangt.

Eine gewisse Schwierigkeit scheint sich daraus zu ergeben, daß im allgemeinen beim Übergang vom Sol- zum Gelzustand der hydrophilen Kolloide die Grenzflächenspannung gegen Wasser sinkt. Eine Verminderung der Grenzflächenspannung in den Strahlungswänden müßte an und für sich zu einer stärkeren Ausprägung der winkligen Knickung führen. Da dies aber bei den Strahlungswänden gerade nicht der Fall ist, so dürfen wir wohl annehmen, daß die Zunahme der Viskosität einen stärkeren mechanischen Einfluß hat als die Abnahme der Grenzflächenspannung.

Leider konnte ich kein kolloidales Modell ausfindig machen, in dem sich ein solcher lokaler Gelatinierungsprozeß darstellen ließe. Man kann jedoch das Geraderichten der Wände nachahmen an dem modifizierten, von Heidenhain (1895) und Rhumbler (1905) konstruierten Modell eines Schaumgefüges aus Gummischnüren. Man braucht nämlich nur — im nichtge-

dehnten Zustand des Modells — einige Gummischnüre, die ungefähr in einer Linie liegen, durch gleichlange, nicht dehnbare Schnüre zu versteifen. Beim Anspannen des Modells bilden dann die so versteiften Gummischnüre Winkel zwischen 120° und 180° , während sonst im allgemeinen Winkel von 120° herrschen.

Die Ansicht, daß die Strahlungserscheinung auf einem Gelatinierungsprozeß beruht, ist bereits mehrfach vertreten worden, z. B. durch Fischer und Wo. Ostwald (1905). Auch Rhumbler hat sie im gleichen Jahre angenommen (1905, S. 526); allerdings zum Unterschiede von der hier vorgetragenen Anschauung geglaubt, daß eine — aus der Veränderung der Grenzflächenspannung erschlossene — Strömung auf das Plasma richtend wirke. Selbst wenn wir von den allgemeinen physikalisch-chemischen Schwierigkeiten der Rhumblerschen Theorie absehen, nämlich, daß hier nur die radial, aber weder die tangential gerichteten Kräfte der Grenzflächenspannung, noch die Änderung der Viskosität berücksichtigt sind, so widersprechen auch die gegen die Hypothese der Strömungslinien (vgl. S. 140, Anm. 1) angeführten Gründe.

Die unmittelbare Ursache für diesen Gelatinierungsprozeß geht offenbar vom Zentriol bzw. von der Gegend des Zentriols aus. Diese Einwirkung näher festzulegen ist eine Aufgabe der Zukunft. Vorläufig möchte ich nur betonen, daß die Bedingungen für den Gelatinierungsprozeß offenbar eine große Ähnlichkeit mit denjenigen für die Semipermeabilität des Plasmas aufweisen. Beide scheinen auf einem Reiztonus des Plasmas zu beruhen, der z. B. durch Narkotika aufgehoben werden kann¹. Auch die Strukturveränderungen (Abkuglung von Vakuolen, Verkürzung von Pseudopodien) die Speck (1921) an *Actinosphaerium Eichhorni* bei Mineralsalzeinwirkung beobachtet hat, gehören sicher hierher. Eine ausführlichere Behandlung des Problems der Neutralsalzwirkung auf das Plasma, auf das hier leider aus Raumangel nicht weiter eingegangen werden kann, hoffe ich an anderer Stelle geben zu können; vorläufig sei auf Erörterungen bei Höber 1922, ferner bei Tröndle 1922, Speck 1921 und Kahho (1921) verwiesen.

Auch der Beginn der Querwandbildung bei *Sphacelaria* ist wohl ein analoger Fall zur Strahlungsorientierung. Die Vergrößerung der Viskosität, vielleicht z. T. infolge der Bildung der künftigen Wandsubstanzen hervorgerufen, bedingt die

¹) In Erweiterung der Ansicht Tröndles (1920, 1922) möchte ich gerade die Semipermeabilität als eine auf »inneren Ursachen« beruhende Reizerscheinung auffassen.

Geradestreckung der die Zellwand bildenden Plasmalamellen. Dementsprechend ist es verständlich, daß diese Orientierung anfangs, bevor noch die Querwand genügend stark ist, zusammen mit der Strahlung aufgehoben werden kann. Auch die von der Kugelform abweichende Gestaltung der Chromatophoren und ihre experimentelle Abkugelung dürfte wohl durch Viskositätsdifferenzen bzw. durch Aufhebung dieser Differenzen erklärbar sein.

2. Ist die Strahlung von *Sphacelaria* ein Sonderfall oder dürfen wir die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung auf andere Strahlungsbeispiele ausdehnen? Unleugbar stellen die *Sphacelariaceen* insofern einen seltenen Sonderfall im Reich der Organismen dar, als die Teilungen der Segmentzellen sich abspielen in ausgewachsenen, von großen Vakuolen erfüllten Zellen. Aber der kontinuierliche Übergang der Segmentzellstrahlung in die Strahlung der Scheitelzellen mit den viel kleineren Vakuolen (vgl. S. 154) ohne grundsätzliche Strukturänderung legt doch die Vermutung nahe, daß auch andere in ihren Einzelheiten weniger deutlich erkennbare Strahlungserscheinungen teilungsfähiger Zellen auf gerichtete Vakuolen zurückgeführt werden können.

Eigene Untersuchungen an anderen Organismen zu Frage 2.

Verhältnismäßig leicht läßt sich bei *Phaeophyceen* und *Bacillariaceen*¹ durch mikroskopische Beobachtung am lebenden Objekt (unterstützt durch Neutralrotfärbung) der Nachweis führen, daß hier die Zentriolstrahlung gleichfalls aus orientierten Vakuolenwänden besteht. Bei *Cladostephus* ließ sich auch bei Einwirkung von reinen isotonen Salzlösungen, von Narkotika oder Neutralrot eine gleiche Abkugelung der Vakuolen, verbunden mit Viskositätsabnahme (gesteigerte Brownsche Bewegung), erzielen wie bei *Sphacelaria*. Bei einer größeren Anzahl anderer pflanzlicher und tierischer Objekte blieb jedoch mein Untersuchungsergebnis rein negativ: In gleicher Weise wie bei der Scheitelzelle von *Sphacelaria fusca* erwies sich der Zellinhalt

¹) Besonders günstige Untersuchungsobjekte: *Sphacelaria* und *Cladostephus*-Arten, auch *Dictyota dichotoma*, ferner die großen Planktondiatomeen, z. B. *Biddulphia aurita*, *Coscinodiscus*-Arten.

als zu dicht, um im Leben die erforderlichen Einzelheiten der Strahlung erkennen zu lassen. Jedenfalls waren aber in keinem Falle wirkliche Fasern zu beobachten.

Weiterhin besteht der sogenannte »Verbindungsfadenkomplex« (Phragmoplast) während der Wandbildung bei Phanerogamen — mindestens in vielen Fällen — gleichfalls aus orientierten Vakuolenwänden. Namentlich an den großen Kernteilungsfiguren, wie z. B. im Endosperm der Liliaceen¹, läßt sich dies gut feststellen. Die scheinbaren »Körnchen«, welche in den »Längsfasern« die künftige Querwand bilden, sind nichts anderes als senkrecht zu den »Fasern« (Plasmalängswände) orientierte kurze Querwände². Ob einzelne Fasern, die in alten Stadien des Verbindungsfadenkomplexes deutlich erkennbar sind, durch Durchbrechung von Vakuolenwänden bei der Fixierung oder schon im Leben entstanden sind, möchte ich vorläufig unentschieden lassen, da ich bisher nur fixiertes Material untersucht habe.

Eine 3. Gruppe von Strahlungserscheinungen sind die Kernteilungsspindeln. Hier kann ich lediglich die Angaben Lundegardhs (1912) bestätigen; bisher ist mir kein pflanzliches Objekt begegnet (tierische habe ich, abgesehen von gelegentlichen Beobachtungen an Nematodeneiern, nicht untersucht) mit Strahlungen, die im Leben deutlich erkennbar wären. Eine weitgehende grundsätzliche Übereinstimmung des Baus der Kernspindel und der Polstrahlung läßt aber schon die Tatsache vermuten, daß die Metaphosenspindel eine größere Viskosität besitzt als das übrige Plasma. (Vgl. die Versuche der Mikrodissektionisten — Literatur bei Weber 1922 — und die Zentrifugierungsversuche z. B. von Wisselingh 1921.)

Literaturangaben zu Frage 2. Nachdem schon Klein (1879, 2. p. 416 f.) die Ansicht ausgesprochen hatte, daß die Polstrahlung nur auf einer bestimmten Orientierung des plasmatischen Wabenwerkes beruhe, haben dann bekanntlich vor allem Bütschli (besonders 1892) und Rhumbler für eine Anzahl tierischer Strahlungen nachgewiesen, daß sie tatsächlich aus orientierten

¹) Untersucht wurde besonders *Lilium martagon*, *Fritillaria imperialis*, *Veltheimia viridis* an Mikrotomschnitten und Totalpräparaten in Glyceringelatine.

²) Die Wandbildung verläuft demnach im Grunde ganz gleich wie bei *Sphacelaria*.

Wabenwänden bestehen. Für ein pflanzliches Objekt vertrat Lauterborn (1896), der lebende Diatomeenzellen beobachtete, die gleiche Anschauung. Die Gegner der Bütschli-Rhumbler'schen Ansicht (vgl. z. B. Meyer 1920) stützen sich vor allem auf das Fehlen von Tatsachenmaterial für eine solche Verallgemeinerung, zumal die obengenannten beiden Autoren die tierischen Zellen meist in fixiertem Zustand untersuchten.

Aber auch die positiven Angaben einer andersartigen, nämlich fasrigen Struktur der Strahlung stützen sich meist auf fixiertes Material. Es ist mir jedenfalls nicht bekannt, daß bei Lebendbeobachtung Polstrahlungen oder Kernspindeln in teilungsfähigen Zellen festgestellt werden konnten, die sicher nicht aus flächenförmigen, sondern aus fädigen Elementen im Sinne der älteren Beobachter (z. B. Swingle, Grégoire usw.) bestanden. Man könnte noch am ehesten die Angaben der modernen amerikanischen Mikrodisektionisten, die die Viskosität einzelner »Spindelfasern« oder »Strahlen« im Leben bestimmten, als beweisend für die Fasernatur der Strahlungen ansehen. Aber soweit ich diese zur Zeit in Deutschland recht schwer zugängliche Literatur übersehe, geht aus einem Teil dieser Schilderungen (z. B. Kite und Chambers¹ 1912) durchaus nicht einwandfrei hervor, daß die Verff. echte Fasern gesehen haben. Vielmehr scheint es mir wahrscheinlich, daß sie in gleicher Weise, wie zahlreiche ältere Beobachter, nur das (natürlich lineare) optische Bild von Strahlungswänden erkannt haben.

