

Über die Zellwand von Closterium.

Von

C. van Wisselingh.

Mit 35 Textfiguren.

Obschon die zierlichen, häufig in Gräben und Lachen wachsenden Closterien schon lange¹ Gegenstand der Untersuchung gewesen sind, haben doch nur einzelne Untersucher bei Closterium die Struktur der Zellwand, die Zellteilung und das Wachstum im Zusammenhang studiert. Nur drei Untersucher treten dabei in den Vordergrund, nämlich A. Fischer² (1883), P. Hauptfleisch³ (1888) und J. Lütkemüller⁴ (1902). Die Publikationen dieser drei Autoren zeugen von ernstlicher Arbeit. Die Resultate, welche sie erhalten haben, befinden sich jedoch nicht immer miteinander in Übereinstimmung, was in Rücksicht auf die Schwierigkeiten der Untersuchung nicht Wunder nehmen kann.

Als ich die Karyokinese bei Closterium⁵ bearbeitete, richtete ich mein Augenmerk auch auf die Zellwand. Demzufolge entstanden Zweifel über die Angaben der drei oben genannten Forscher. Ich bin dann, was die Teilung und das Wachstum der Zellwand anbetrifft, zu ganz anderen Ansichten gekommen als meine Vorgänger.

¹⁾ Nägeli, Carl, Gattungen einzelliger Algen. 1849. S. 105 ff.

Bary, A. de, Untersuchungen über die Familie der Konjugaten. 1858. S. 38 ff.

²⁾ Fischer, A., Über die Zellteilung der Closterien. Bot. Zeitg. 1883.

No. 14. S. 225.

³⁾ Hauptfleisch, P., Zellmembran und Hülgallerte der Desmidiaceen. Inaug.-Dissert. 1888.

⁴⁾ Lütkemüller, J., Die Zellmembran der Desmidiaceen. Beitr. z. Biol. d. Pflanz. 1902. S. 347.

⁵⁾ On the structure of the nucleus and karyokinesis in *Closterium Ehrenbergii* Men. Koninkl. Akad. van Wetensch. Amsterdam. 1910.

Ältere Angaben.

Bevor ich meine eigenen Untersuchungen bespreche, will ich eine Übersicht der Resultate anderer Autoren geben. Ich sehe von der Erwähnung der Struktur der Poren ab, die hier nicht zur Diskussion steht.

Die Closterien haben eine dünne Membran, die ohne Anwendung chemischer Reagentien selten Differenzierung in Schichten zeigt. Fischer erwähnt keine Schichten. Hauptfleisch¹ konnte an den abgerundeten Zellenden oft zwei Schichten unterscheiden. Lütkemüller² gelang es bei *Closterium turgidum* Ehrbg. subspec. *giganteum* Nordst., einer großen amerikanischen Spezies, mit Präpariernadeln die zwei Schichten, aus denen die Zellwand zusammengesetzt ist, voneinander zu trennen. Mit Hilfe von Reagentien konnte er dann bei allen von ihm untersuchten Closterien zwei Zellwandschichten unterscheiden und nachweisen, daß die äußere Schicht von der inneren sehr verschieden ist.

Oft enthält die Zellwand bei den Closterien Eisen, sie ist dann gelb oder braun gefärbt. Hauptfleisch³ erwähnt, daß man unter Individuen derselben Spezies dunkel und licht gefärbte neben vollkommen farblosen findet. Nach Klebs⁴ ist die anwesende Eisenverbindung wahrscheinlich Eisenhydroxyd. Mit Hilfe von Ferrocyanalkalium und Salzsäure konnte Lütkemüller nachweisen, daß nur die äußere Schicht stark eisenhaltig sei, während die innere viel weniger Eisen enthielt oder eisenfrei war. Auch das Verhalten gegenüber Jod und Schwefelsäure resp. Chlorzinkjod war bei beiden Schichten verschieden. Die Innenschicht zeigte besonders bei Anwendung des erstgenannten Reagens immer eine deutliche oder starke Zellulosereaktion, während bei der Außenschicht die Zellulosereaktion schwach war, langsam hervortrat oder sich gar nicht einstellte. Das Verhalten Kupferoxydammoniak gegenüber fand Lütkemüller in Übereinstimmung mit der Zellulose-

¹⁾ I. c. S. 39.

²⁾ I. c. S. 370ff.

³⁾ I. c. S. 39.

⁴⁾ Klebs, G., Über Bewegung und Schleimbildung der Desmidiaceen. Biol. Centralbl. No. 12. 1885. 5, 364.

reaktion. Die innere zellulosereiche Schicht verquoll, die äußere zellulosearme leistete Widerstand.

Bei genauer Betrachtung kann man bei *Closterium* gewöhnlich eigentümliche Zeichnungen auf der Zellwand wahrnehmen, nämlich eine Längsstreifung und Tüpfel. Hauptfleisch¹ und Lütkemüller² haben auf diese Erscheinung ihre Aufmerksamkeit gerichtet. Die beiden Untersucher nehmen an, daß die Längsstreifung durch die Anwesenheit feiner miteinander abwechselnder Rippen und Furchen hervorgerufen wird. Nach Hauptfleisch ist das, was sich dem Beobachter wie ein Tüpfel zeigt, eine kleine Vertiefung oder Delle in der Zellwand; aber er nimmt auch an, daß außer solchen Vertiefungen auch echte Poren in der Zellwand vorkommen, d. h. kleine Öffnungen, welche die ganze Wand durchsetzen. Besonders finden sich diese Poren an den Enden der Zellen, wo sie verhältnismäßig groß sind. Lütkemüller, der die Poren in Einzelheiten beschreibt und abbildet, tut der Vertiefungen oder Dellen keine Erwähnung. Hauptfleisch ist der Ansicht, daß die Streifen und Tüpfel in der Außenschicht der Zellwand vorkommen; die Außenschicht ist nach ihm keine echte Kutikula, weil sie sich in konzentrierter Schwefelsäure löst. Lütkemüller glaubt auch bei der Innenschicht die Streifen und Tüpfel beobachtet zu haben.

Die Poren in der Membran an den Enden der Zellen sind, wie Klebs³ zuerst nachgewiesen hat, von großer Bedeutung für die Schleimabscheidung, welche die eigentümlichen Bewegungen der Zellen verursacht. Der Schleim wird nach Klebs und Lütkemüller⁴ vom Protoplasma abgeschieden und tritt durch die Poren an die Oberfläche der Zellen. Derselbe ist kein Zersetzungspunkt der Membran. Bei der Behandlung der Struktur und des Wachstums der Membran ist es deshalb nicht nötig, denselben zu berücksichtigen.

Außer Längsstreifung und Tüpfel zeigt die *Closterium*-wand meistens quer verlaufende Streifen, die man leichter beobachten kann als die Längsstreifen. Diese Querstreifen finden sich in

¹⁾ l. c. S. 38 u. 39.

²⁾ l. c. S. 370.

³⁾ l. c. S. 364 ff.

⁴⁾ l. c. S. 400 ff.

der Mitte der Zellen; bald beobachtet man nur einen Querstreifen, bald mehrere. Oft kommt auch ein Querstreifen in bedeutender Entfernung von der Mitte vor, ungefähr zwischen der Mitte und dem Ende der Zelle; oft zeigt jede Zellhälfte einen derartigen Streifen.

Die Querstreifen verleihen in Verbindung mit der Längsstreifung der Zellwand ein sehr charakteristisches Aussehen. Nach Hauptfleisch¹ ist ihre Anordnung bei den einzelnen Arten von *