In anderen Fällen (Chambers 1917 und Seifriz 1920) lauten jedoch die Angaben, es handle sich in der Seeigelstrahlung um lineare Strahlen (»rays«) so präzise, daß man eine optische Täuschung kaum annehmen darf. Auf den ersten Blick scheint es auch ferner meinen Befunden an Sphacelaria und dem unten genannten anderen Organismus völlig zu widersprechen, daß diese »rays« flüssig sind (Viskositätsgrad nach der Skala von Seifriz = 3), während das zwischen ihnen liegende Plasma hochgradig viskos (Viskositätsgrad 7—8) ist. Tatsächlich kann man aber aus dieser Schilderung der Mikrodisektionisten sogar herauslesen, daß im Seeigel völlig analoge Verhältnisse

¹) Die unten genannten Arbeiten von Chambers und Seifriz sind leider erst nach Abschluß des vorliegenden Manuskripts in meine Hände gekommen.

wie bei *Sphacelaria* vorliegen dürften. Die scheinbaren Unterschiede beruhen im wesentlichen nur auf einer verschiedenartigen Ausdrucksweise.

Chambers und Seifriz nennen nämlich Strahl (»ray«) das Strahlungselement, das der Zellsaftvakuole bei *Sphacelaria* (auf Grund der entwicklungsgeschichtlichen Beobachtung und des Verhaltens Farbstoffen und Reagentien gegenüber so genannt) entspricht! Chambers spricht allerdings von einer plasmatischen Natur der »rays«, ohne jedoch Beweise dafür anzuführen. Hier wären offenbar die außerordentlich interessanten Untersuchungen der Mikrodissektionisten noch durch eine mikrochemische Untersuchung zu ergänzen. Vorläufig scheint es mir aber durchaus möglich, daß diese »rays« eine, vielleicht durch Entmischungsvorgänge gebildete, wäßrige Flüssigkeit — ähnlich wie die Zellsaftvakuolen der Pflanzen — enthalten. Die Formunterschiede zwischen den beiden flüssigen Strahlungselementen lassen sich völlig daraus erklären, daß bei *Sphacelaria* in einem Pol nur wenige und darum plumpe Zellsaftvakuolen zusammenstoßen ($\frac{\text{Länge}}{\text{durchschn. Breite}}$ etwa $\frac{1}{1}$), während im Seeigelei dagegen nach Chambers in einer Strahlung sehr zahlreiche und darum stark längsgestreckte »rays« vorhanden sind.

Den Strahlungswänden von *Sphacelaria* entsprechen morphologisch völlig die zähflüssigen Plasmawände im Seeigelei, die die »rays« umhüllen¹. Und wenn letztere lineare Form besitzen, müssen natürlich die umhüllenden Plasmateile flächenförmig sein. Ihre hohe Viskosität stimmt gut damit überein, daß zahlreiche Forscher (Literatur Fr. Weber 1922) auch für die Strahlung als Ganzes eine hohe Viskosität erkannt haben.

Ein quantitativer Unterschied besteht darin, daß, wie häufig im Pflanzenreich, die Zellsaftvakuolen von *Sphacelaria* viel mehr Raum einnehmen als die zytoplasmatischen Elemente, während die »rays« im Verhältnis zum Plasma (nach Zeichnungen von Chambers 1917, Abb. 1) recht schmal sind.

Hinsichtlich der Nomenklatur scheint es mir kaum zweckmäßig, die flüssigen Strahlungselemente »Strahlen« zu nennen,

¹) Chambers 1917, S. 490: »The granular cytoplasm surrounds the hyaline rays.«

mindestens solange nicht, als ihre plasmatische Natur nicht feststeht. Denn ursprünglich sind als Strahlen sicher die plasmatischen Zwischenwände, welche bei der Fixierung erhalten bleiben und sich mit Plasmafarbstoffen färben lassen, so genannt worden. Es hat fast den Anschein, als sei der Ausdruck »flüssige Strahlen« bei Chambers im wesentlichen durch die Hypothese von den Strömungslinien bedingt worden (vgl. Kritik, S. 140, Anm. 1).

Angaben über experimentelle Aufhebung von Strahlungen unter dem Einfluß von Narkotika, Neutralsalzen (allerdings z. B. auch von Rohrzucker) hat an pflanzlichen Objekten bereits Němec (1899) gemacht. Er führte diese Veränderungen zwar teilweise auf den Plasmolysevorgang zurück, aber er erkannte doch auch eine spezifische Wirkung der Salze, da diese viel rascher wirken als Rohrzucker. Entsprechend den damaligen Anschauungen und der von N. geübten Mikrotomtechnik spricht der Verf. von multiplerer Umbildung der Spindel und einem körnigen Zerfall der Strahlen. Tatsächlich dürfte es sich aber wohl auch bei den Němecschen Versuchen um einen ganz analogen Vorgang der Vakuolenumorientierung handeln wie bei *Sphacelaria*.

Zusammenfassend möchte ich so feststellen, daß Strahlungen zwar sicher vielfach aus orientierten Plasma-Vakuolenwänden bestehen. Aber vorderhand muß man die Möglichkeit offen lassen, daß einzelne Strahlungserscheinungen bei genauerer künftiger Untersuchung auch auf echte Fasern zurückgeführt werden könnten, auf Fasern, die vielleicht unter sekundärer Durchbrechung von Plasmawänden ähnlich wie bei den Haarzellen von *Sphacelaria fusca* entstanden sind. Die genauere Abgrenzung beider Strukturmöglichkeiten ist selbstverständlich Sache der Einzelforschung. Auch werden sich fädige Gebilde, wie Mitochondrien, in gleicher Weise wie Fucosanblasen, Chromatophoren u. dgl. in Richtung der Strahlungswände passiv einstellen.

Auch die Querwandbildung in orientierten Plasmalamellen ist sicher viel verbreiteter, als bisher angenommen wurde. Z. B. läßt sich bei der Floridee *Rhodochorton floridulum* durch Neutralrot-Vitalfärbung leicht nachweisen, daß die Plasmawände,

die⁵ in der Scheitelzelle die einzelnen Vakuolen trennen, sich senkrecht zur Zelllängsachse orientieren und sich dann erst in den orientierten Wänden vom Rand her die Zellquerwand ausbildet. Im übrigen sei auf die obige Schilderung des Phragmoplasten (S. 145) verwiesen.

3. Bedeutung der Strahlungserscheinungen. Bei einer in großen Organismengruppen so konstanten Einrichtung wie der Zentriolstrahlung ist die Frage nach der Bedeutung nicht zu umgehen. Mir scheint, die vorläufig einzig erkennbare Bedeutung liegt darin, daß die Strahlung den Zellkern in einer bestimmten Lage innerhalb der Zelle hält. Infolge der Gelbildung wird jedenfalls — wie allgemein bei hydrophilen Kolloiden — die Grenzflächenspannung und damit die Zugspannung in der Strahlungsachse herabgesetzt, und hieraus ist das weiterhin experimentell bestätigte Bestreben der Strahlung, sich in die größte Zellachse einzustellen, rein mechanisch erklärbar. Falls der vakuoläre Strahlungsbau allgemein verbreitet ist, so dürfte z. B. die Bedeutung der Spindel in der Orientierung der Chromosomen und die des Phragmoplasten in der Orientierung der neuen Scheidewand liegen.

III. Die Zelle während der Restitution¹.

1. Ältere Restitutionsversuche und -beobachtungen.

Restitutionsversuche wurden schon oft zur Ergründung der Zellorganisation angewandt (vgl. u. a. Winkler 1913). Eine unmittelbare Beobachtung des Zellinhalts während des Versuches unterblieb jedoch fast stets.

Miehe hatte 1905 sich bemüht, die Scheitelzelle von *Stypocaulon* durch Abschneiden zur Restitution zu bringen. Sie war aber unter basalen Vorwölbungen ohne erkennbare Wachstumserscheinungen abgestorben. Die Restitution einer Scheitelzelle aus dem Sproßstumpf ist zwar in der Natur bereits wiederholt für die *Sphacelariaceen* festgestellt worden (vgl. z. B. Pringsheim 1873, Taf. 10 und Sauvageau 1906, S. 25). Soweit ich in der Literatur feststellen konnte, handelte es sich stets um ein terminales Auswachsen der an die Wunde angrenzenden Zellen. Das von Massart (1898) für die Thallophytenrestitution als charakteristisch angesehene seitliche Auswachsen der neuen Sprosse (vgl. auch Wildemann 1898—1899) wird

¹) Bezeichnung nach der Definition von Winkler 1913. Die Anwendung der Ausdrücke: Reparation und Regeneration, die ihre Begriffsabgrenzung nach Vorgängen bei Kormophyten erhalten haben, wurden in vorliegender Arbeit vermieden, da sich zwischen Reparation und Regeneration ohne Neu-Definierung der beiden Begriffe keine scharfe Grenze für die *Sphacelarien*-Restitution finden ließ.

nirgends ausdrücklich angegeben. Da sich die Angaben auch durchweg auf gelegentliche Beobachtungen und nicht auf systematische Versuche beziehen, finden sich keine Angaben über die Veränderungen des Zellinhalts.

2. Zellpolarität und Restitution.

Die eigenen Restitutionsversuche an *Sphacelaria fusca* sollten vor allem die Veränderungen zeigen, die im Zellbau durch den Wiederherstellungsvorgang ausgelöst werden. Insbesondere wurde das Verhalten der Strahlung berücksichtigt.

Die Strahlungsängsachse kennzeichnet in der normal wachsenden Pflanze die morphologische Symmetrieachse der Zelle. Sie liegt bei der Scheitelzelle und dem ungeteilten Ganzsegment stets in der Längsrichtung des Sprosses und damit in der Wachstumsrichtung der Scheitelzelle, sowie senkrecht zur Zellteilungsebene. Die Wachstumsrichtung und die Zellteilungsebene kennzeichnen physiologische Polaritätsachsen der Zelle. Nach der Zentriolteilung in der Halbsegmentzelle kommt die morphologische Symmetrieachse der Zelle senkrecht zur Sproßlängsachse zu liegen. Aber auch die physiologischen Achsen liegen nun — soweit sie an der normal wachsenden Pflanze erkannt werden können — gleichfalls senkrecht zur Sproßlängsachse. Denn die Querteilung wird nun durch Längsteilungen abgelöst, und das Auswachsen der Zellen bei der Seitensproßbildung erfolgt zunächst annähernd senkrecht zur Sproßlängsachse (vgl. Abb. 1 c).

Wir können also sagen: beim normalen Wachstum stimmen überein: eine in der Strahlungsachse sichtbare morphologische Zellpolarität und eine physiologische Polarität, die sich in der Wachstumsrichtung und Teilungsebene der Zelle zu erkennen gibt.

Besteht hier eine kausale Abhängigkeit und gegebenenfalls welcher Art?

Die Antwort hierauf ist für ähnliche Fälle bei anderen Organismen verschieden gegeben worden. Meist wurde die — wesentlich aus morphologischen Befunden abgeleitete — Hertwigsche Regel (z. B. Hertwig 1906, Bd. 1) angenommen: daß die Kernspindel sich in Richtung der Hauptmasse wirksamen Plasmas einstellt oder daß jedenfalls die morphologische Polarität keine grundsätzliche Bedeutung für die physiologische besitzt (vgl. z. B. Winkler 1913, S. 654). Dagegen hielt z. B. Giesenhagen (1905) die morphologische Polarität des Kerns für einen die Zellteilungsrichtung bestimmenden Faktor.

Sicher entscheidende Versuche an pflanzlichen Objekten liegen jedoch kaum vor, da die Untersuchungen meistens an Gewebekomplexen, z. B. Wurzeln, angestellt wurden, wo komplizierte Wachstumsvorgänge, wie gleitendes Wachstum (vgl. Kny 1901, S. 77 und Hottes 1901) die Ergebnisse verschleiern. Auch läßt sich in derartigen Versuchen, wie z. B. den Studien über Wurzelregenerationen von Němec (1905), das zeitliche Eingreifen der einzelnen in Frage kommenden Faktoren kaum sicher erkennen (vgl. a. a. O., S. 265 ff.); damit fehlt aber die Grundlage für ein Verständnis ihres kausalen Wirkens.

3. Restitutionsmethoden.

Für die Restitutionsversuche wurden die Algen im allgemeinen täglich frisch geholt, um möglichst gleichmäßiges Material verwenden zu können. Sofern es sich um apikale Restitution handelte, wurden einzelne Zweige abgeschnitten und dann unter einem Binokularmikroskop die betreffenden Zellen durch Anstechen mit einer fein ausgezogenen Stahlnadel getötet¹. Zeichnung und Beobachtung des Zellinhalts geschah im hängenden Tropfen. Die operierten Algen wurden in Glasgefäßen in etwa 30 ccm filtriertem Seewasser an einem hellen Südfenster gehalten (direktes Sonnenlicht wurde natürlich vermieden). Unter diesen Bedingungen wuchsen die Versuchspflanzen mehrere Wochen gesund weiter. An insgesamt 72 Sprossen wurde so der Restitutionsverlauf genau verfolgt.

Um gleichzeitig eine größere Anzahl restituierender Sproßspitzen zu erhalten, legte ich ganze Sphacelarienbüschel für 1—3 Minuten in Süßwasser. Je nach der Zeitdauer dieser Schädigung wurden die Scheitelzelle oder auch die darauffolgenden Gliedzellen zerstört. Die überlebenden erholten sich bald wieder und restituierten normal, wenn auch um einige Stunden später als bei der Anstechmethode.

Fixierung und Beobachtung des fixierten Materials erfolgte in der S. 134 geschilderten Weise.

4. Restitutionsversuche an der Scheitelzelle.

Die Scheitelzelle von *Sphacelaria fusca* eignet sich ebenso schlecht wie die von *Stypocaulon* (vgl. Miehe 1905 und vorliegende Arbeit S. 117) für Restitutionsversuche. Das Plasma nimmt eine Schaumstruktur an wie nach den oben (S. 128f.) erwähnten Plasmaschädigungen, und nach wenigen Minuten ist die Zelle in der Regel tot. Da es mir möglich schien, daß der Tod durch die auffallend starke Vorwölbung der ziemlich dünnen, nur wenig Stunden alten unteren Zellwand bedingt sei,

¹) Irgendwelche Nachteile der Metallnadeln gegenüber Glasnadeln, mit denen ich Vergleichsversuche ausführte, konnte ich nicht beobachten. Dagegen war natürlich mit einer Glasnadel erheblich schwieriger zu operieren; denn eine dünne Glasnadel bog sich an den Zellwänden entweder ab oder sie brach, und mit einer dickeren konnte man die Zellen höchstens ziemlich roh zerquetschen, aber nie anstechen.

versuchte ich, die Scheitelzelle erst nach Aufhebung des Drucks auf die basale Wand zu isolieren. Dies geschah entweder durch schrittweises Anstechen der an die Scheitelzelle angrenzenden Segmentzellen oder am einfachsten durch Plasmolyse, die an und für sich von der Scheitelzelle gut ertragen wird. Bei dieser Versuchsanordnung blieb die Scheitelzelle einige Male mehrere Tage am Leben. In einem Falle gelang es mir, auch eine Reihe von Zellteilungen in ihr zu beobachten (Abb. 5 a). Eigentliche Restitutions- bzw. Wachstumserscheinungen ließen sich dagegen nicht feststellen, auch dann nicht, wenn die Plasmolyse durch langsames Zufließen von normalem Seewasser vermittels einer Kapillare wieder aufgehoben wurde.

5. Restitutionsversuche an Sproßzellen im Zellverband (Scheitelzellbildung).

Nach Verletzungen, die den Sproß in seiner ganzen Breite zerstören, wachsen gesunde Nachbarzellen aus: und zwar an der Sproßspitze in der Regel zu neuen Sprossen und an der Basis zu »Rhizoiden« (vgl. S. 165). In beiden Fällen kann die Auswuchsrichtung dieser neuen Scheitelzellen parallel oder senkrecht zur Sproßachse liegen. Wir haben also in der Restitution ein weiteres Mittel, die physiologische Zellpolarität (S. 150) zu erkennen. Es liegt nun, wie wir sehen werden, in der Hand des Experimentators, je nach Lage der Verletzung die verschiedenen Restitutionsmöglichkeiten zu bestimmen, und unter Umständen eine Drehung der morphologischen Polaritätsachse zu erzielen. Wir dürfen daher aus dem Experiment eine klare Antwort auf den Zusammenhang zwischen morphologischer und physiologischer Zellpolarität erwarten.

a) Restitutionsvorgang im ungeteilten Ganzsegment.

Restitutionen lassen sich erst dann erzielen, wenn die beiden Zentriole der Segmentzelle an den beiden entgegengesetzten Kernpolen angelangt sind. Vorher geht die Zelle stets ein; offenbar ist die apikale Querwand noch nicht stark genug, um eine Isolierung der Zelle zu ermöglichen.

Die ersten Stadien der Restitution sind bereits S. 133 geschildert. Nachdem sich das Zellplasma wieder der vorderen

Zellwand angelegt hat, verdickt sich hier der Plasmabelag erheblich und verdrängt die Chromatophoren und Fucosanblasen, die teilweise an den Plasmalamellen ins Zellinnere gleiten

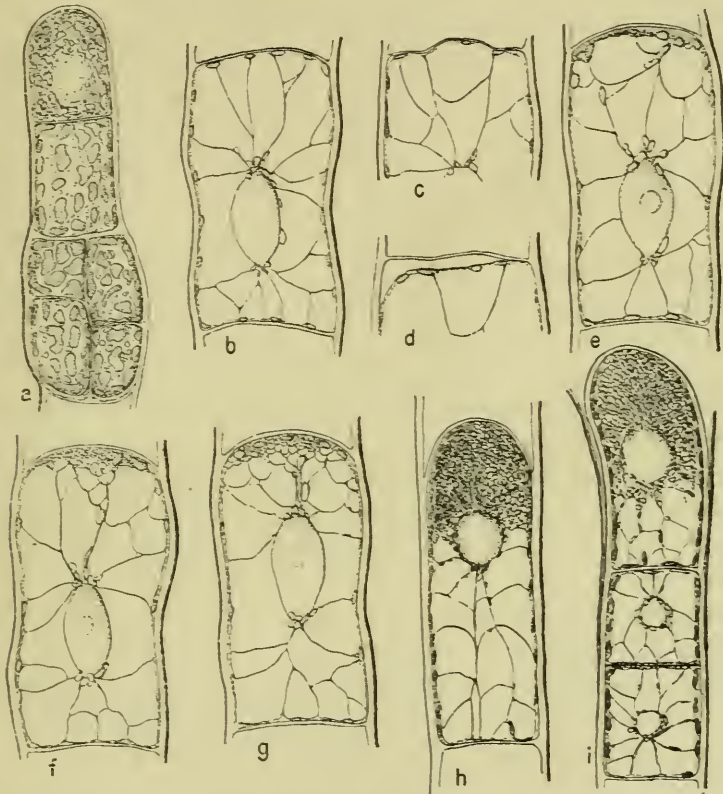


Abb. 5. a) Isolierte Scheitelzelle in Teilung, 14 Tage nach Operation. b) Zelle unmittelbar vor der Operation. c) Dieselbe Zelle 1 Minute nach der Operation. d) 3 Minuten später. e) 8 Minuten später. f) 23 Minuten später. g) 43 Minuten später. h) Zelle 12 Stunden nach Operation. i) Dieselbe Zelle 20 Stunden nach Operation. (b—f 520mal, a, h, i 450mal vergr.)

(Abb. 5 e). Die sichtbaren Vakuolen am vorderen Zellende sind nun ganz abgerundet, es scheint, als ob sie an Volumen zunehmen (Abb. 5 f). Das Plasma der apikalen Hautschicht nimmt dann eine körnige Beschaffenheit an oder vielleicht richtiger, Körnchen und Tröpfchen, die zuvor das Anschwellen des

Plasmas bewirkten, wachsen zu mikroskopischer Größe heran, allmählich lassen sie sich auch durch Reaktionen als neue Vakuolen und Fucosanblasen erkennen¹. Vermutlich handelt es sich dabei um Stoffe, die infolge Zerstörung der Scheitelzelle auf ihrer Wanderung aufgehalten werden. Der Kern rückt allmählich gegen das Vorderende, wobei er seine längsgestreckte Form einbüßt und namentlich vorne ziemlich flach wird (Abb. 5 h)². Falls die Kernteilung noch nicht eingeleitet ist, wird sie beim Restitutionsprozeß um 20—25 Stunden hinausgeschoben (Erörterung S. 162 f.).

Im Verlauf der nächsten Stunden erfüllt sich das Zellvorderende bis an den Kern heran mit Fucosan, Chromatophoren und kleinen Zellsaftvakuolen, so daß der Zellinhalt Schritt für Schritt einer Scheitelzelle ähnlicher wird. Hierbei bleibt die Polstrahlung als Ganzes fast stets deutlich erkennbar, obwohl sich allmählich die einzelnen Vakuolen nicht mehr unterscheiden lassen (Abb. 5 h).

Gleichzeitig beginnt sich die Vorderwand paraboloidartig vorzuwölben; die ursprünglich passive Dehnung der Wand wird hierbei bald durch Wachstum abgelöst, wie sich leicht beim Anstechen der Zelle zeigen läßt. Vielfach kann man bei diesem Wachstum das Anlegen einer neuen Membranschicht beobachten, die durch eine Lücke von der alten getrennt ist. Ein solches unterbrochenes Appositionswachstum ist ja auch nach dem oben geschilderten Abheben der Plasmawandschicht nicht allzu erstaunlich. Die äußeren Membranschichten scheinen im allgemeinen dem Wachstum folgen zu können — in gleicher Weise wie die normalen Scheitelzellwände und im Gegensatz zu den Seitenwänden beim Auswachsen von Seitensprossen. Wenigstens beobachtete ich — abgesehen von 2 Fällen — an restituierenden apikalen Scheitelzellen keine zersprengten Schichten.

Die Zellteilung der neugebildeten Scheitelzelle verlief in mehr als 50% der beobachteten Fälle genau wie beim normalen Wachstum (vgl. Abb. 5 i). In den übrigen Restitutionsversuchen

¹) Es läßt sich sonach bei der Restitution die Entstehung von Fucosanblasen unabhängig von den Chromatophoren ziemlich leicht erkennen (vgl. Kylin 1918).

²) Über Erhaltg. d. alten Strahlungsorientierg. s. Zimmermann, Bildarch. 679-

teilte sich jedoch das erste Ganzsegment längs. Hierbei handelte es sich durchweg um Zellen, die mehr als 40% kürzer als normale gleichdicke Ganzsegmente waren. Meist erfolgte dieses Kurzbleiben der Segmentzellen infolge sehr langsamen Wachstums, wobei ja — wie S. 161 erwähnt — auch normalerweise Längsteilungen auftreten können. In 3 Fällen war aber das betreffende Segment durch eine sehr bald eintretende Zellteilung gebildet worden: einmal zu Beginn des Restitutionsprozesses, da die Kernteilung bei der Operation bereits eingeleitet war (vgl. S. 154), und zweimal 15—20 Stunden nach der Operation. Offenbar hatte in diesen Fällen das basale Zellende zur Zeit der Operation bereits eine gewisse Selbständigkeit gegenüber den Restitutionsprozessen und verhielt sich wie ein normales Halbsegment.

Morphologische und physiologische Zellpolarität stimmen dauernd überein, da weder die Strahlungsachse noch die Wachstumsrichtung zunächst eine Änderung erfährt und nur entsprechend der um einen Teilungsschritt hinausgeschobenen Querstellung der Strahlungsachse sich auch die Längsteilung des Halbsegments verzögert.

b) Restitutionsvorgang im ungeteilten apikalen Halbsegment.

Bei der Restitution des vorderen Halbsegments müssen wir 2 Fälle unterscheiden, je nachdem die Operation vor oder nach der Zentriolwanderung erfolgt.

Vor der Wanderung verläuft der Restitutionsvorgang ähnlich wie im Ganzsegment. Ein Zug auf die Vorderwand konnte nicht deutlich festgestellt werden, jedoch sehr heftige Plasmabewegungen, die zu einer Plasmaverdickung und zum Einwärtswandern der Chromatophoren und Fucosanblasen führten.

Der Kern setzt seine in der Telophase begonnene zentrifugale Wanderung wie bei einer ungestörten Zellteilung zunächst fort, geht aber dann wieder bis nahezu zur Zellmitte zurück. Auch die Zentriolteilung erfolgt ähnlich wie beim normalen Zellwachstum während dieser Kernwanderung, höchstens wird sie um eine kurze Zeit verzögert. Im Gegensatz zum normalen Teilungsverlauf wandert aber nur ein Zentriol, und zwar zum basalen Kernpol.

Morphologische und physiologische Zellpolarität stimmen also auch hier wie beim ungeteilten Ganzsegment dauernd überein.

Anders dagegen nach der Zentriolteilung im Halbsegment. Äußerlich betrachtet verläuft zwar die Restitution genau wie bei einem ungeteilten Zentriol: am apikalen Zellende wächst das Halbsegment zu einer normal sich teilenden Scheitelzelle aus. Die physiologische Polaritätsachse des Zellwachstums bleibt also in der Längsachse, dagegen steht die Strahlungsachse im Augenblick der Operation senkrecht auf ihr. Und zwar finden sich bereits nach knapp einer halben Stunde am vorderen Zellende Restitutionserscheinungen, wie Anhäufung von Plasma und geformten Inhaltsbestandteilen; die Zentriole dagegen beginnen sich erst viel später zu drehen, wenn sich die Vorderwand bereits deutlich vorwölbt, und haben auch nach 10—16 Stunden ihre Drehung noch nicht beendet (Abb. 6 d).

Die Zentriolteilung zeigt eine gewisse Unabhängigkeit von der Kernteilung. Während die Kernteilung durch die Restitution um etwa 30—40 Stunden hinausgeschoben wird, verzögert sich die Zentriolteilung um viel weniger. Schon nach wenigen Stunden (Abb. 6) kann man an jedem Kernpol zwei Zentriole in einem beträchtlichen Abstand voneinander liegen sehen.

Eine eingeleitete Kernteilung wird trotz Restitutionsprozeß durchgeführt. Die Querwandbildung verzögert sich jedoch zunächst erheblich. Die beiden Kerne führen dabei vielfach verschieden starke Drehungen umeinander aus, so daß sie in zwei beobachteten Fällen vertikal übereinander zu liegen kamen. Die neu entstehende Querwand war dabei das eine Mal horizontal und das andere Mal sehr stark geneigt zur Zellachse¹. Diese Drehung entspricht völlig der Drehung der Zentriole am ungeteilten Kern. Auch hierin spricht sich also eine starke Autonomie der Zentriole gegenüber dem Kern aus.

c) Restitutionsvorgang im längsgeteilten apikalen Halbsegment.

Auch im längsgeteilten Halbsegment ähnelt die Bildung der neuen Scheitelzellen in vielem den bisher geschilderten Vorgängen. Nur die unterscheidenden Punkte seien daher hervorgehoben.

¹) In den übrigen Fällen stand die erste Wand vertikal.

Jedes Längssegment bildet im allgemeinen eine Scheitelzelle aus (d. h. bei mehrfacher Längsteilung vorzugsweise die größeren Zellen), und zwar herrscht in den jüngeren Zellen die apikale und in den älteren die seitliche Restitution.

Eine apikale Restitution trat vor beendeter erster Längsteilung stets und nachher (aber vor der zweiten Kernteilung)

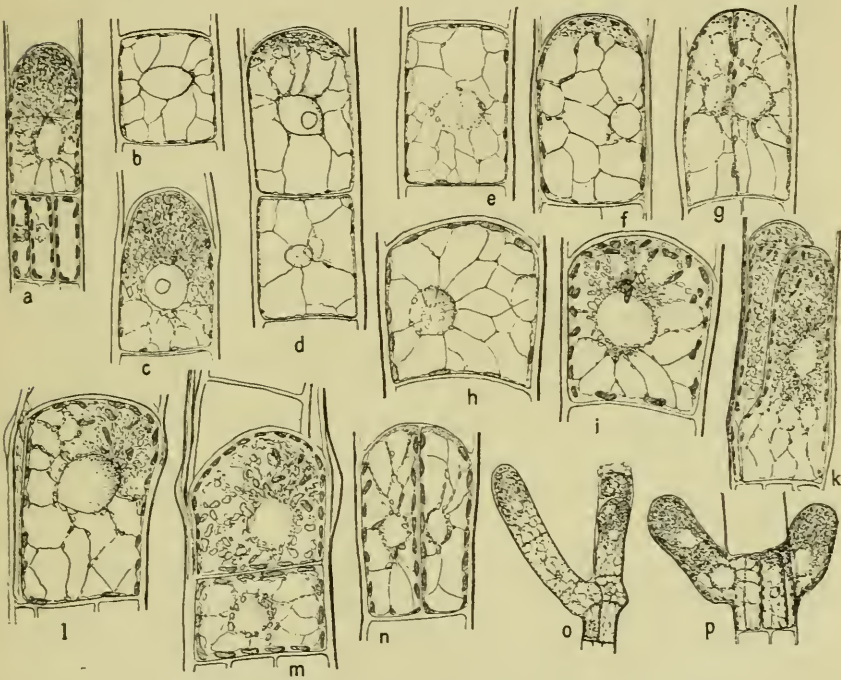


Abb. 6. Restitution des apikalen Halbsegments.

a) Oberes und unteres Halbsegment, 18 Stunden nach Zerstörung der Scheitelzelle. b, c) Zelle mit geteiltem Zentriol mit Chromessigsäure fixiert. b) 5 Minuten nach Operation. c) 22 Stunden später. d) Zellen ca. 16 Stunden nach Operation fixiert in Chromessigsäure.

e) Apikales Halbsegment, Zellkern in Metaphase 2 Minuten vor Operation. f) dieselbe Zelle 4 Minuten, g) $2\frac{1}{2}$ Stunden nach Operation.

h) Apikales Halbsegment mit 2 Kernen unmittelbar nach Operation. i) 4 Stunden, k) 44 Stunden nach Operation.

l) und m) Längsgeteiltes Halbsegment: 33 und 71 Stunden nach Operation. n) und o) Ähnliches Halbsegment: 3 und 72 Stunden nach Operation. p) 4zelliges Halbsegment: 61 Stunden nach Operation. Vergr. b—i), l—n) 450mal; a) und k) 270mal; p) 80mal; o) 20mal.

in etwa 40% der beobachteten Fälle auf, sie verlief genau wie im ungeteilten Halbsegment. Die Strahlungsachse drehte sich also auch hier nach begonnener Restitution.

60% der einmal längsgeteilten Halbsegmente und fast sämtliche mehrmals geteilten restituierten dagegen seitlich, indem sie in gleicher Weise wie normale Seitensprosse die Seitenwand durchbrachen. Das Fucosan usw. sammelt sich hierbei in der Regel nicht gleichmäßig am vorderen Zellende, sondern es wird von Anfang an deutlich die eine Flanke bevorzugt, an der später der Wanddurchbruch erfolgt (ähnlich wie in Abb. 61). Es äußert sich hierbei vielfach ein Ringen zwischen den beiden Wachstumsrichtungen. Denn solche asymmetrischen Zellen, die sich bereits zu einer seitlichen Restitution anzuschicken scheinen, wachsen manchmal zuletzt doch noch zu einer apikalen Scheitelzelle aus (Fig. 61, m). Die »Absicht« zur seitlichen Restitution zeigt sich dabei vielfach auch an der Seitenwand, die sich an ihrem vorderen Ende nicht nur entsprechend der Volumvergrößerung vorwölbt, sondern deren unter der Deckschicht liegenden Schichten hier sogar in analoger Weise wie bei einer Seitensproßbildung zu quellen beginnen. Die apikale Restitution ist daher vielleicht in diesem Fall lediglich darauf zurückzuführen, daß die vordere Querwand noch nachgiebiger ist als die Seitenwand.

Auch die Zentriolstrahlung verhält sich genau wie bei einer Seitensproßbildung. Ursprünglich steht sie quer; während dann der Kern apikalwärts wandert, stellt sie sich schräg in Richtung auf die Durchbruchsstelle der Seitenwand. Bei Restitution unmittelbar nach der Längswandbildung ist es übrigens auch sehr häufig der Fall, daß die eine Zelle apikal und die andere seitlich auswächst (Fig. 60).

d) Restitution des basalen Halbsegments.

Es ist verhältnismäßig schwierig, ein ungeteiltes basales Halbsegment am Vorderende ohne tödliche Schädigung zu isolieren, da seine Vorderwand erheblich jünger und darum schwächer ist als bei einer gleichalten apikalen Zelle. Durch Operation in plasmolysiertem Zustand glückt es jedoch, sogar Zellen mit ungeteiltem Zentriol zur Restitution zu veranlassen.

Gerade dieser Fall zeigt besonders auffällig, daß die Wachstumsrichtung der Zelle unabhängig ist von der Lage der Zentriolstrahlung. Denn zur Operationszeit liegt das Zentriol basal und ehe das zweite Zentriol apikalwärts gewandert ist, ist der Restitutionsprozeß längst eingeleitet.

Nach der Längsteilung geht offenbar die Restitutionskraft der basalen Segmentzellen erheblich zurück. Sie erzeugen ja auch im allgemeinen keine Seitensprosse und erweisen sich dementsprechend als unfähig zur seitlichen Restitution. Es wachsen für sie dann die größeren Zellen des unter ihnen liegenden apikalen Halbsegmentes aus und reißen sichtlich die ganze Nahrungszufuhr aus dem Sproß an sich. In den an die Wunde angrenzenden Zellen zeigt sich dann nur eine schwache Anhäufung von Fucosan und meist eine frühzeitig einsetzende Querteilung, die wohl auf die durch einseitigen Turgordruck bedingte Zellverlängerung zurückzuführen ist.

Die allmähliche Abnahme der Reproduktionskraft im basalen Halbsegment beweist, daß der Unterschied an Reproduktionsfähigkeit zwischen apikalem und basalem Halbsegment nicht — oder mindestens nicht ausschließlich — durch den ersten Teilungsschritt im Ganzsegment bedingt sein kann, sondern das Werk einer späteren Differenzierung ist.

6. Restitution selbständiger Zellen und kleiner Gewebsteile.

Um den Einfluß des Sproßgewebes auf die geschilderten Restitutionsprozesse auszuschalten, wurden einzelne Zellen und kurze Gewebstücke an der Basis und Spitze vom lebenden Nachbargewebe getrennt.

Isoliert man ein ungeteiltes Halbsegment durch Anstechen der darüber und darunter liegenden Zellen, so machen sich in den ersten 24 Stunden keinerlei Anzeichen einer Restitution geltend, sondern es erfolgt eine zweimalige Kernteilung ungefähr als ob keine Verletzung des Sprosses vorläge. Nur weicht die Lage der zweiten Kernteilung dadurch vom normalen Teilungsverlauf ab, daß ihre Spindelachse parallel zur Sproßachse steht (Abb. 7 a u. b). Zwei Versuchszellen gingen in diesem Stadium zugrunde. In einem Falle, in dem es glückte, ein derartiges Halbsegment mehrere Tage am Leben zu erhalten, bil-

deten sich nach einer Zellteilungsfolge, die aus Abb. 7 c ersichtlich ist, am apikalen und basalen Segmentende kleine Scheitelzellen aus. Diese wuchsen jedoch nicht mehr aus, sondern

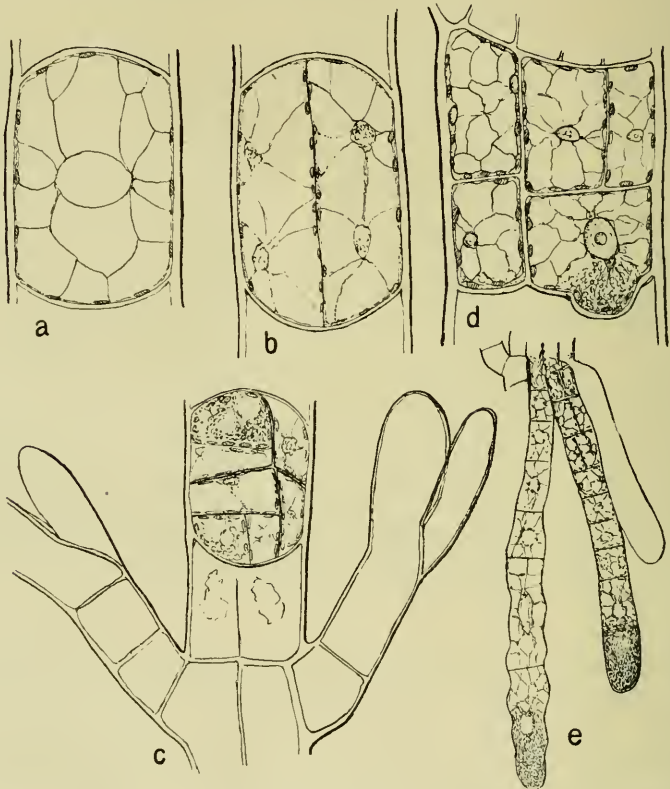


Abb. 7. a) Isoliertes apikales Halbsegment unmittelbar nach Operation. b) 24 Stunden später. c) Ähnliche Zelle 7 Tage nach Operation. d) Längsgeteiltes basales Halbsegment 65 Stunden nach dem Abschneiden. Fix. Chromessigsäure. e) Basales Sproßende 9 Tage nach dem Abschneiden. Vergr. a, b, d) 450mal; c) 300mal; e) 80mal.

gaben nur durch eine Anzahl abwechselnder Quer- und Längswände kleine Zellen an den entstehenden Gewebekomplex ab. Ein Gegensatz zwischen dem apikalen und dem basalen Pol zeigte sich darin, daß die apikale Scheitelzelle dichteren Inhalt besaß als die basale, sich jedoch langsamer teilte.

Isoliert man Zellgruppen in Nachbarschaft der Scheitelzelle, so weicht die Restitution eigentlich nur in zwei Punkten von der vorangehend (S. 152 f.) geschilderten ab:

1. Sie ist um 2 bis 12 Stunden verzögert.
2. Die Scheitelzelle wächst recht kümmerlich und bildet darum kurze Segmentzellen, die sich statt quer längs teilen. Die gleiche Erscheinung läßt sich übrigens auch an normalen, nicht restituierenden Scheitelzellen auf sehr kurz abgeschnittenen Sprossen beobachten, und zwar dann, wenn die neugebildeten Genesegmente um über 40 % kürzer als die normalen sind.

7. Basale Restitution.

Über die basale Restitution kann ich mich kurz fassen, da die zytologischen Vorgänge in den Grundzügen diejenigen bei der apikalen Restitution spiegelbildlich wiederholen, sie aber hier viel ungünstiger zu beobachten sind.

S. 151 f. ist bereits erwähnt worden, daß das basale Ende der Scheitelzelle zu keinem Wachstum mehr zu bringen war. Auch in den jüngsten Segmentzellen setzt nach basaler Isolierung keine eigentliche Restitution ein, sondern die Zellen teilen sich annähernd normal. Als einzige Abweichung ist höchstens zu verzeichnen, daß die erste Zellwand sich im basalen Halbsegment quer statt längs stellt. An älteren Segmentzellen, die an eine basale Wunde grenzen, kommt es jedoch zur Rhizoidbildung. Im Verlaufe von mehreren Tagen sammeln sich dabei in analoger Weise wie beim apikalen Restitutionsprozesse Fuco-sanblasen und Chromatophoren am basalen Zellende (Abb. 7 d). Nur verhältnismäßig selten, am häufigsten an Halbsegmenten, die bei der Operation noch ungeteilt waren, trat das junge Rhizoid durch die basale Querwand aus. Diese Wand wuchs jedoch dabei nicht mit wie bei der apikalen Restitution, sondern wurde vom jungen Rhizoid durchbrochen. In weitaus den meisten Fällen durchbrach aber das Rhizoid die Seitenwand (Abb. 7 e). Der Durchbruchvorgang gleicht — abgesehen vom Ort — völlig dem Vorgang bei der Seitensproßbildung (vgl. S. 158). Ebenso geht die Drehung der Plasmastrahlung nach Beobachtungen an fixiertem Material erst als Folge der Wachstums- bzw. Streckungserscheinungen der restituierenden Zelle vor sich.

An Unterschieden weist demnach der basale Restitutionsprozeß gegenüber dem apikalen lediglich auf: 1. den basal gelegenen Bildungsort, 2. eine wesentliche zeitliche Verzögerung und 3. das andersartige Restitutionsprodukt, das stets von vornherein rhizoidartigen Charakter hat.

Anhangsweise sei erwähnt, daß Plasmolyse und Zellverlagerung infolge Zentrifugieren zwar die Restitutionserscheinungen (apikale, seitliche und basale) verzögert, daß sich aber hierbei keine qualitativen Unterschiede gegenüber der normalen erkennen ließen.

8. Zusammenfassende Betrachtung über die Restitution.

a) Auslösung der Restitution.

Die Restitution einer Scheitelzelle aus Sproßzellen wird eingeleitet durch eine rasche Neubildung von Fucosanblasen (ohne Zusammenhang mit den Chromatophoren!) und Verkleinerung der Zellsaftvakuolen. Die Kernteilung wird wesentlich (mindestens um 20 Stunden) hinausgezögert. Dieser Vorgang scheint auf den ersten Blick völlig der Haberlandtschen Anschauung zu widersprechen, daß Wundhormone Zellteilungen auslösen.

Er zeigt jedenfalls, daß der Wundreiz nicht überall zwangsläufig zu einer Zellteilung führt. Suchen wir nach einer gemeinsamen Erklärungsbasis, so läßt sich zunächst die übereinstimmende Beziehung feststellen, daß sowohl in den Haberlandtschen Versuchen (am beweiskräftigsten ist wohl für *H.s.* Anschauung die Wundkorkbildung bei der Kartoffel; Lit. s. Haberlandt 1922), wie in der Scheitelzellrestitution von *Sphacelaria* eine dem Organismus zweckdienliche Einrichtung geschaffen wird. Es handelt sich also offenbar in beiden Fällen um einen Regulationsvorgang, in dessen Verlauf je nach den Gesamtbedingungen eine Beschleunigung oder eine Verzögerung der Kernteilung eintritt. Bei der Wundkorkbildung ist eine beschleunigte Kernteilung für den raschen Ablauf des Regulationsvorgangs zweckmäßig, da es hier darauf ankommt, rasch in einem bald fertiggestellten Dauergewebe nach außen abschließende Wände zu liefern. Für die Scheitelzellrestitution würde dagegen eine Unterteilung der restituierenden Zelle die Auswachsmöglichkeit nur verzögern oder vernichten. Wenn wir also nicht von vornherein auf eine gemeinsame Erklärung dieser

vielleicht durch Verwundung ausgelösten Prozesse verzichten wollen, können wir meines Erachtens höchstens annehmen, daß hier durch den Wundreiz bzw. Wundhormone regulatorische Vorgänge ausgelöst werden, bei denen dann die Kernteilung eine Beeinflussung, Verzögerung oder Beschleunigung erfährt. Die Anerkennung finaler Beziehungen erschwert zwar zweifellos die experimentelle Analyse; wenn wir diese Zusammenhänge aber grundsätzlich übersehen, kommen wir höchstens zu kausalen Scheinerklärungen, wie die Geschichte der Reizerforschung ja so oft schon bewiesen hat.

Löst nun bei *Sphacelaria* tatsächlich der Wundreiz bzw. die durch ihn gebildeten Wund- oder Nekro-Hormone unmittelbar den Restitutionsvorgang aus? Meine Versuche an völlig isolierten Zellen (S. 159), bei denen zunächst alle Restitutionserscheinungen unterblieben, sprechen dagegen. Es fiel hier ja nicht nur jede Stoffanhäufung und jedes Wachstum aus, was an und für sich durch Materialmangel erklärbar wäre, sondern auch die Kernteilung wurde nicht wie bei der Restitution infolge der Verwundung hinausgeschoben. Man müßte hier höchstens zu der recht komplizierten Annahme greifen, daß apikale und basale Wundhormoneinflüsse infolge einer antagonistischen Wirkungsweise sich gegenseitig kompensieren. Viel näher liegt es im Zusammenhang mit zahlreichen anderen Restitutionsbeobachtungen entsprechend der Ansicht Goebels (u. a. 1908) anzunehmen, daß eine Störung des Stofftransports von Zelle zu Zelle den Restitutionsprozeß auslöst. Ein solcher Stofftransport ist ja im wachsenden Sproß zweifellos vorhanden, und in dem Gewebekomplex, der sich aus einer isolierten Zelle bildet, beginnt tatsächlich erst der Restitutionsvorgang, wenn durch die Wandbildung die Möglichkeit für ihn gegeben ist¹.

b) Richtung des Restitutionswachstums.

Das weitere Auswachsen der restituierenden Scheitelzelle erfolgt bei jungen Segmentzellen vor Anlage der ersten Längswand apikalwärts unter Vorwölbung der Vorderwand oder nach der

¹) Eine Hemmung des Stofftransportes durch die Haarbildung führt auch zu der der seitlichen Restitution analogen Seitensproßbildung, wie die Tatsache zeigt, daß unterhalb der Haare meist irgendwelche Seitenorgane entstehen.

ersten Längsteilung meist seitlich durch Quellung und Durchbrechen der Seitenwand. Diese Richtung der Restitution (physiologische Polarität) erwies sich als unabhängig von der Lage der Strahlung (morphologische Polarität), dagegen bestand eine umgekehrte Beziehung, die Strahlung stellte sich in die Restitutionsrichtung ein. Da auch durch eine experimentelle Verlängerung der Zelle ohne Restitution sich diese Drehung der Strahlung erzielen ließ (vgl. z. B. Abb. 7 b) und da sie andererseits durch ein Kurzbleiben der Zelle (vgl. z. B. S. 161) unterdrückt werden konnte, dürfen wir auch beim Restitutionsvorgang annehmen, daß die Zellvergrößerung beim Restitutionsbeginn entsprechend der Hertwigschen Regel¹ richtend wirkt. Nach unserer S. 140f. dargelegten Ansicht, daß die Strahlungswände keine gesteigerte Zugwirkung zeigen, ist dieser richtende Einfluß der Zellgröße auch rein mechanisch durchaus verständlich.

Für die apikale Restitution liegt es nahe, entsprechend dem oben geschilderten auslösenden Einfluß des Stofftransportes auch seinen richtenden Einfluß anzunehmen. Das Drehen der Restitutionsachse nach der ersten Längsteilung läßt sich dann am leichtesten dadurch erklären, daß die vorwölbare Fläche der apikalen Querwand infolge der Längswandbildung zu klein und zu widerstandsfähig geworden ist, um hier noch ein Auswachsen zu ermöglichen. Ob wir allerdings annehmen dürfen, daß die Quellungsvorgänge, die sich an den Seitenwänden zeigen (vgl. S. 158 und Fig. 61 und m), allein durch einen solchen seitlich abgeleiteten Druck ausgelöst werden, oder ob der Vorgang komplizierter ist, möchte ich ohne spezielle Untersuchungen nicht entscheiden.

Jedenfalls bestimmt die morphologische Zellpolarität, die durch die Strahlungsachse gekennzeichnet ist, nicht die physiologische Wachstumspolarität. Dagegen erscheint die in der Zellteilungsebene erkennbare Polarität in steter Abhängigkeit von der Strahlungsachse, indem die neue Scheidewand auch bei Deckung der Strahlungsachse stets senkrecht auf ihr steht. Wie erwähnt, liegt hierin die einzige erkennbare Bedeutung der Strahlung, nämlich, daß sie auf die Zellteilungsebene richtend wirkt.

¹) O. Hertwig, 1906, S. 575.

IV. Versuche über Polaritätsumkehr.

Zur Erläuterung der Umwandlungsversuche von Sprossen und Rhizoiden seien zunächst die Unterschiede der beiden sich sonst sehr ähnlichen Organe in Tabellenform gegeben.

- | a) apikaler Sproß. | b) basales Rhizoid. |
|---|---|
| 1. Seitenwandung gerade. | 1. Seitenwandung gewellt. |
| 2. Fähigkeit zur Haarbildung vorhanden. | 2. Fähigkeit zur Haarbildung fehlt. |
| 3. Bildet meist sehr zahlreiche Brutknospen. | 3. Brutknospen fehlen oder höchstens sehr selten. |
| 4. Chromatophoren zahlreich. | 4. Chromatophoren spärlich (höchstens halb soviel als im apikalen Sproß). |
| 5. Die zweite Längsteilung im dritten Segment nach der S. Z. beendet. | 5. Die zweite Längsteilung meist erst im 10.—12. Segment. Teilungsfolge überhaupt unregelmäßiger. |
| 6. Reagiert nicht phototropisch. | 6. reagiert negativ phototropisch (s. S. 169). |

Die früheren Versuche (vor allem von Berthold 1882 und Winkler 1900) haben für eine Anzahl von Meeresalgen nachgewiesen, daß der polare Gegensatz zwischen Spitze und Basis nicht völlig erblich ist, sondern eine Funktion der Lichtintensität darstellt.

Als Hauptresultat der unten zu schildernden eigenen Versuche sei vorweggenommen, daß durch die Verminderung der Lichtintensität auch bei *S. fusca* sich Sprosse in Rhizoide verwandeln ließen; es ließen sich jedoch deutlich zwei Umwandelungsschritte unterscheiden. Zunächst, bzw. bei geringerer Intensitätsverminderung, wurde die Haarbildung unterdrückt. Erst ein stärkerer oder länger dauernder Lichtentzug führte die übrigen Rhizoidmerkmale herbei.

Die Rückbildung der Haare wurde sowohl in Kulturversuchen wie am natürlichen Standort von *S. fusca* beobachtet.

Die Versuche mußten, da die physiologische Dunkelkammer der biologischen Anstalt noch nicht fertiggestellt war, etwas behelfsmäßig mit Tageslicht vorgenommen werden; immerhin

waren die Ergebnisse wohl einwandfrei deutlich. Als Beleg sei folgende Reihe angeführt: 10 Sprosse (Versuch H_{11}) mit Haaranlagen an der Scheitelzelle oder am ersten bis dritten vordersten Segment wurden in einem Glasgefäß (Inhalt ca. 30 ccm filtriertes Seewasser) in der Mitte eines hellen Arbeitszimmers aufgestellt; 10 weitere möglichst ähnlich gestaltete Sprosse aus dem gleichen Material kamen in einem gleichen Gefäß ans Fenster desselben Zimmers (Versuch H_{12}). Im Versuch H_{11} wurden nur während der ersten zwei Tage insgesamt drei Haare angelegt, vom dritten bis achten Tage unterblieb jede Haarbildung. Im Versuch H_{12} wurden in zwei Tagen ebenfalls drei Haare angelegt (darunter eine Anlage unsicher erkennbar), vom dritten bis achten Tage stieg die Zahl der Haarneubildungen auf insgesamt sechs.

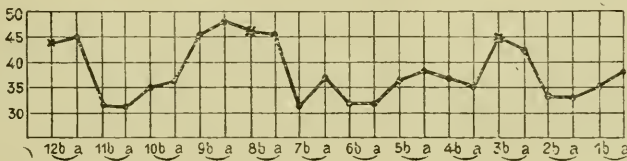
Damit stimmte sehr gut überein, daß ich — ähnlich wie das Berthold (1882) für andere Algen beobachtet hatte — an hellen Standorten viel stärker behaarte Sphacelarien fand als in schattigen. In der Litoralregion der Helgoländer Westklippen trugen unbeschattete junge Zweige durchschnittlich an jedem dritten bis fünften Segment ein Haar. Bei Pflanzen etwa 1 m unter der Niedrigwassergrenze kam auf jedes achte bis zehnte Segment ein Haar. Fast ganz haarlose Formen fand ich in Nischen und Höhlungen der Schutzmauer und besonders in Nischen der übereinandergetürmten Betonklötze vor der Hafenwestmole. An diesen Orten, die vielfach nur bei Hochwasser durch Wellenschlag frisches Seewasser erhalten, wächst unsere Alge zusammen mit Zwergformen anderer Algen, z. B. *Dictyota dichotoma*, *Corallina officinalis* usw., in recht ausgedehnten Rasen.

Das Licht ist aber jedenfalls nicht der einzige äußere Faktor, der die Haarbildung zu unterdrücken vermag; Kulturen, die ohne Wasserwechsel am Fenster standen, büßten sehr bald die Fähigkeit, Haare zu erzeugen, ein. Vielleicht wirken beide Faktoren: Lichtmangel und abgestandenes Kulturwasser dadurch gleichsinnig, daß sie die Assimilation erschweren.

Folgendes Diagramm — nach Maßen einer lebenden Pflanze aus der Litoralregion — gibt den Zusammenhang zwischen Haarbildung und Segmentgröße wieder. Der Rhythmus ist wohl nicht allzu schwer verständlich:

Durch den Haarbildungsprozeß wird Material der Scheitelzelle verbraucht, so daß die Segmentgröße plötzlich sinkt. Erst wenn die Scheitelzelle dann wieder in der Lage ist, größere Segmente abzugliedern, kommt es erneut zur Haarbildung. So läßt sich wohl diese anscheinend zweckmäßige Einrichtung, daß bei stärkerer Belichtung ein dichter Haarschirm entsteht, kausal auf eine durch vermehrte Assimilation gesteigerte Wachstumsfähigkeit der Scheitelzelle zurückführen. Ich möchte aber ausdrücklich betonen, daß m. E. diese kausale Erklärung es nicht ausschließt, daß der Haarschirm zweckmäßig wirkt. Für diese ökologische Deutung fehlen aber noch entscheidende Ver-

Kurve 1.



Ordinate: Halbsegmenthöhe in μ .

Abszisse: Reihenfolge der Halbsegmente von der Basis zur Spitze — links die ältesten (12b a), rechts die jüngsten (1b a) Halbsegmente.

x = Halbsegmente mit Haaransatz.

suche. Im übrigen ist hier nicht der Ort für eine Erörterung über grundsätzliche kausale Auflösbarkeit zweckmäßiger Einrichtungen und Vorgänge bei Organismen.

Zur vollständigen Verwandlung von Sprossen in Rhizoide ist eine stärkere Herabsetzung der Lichtintensität erforderlich als bei den vorangehenden Experimenten. Diese Versuchsgruppen wurden im Keller der Biologischen Anstalt vorgenommen und derart angelegt, daß gleichzeitig etwaige tropistische Krümmungen der Sprosse und Rhizoide auf Licht- und Schwerkraftreize hin erkannt werden konnten. Die Versuchspflanzen wurden in ähnlicher Weise, wie das Miede 1905 angegeben hat, festgelegt. Etwa 10 abgeschnittene *Sphacelarienzweige* kamen — untereinander sowie mit der einen Objektträgerkante — parallel und gleichsinnig orientiert zwischen zwei Objektträger, die durch einen Gummiring zusammengehalten wurden.

Um Quetschungen der Pflanzen zu vermeiden, wurde zwischen die Enden der Objektträger jeweils ein kleines Stückchen Fließpapier eingeklemmt. Als Kulturgefäße dienten Glasaquarien mit parallelen Wänden und einem Inhalt von 2—3 l filtriertem Seewasser. Die Decke und sämtliche Wände mit Ausnahme der dem Fenster zugekehrten Stirnwand wurden mit schwarzem Papier überklebt, so daß sich ein annähernd horizontaler Lichtschacht erzielen ließ, zumal die Aquarien in Höhe der niedrigen, aufs offene Meer schauenden Kellerfenster standen. Drei Aquarien wurden so in unmittelbarer Nähe vom Fenster bzw. in 1,5 und 3 m Abstand aufgestellt. Die Objektträgerkulturen kamen auf die Rückseite der Aquarien, und zwar erhielten sie eine derartige Orientierung, daß jede mögliche Lage parallel bzw. senkrecht zur Licht- und Schwerkraftrichtung erzielt wurde. Um die mechanischen Wuchshemmungen durch das Glas kontrollieren zu können, wurde jeder Versuch doppelt ausgeführt: einmal stand die Fläche der Objektträger senkrecht und einmal parallel zur Lichttrichtung. Fast die ganze Versuchsserie wurde wiederholt, so daß insgesamt in etwa 60 Versuchen das Verhalten von über 600 Pflanzen geprüft wurde. Außerdem kamen als Vergleichspflanzen einige Zweige freiliegend in jedes Aquarium.

Hauptergebnisse dieser Versuche:

1. Bei sämtlichen Sprossen unterblieb vom zweiten Tag ab die Haarbildung völlig.
2. Zunächst wuchsen die Sprosse durchweg geradlinig weiter in der Richtung, die sie vor Versuchsbeginn eingeschlagen hatten. Weder Licht noch Schwerkraft schien irgendeinen Einfluß auf die Wachstumsrichtung zu haben. Der Bau der Sproßachse zeigte anfangs auch durchweg Sproßcharakter, abgesehen vom Fehlen der Haare.
3. Eine große Anzahl der Sprosse zeigte auch während der folgenden 3—4 Wochen (d. h. bis zum Abbruch der Versuche) keine Änderung der Wachstumsweise; nur wurde das Wachstum — vor allem in den schwächer belichteten Aquarien — verlangsamt. Ein anderer Teil nahm jedoch im Verlauf der Versuchszeit völlig rhizoidalen Charakter an, d. h. vor allem wurden die Seitenwände wellig, und die wachsenden Sprosse

bogen sich negativ phototropisch vom Lichte ab. Auch wurden die neu abgegliederten Segmente fast durchweg breiter. Der Zeitpunkt dieser Umstimmung erwies sich deutlich als abhängig:

a) von der Lichtintensität: In den Kulturen unmittelbar am Fenster waren am Ende des Versuchs etwa 20% der wachsenden Sprosse in Rhizoide umgewandelt, in den entsprechenden 3 m vom Fenster entfernt über 50%.

b) von individuellen Faktoren: z. B. änderten die Hauptachsen ihren Charakter viel rascher und in viel höherem Prozentsatz durchschnittlich als die Nebenachsen.

4. Zytologische Änderungen der Zellstrahlung, die auf eine Umkehr der morphologischen Polarität schließen ließen, konnten nicht erkannt werden, obwohl ich zahlreiche Sproßscheiden gerade während der Umstimmungszeit genau beobachtete.

5. An der abgeschnittenen Basis namentlich größerer Zweige entstanden in der Regel Rhizoide, die zunächst ohne Beziehung zur Orientierung im Raume ein kurzes Stück basalwärts von der Pflanze weg wuchsen. Wenn die Basis vom Lichte weg zeigte, wuchsen die Rhizoide ausnahmslos basalwärts weiter; sonst bogen sie sich in der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle (über 90%) unter negativ phototropischer Krümmung vom Lichte weg. Stand die Objektträgerfläche parallel zur Lichtrichtung, so wuchsen die Rhizoide bis zum Abbruch der Versuche durchweg unbegrenzt weiter. Bei senkrechter Orientierung der Glasflächen stießen die Rhizoide natürlich bald auf den dem Licht abgekehrten Objektträger und bildeten dort kleine Haftscheiben, die ihrerseits wieder Rhizoide und manchmal auch Sprosse erzeugten. Eine Wirkung der verschiedenen Lichtintensität ergab sich nur insofern, als das Rhizoidwachstum entsprechend der Abnahme der Lichtstärke im allgemeinen abnahm, was wohl bei der langen Versuchsdauer auf eine verminderte Assimilationstätigkeit zurückgeführt werden muß.

6. Seitensprosse entstanden an Rhizoiden fast ausschließlich an der belichteten und darum bei der Versuchsanordnung konvexen Flanke. Ob das Licht unmittelbar oder mittelbar durch die Wachstumskrümmung den Ort der Seitensproßbildung bestimmt, habe ich nicht untersucht.

7. Irgendeine geotropische Reizempfänglichkeit war nicht festzustellen. Auch im völlig verdunkelten Raume horizontal orientierte Sprosse und Rhizoide änderten ihre Wachstumsrichtung nicht. Das Wachstum war allerdings bei diesen Versuchen recht geringfügig.

Die umgekehrte Verwandlung von Rhizoiden in Sprosse gelang mir nicht; wahrscheinlich war die mir in den Versuchsräumen zur Verfügung stehende Lichtintensität zu gering.

V. Zusammenfassung.

1. *Sphacelaria fusca* Ag., bisher aus deutschen Gewässern nicht beschrieben, wächst ungefähr in und über der Niedrigwasserlinie epiphytisch auf den Westklippen Helgolands. Als „Ebbepflanze“ zeigt sie eine große Widerstandsfähigkeit beim Experimentieren.

2. Das Zytoplasma bildet ein Wabensystem, das verhältnismäßig große Zellsaftvakuolen einschließt, und in dem der Kern aufgehängt ist. Die Zentriolstrahlung kommt dadurch zustande, daß ein Teil dieser Wabenwände auf das Zentriol zu gerichtet ist. Geformte Inhaltskörper (Chromatophoren, Fucosanblasen) in den Strahlungswänden stellen sich aus Gründen der Grenzflächenspannung ebenfalls in die Längsrichtung der Strahlung. Die Strahlungswände besitzen entsprechend der verminderten Brownschen Bewegung eine stärkere Viskosität als das übrige Plasma.

3. Die einzelnen Zellsaftvakuolen färben sich mit Neutralrot verschieden.

4. Während der Kern- und Zentriolwanderungen „wandert“ die Strahlung, d. h. neue Wabenwände, die mit dem Zentriol in Berührung kommen, stellen sich auf dieses ein und die alten verlieren ihre Orientierung. Die neuentstehenden Strahlungswände verlängern sich oft bei ihrer Entstehung.

5. Bei der Kernwanderung verdicken sich die in der Kernwanderungsrichtung gelegenen Plasmawände.

6. Während der Metaphase geht die Strahlung verloren; indem das Strahlungsplasma ein regelmäßiges Schaumgefüge annimmt; gleichzeitig kontrahiert sich der gegen die Strahlung zu ausgezogene Kern.

7. Durch Quellung vermittelt reinen Mineralsalzen, durch Narkotika oder andere schwache chemische oder mechanische Plasmaschädigung läßt sich gleichfalls das Strahlungsgefüge in ein gleichförmiges Schaumgefüge verwandeln. Die Reaktionsgeschwindigkeit der Mineralsalze entspricht der von Fitting u. a. erkannten Reihe für Kationen und Anionen. Das Quellungsausmaß der Zellwand entspricht für die Kationen der Hofmeisterschen Quellungsreihe. Plasmolyse in konz. Seewasser oder in Seewasser + Saccharose hebt die Strahlungsstruktur nicht auf. Die Veränderungen sind anfangs reversibel.

8. Beim Zentrifugieren zeigen Zellen mit ausgeprägter Strahlung (am meisten einige Zeit vor der Prophase) eine stärkere Viskosität als solche, die durch Quellung mit Mineralsalzen oder während der Metaphase ein gleichförmiges Schaumgefüge besitzen. Auch die Brownsche Bewegung beweist gleichartige Viskositätsänderungen.

9. Fasrige Strukturen sind im Leben in der Strahlung nicht zu erkennen, sie treten bei der Fixierung auf als Überreste von Fucosanblasen, als Plasmagerinnsel u. dgl.

10. Diese Vorgänge in der Strahlung sind insgesamt einheitlich zu verstehen unter der Annahme, daß das Strahlungsplasma sich in einem gel-artigen und das übrige Zytoplasma in einem flüssigeren Zustand befindet. Die gel-artigen und visköseren Wände der Strahlung werden durch die seitlich ansetzenden Zytoplasmawände weniger stark hin- und hergebogen als das übrige Plasmagefüge. Der Gelatinierungsprozeß erfolgt unter Einwirkung des Zentriols.

11. Die Querwandbildung geschieht durch Geraderichten von Plasmawänden.

12. Bei einigen Braunalgen und Bacillariaceen, sowie im Phragmoplasten ergeben sich die gleichen Grundzüge des Strahlungsbaues wie bei Sphaecclaria.

13. Die auf die Scheitelzelle folgenden Zellen restituieren neue Scheitel, wenn der alte zerstört wird. Junge Zellen (bis zum Stadium des einmal geteilten Halbsegments) wachsen hierbei in der Sproßachse aus (apikale Restitution); ältere meist senkrecht zur Sproßachse unter Durchbrechung der Seitenwände (seitliche Restitution).

14. Bei apikaler Restitution von Halbsegmenten mit geteiltem Zentriol findet nach Beginn des apikal einsetzenden Restitutionsprozesses eine Drehung der Strahlungsachse um 90° statt. Die Strahlungsachse (morphologische Polarität der Zelle) kann also nicht die Wachstumsrichtung (physiologische Polarität) bestimmen.

15. Der Restitutionsprozeß verzögert die Kernteilung um 24 oder mehr Stunden, ausgenommen wenn die Kernteilung bereits eingeleitet ist. Diese Verzögerung tritt nicht ein, wenn gleichzeitig die Scheitelzelle und die basal angrenzenden Zellen zerstört werden und so durch Materialmangel der Restitutionsprozeß aufgehoben wird.

16. Basale Halbsegmente verlieren nach ihrer Längsteilung die Restitutionsfähigkeit. An ihrer Stelle wachsen Zellen des darunterliegenden apikalen Halbsegments meist seitlich zu neuen Scheitelzellen aus.

17. Lichtmangel läßt Sproßscheidung (restituierende und normal sich entwickelnde) in Rhizoide auswachsen. Eingeleitet wird dieser Umwandlungsprozeß (bei geringfügigem Lichtentzug), indem aus der Scheitelzelle keine Haare mehr gebildet werden.

18. Bei dieser Umkehr der physiologischen Polarität findet ebensowenig eine Umkehr der morphologischen Zellpolarität (Strahlungsachse) statt, wie wenn Sproßzellen an ihrer Basis Rhizoide entstehen lassen.

19. Verkürzte Ganzsegmente teilen sich längs statt quer, wenn die Verkürzung mehr als 40% beträgt. Halbsegmente oder Teile von Halbsegmenten teilen sich quer statt längs bei entsprechender Verlängerung.

VI. Literatur.

- Agardh, C., *Species Algarum rite cognitae*. Vol. II, Sect. I. Greifswald 1828.
- Andrews, Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1915. **56**.
- Berthold, G., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Ebenda. 1882. **13**, 569.
- Boveri, Th., Zellenstudien. H. 6. Die Entwicklung dispermer Seegeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns. *Zeitschr. f. Naturw.* 1907. **43**.
- Bütschli, O., Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.

- Chambers, R., Microdissection Studies I. Amer. Journ. Physiol. 1917. **42**.
—, Changes in Protoplasmic Consistence. Journ. General Physiol. 1919. **2**.
—, The Formation of Aster in Artificial Parthenogenesis. Ebenda. 1921. **4**, 33—40.
- Drüner, L., Studien über den Mechanismus der Zellteilung. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1895. **29**, 271.
- Escoyez, E., Caryocinèse, Centrosome et Kinoplasma dans le Stypocaulon Scoparium. Cellule. 1909. **25**, 179—204.
- Fischer, A., Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.
—, M. H., und Ostwald, W., Zur physikal.-chem. Theorie der Befruchtung. Pflügers Arch. f. Physiol. 1905. **126**, 289ff.
- Fitting, H., Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot. 1915. **56**, 1—64.
—, Untersuchungen über isotonische Koeffizienten und ihren Nutzen für Permeabilitätsbestimmungen. Ebenda. 1917. **58**, 553.
—, Morphologie. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Jena 1921. 15. Aufl.
- Georgévitch, P., L'origine du centrosom et la formation du fuseau chez Stypocaulon scoparium (L) Kütz. Compt. rend. acad. sc. Paris. 1922. **174**, 195—196.
- Giesenhagen, K., Studien über die Zellteilung im Pflanzenreich. Stuttgart 1905.
- Goebel, K., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig und Berlin 1908.
- Haberlandt, G., Über Zellteilungshormone und ihre Beziehungen zur Wundheilung, Befruchtung, Parthenogenesis und Adventivembryonie. Biol. Zentralbl. 1922. **42**, 145ff. 9 Abb.
- Harper, R. A., and Dodge, B. O., The Formation of the Capillitium in Certain Myxomycetes. Ann. of Bot. 1914. **28**, 1—18.
- Heidenhain, M., Ein neues Modell zum Spannungsgesetz der centrierten Systeme. Verh. anatom. Ges. 10. Vers. Breslau 1896. S. 67—77.
- Heilbrunn, L., The Physical effect of Anesthesia upon Living Protoplasma. Biol. Bull. 1920. **39**.
—, An Exper. Study of Cell Division I. Journ. of exp. Zoology. 1920. **30**.
- Hertwig, O., Handbuch der vergleichenden experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena 1906.
- Hottes, Über den Einfluß von Druckwirkungen auf die Wurzel von *Vicia Faba*. Diss. Bonn 1901.
- Kahho, H., Zur Kenntnis der Neutralsalzwirkung auf das Pflanzenplasma. Biochem. Zeitschr. 1921. **117**, 587; **121**, 125.
- Kite, G. L., und Chambers, R. jr., Vital staining of chromosomes and the function and structure of the nucleus. Science. 1912. N. S. **36**, 639.
- Klein, E., Observations on the Structure of Cells and Nuclei. T. II. Quart. Journ. of Microsc. Sc. 1878. **19**.
- Kny, L., Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen. Ber. d. d. Bot. Ges. 1896. **16**, 378.
—, Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen. 2. Mitt. Jahrb. f. wiss. Bot. 1902. **37**, 55.

- Kotte, H., Turgor und Membranquellung bei Meeresalgen. Wissensch. Meeresunters., Abt. Kiel. 1914.
- Kühn, A., Untersuchungen zur kausalen Analyse der Zellteilung usw. Arch. f. Entwicklungsmech. 1920. **46**, 259.
- Kylin, H., Über die Inhaltskörper der Fucoideen. Ark. f. Bot. 1912. **11**.
- , Über die Fucosanblasen der Phaeophyceen. Ber. d. d. Bot. Ges. 1918. **36**, 10.
- Lauterborn, R., Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig 1896.
- Lundegårdh, H., Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen am lebenden Material. Jahrb. f. wiss. Bot. 1912. **51**, 236.
- Magnus, P., Zur Morphologie der Sphacelariaceen usw. Festschr. d. Berl. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1873. **129**.
- Massart, J., La cicatrisation chez les végétaux. Mém. couron. acad. r. Belg. 1898. **57**, 1.
- Mayer, A., Morphol. und physiol. Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. Jena 1920. **1**.
- Meves, Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. Arch. f. mikr. Anatomie u. Entwicklungsgesch. 1902. **61**, 1.
- Miehe, H., Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen. Ber. d. d. bot. Ges. 1905. **23**, 257.
- Naegeli, C., Zellenkerne, Zellenbildung und Zellenwachstum bei den Pflanzen. Zeitschr. f. wiss. Bot. 1899. **1**, 73.
- Nathanson, A., Physiolog. Untersuchungen über amitotische Kernteilungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900. **35**, 48.
- Němec, B., Studien über die Regeneration. Berlin 1905.
- , Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Bot. Zentralbl. 1899. **77**, 241.
- Nichols, S. P., Methods of healing in some algal cells. Amer. Journ. of Bot. 1922. **9**, 18.
- Oltmanns, Fr., Morphologie und Biologie der Algen. 2. Aufl. Jena. 2. Bd. 1922.
- Reinke, Fr., Über den mitotischen Druck. Arch. f. Entw.-Mech. 1900. **9**.
- , J., Beiträge zur vergl. Anatomie und Morphologie der Sphacelarien. Bibl. Botanica. 1891. H. 2/3.
- Rhumbler, L., Versuch einer mechanischen Erklärung der Zell- und Kernteilung. Arch. f. Entw.-Mech. 1896. 527.
- , Mechanische Erklärung der Ähnlichkeit zwischen magnetischen Kraftliniensystemen und Zellteilungsfiguren. Ebenda. 1903. **16**, 526.
- Sauvageau, C., Remarques sur les Sphacelariacées. Journ. de Bot. 1900—1904. **14**, 212.
- Seifriz, Viscosity values of protoplasme. Bot. Gaz. 1920. **70**.
- Speck, J., Oberflächenspannung als eine Ursache der Zellteilung. Heidelberg. Diss. 1918.
- , Beiträge zur Kolloidchemie der Zellteilung. Kolloidchem. Beih. 1920. **12**, 1.
- , Der Einfluß der Salze auf die Plasmakolloide von Actinosphaerium Eichhorni. Acta zoologica. 1921. **1**, 159.

- Strasburger, E., *Histol. Beiträge* IV. 1892. VI. 1900.
- Swingle, W. T., *Zur Kenntnis der Kern- und Zelltheilung bei den Sphaelariaceen.*
Jahrb. f. wiss. Bot. 1897. **30**, 297.
- Tischler, G., *Allgemeine Pflanzenkaryologie.* *Handb. d. Pflanzenat.* 1922. **2**.
- Toni, J. B. de, *Sylloge Algarum Padua.* 1895. **3**.
- Tröndle, A., *Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut.* *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1910. **48**, 171—282.
- , *Neue Untersuchungen über die Aufnahme von Stoffen in die Zelle.* *Biochem. Zeitschr.* 1920. **112**, 259.
- , *Die Aufnahme von Salzen in die Pflanzenzelle.* *Denkschr. d. Schweiz. naturf. Ges.* 1922. **58**, Abh. 1.
- Weber, Fr., *Die Viskosität des Protoplasmas.* *Naturw. Wochenschr.* 1922. N. F. **21**, 113.
- Wildemann, E. de, *Sur la réparation chez quelques algues.* *Mém. couron. de l'acad. Belg.* 1898/99. **58**, 6.
- Winkler, H., *Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie der Pflanzen.*
Handwörterb. d. Naturw. 1913. **3**, 634.
- , *Über Polarität, Regeneration und Heteromorphose bei Bryopsis.* *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1900. **35**, 444.
- Wisselingh, van, *10. Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese.* *Beih. z. Bot. Zentralbl.*
Abt. I. 1921. **38**, 273.
- Zimmermann, W., *Bildarchiv, Freiburg i. Br.* 1923. Nr. 677—679.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [15](#)

Autor(en)/Author(s): Zimmermann Walter Max

Artikel/Article: [Zytologische Untersuchungen an Sphacelaria fusca Ag. Ein Beitrag zur Entwicklungsphysiologie der Zelle. 113-175](#)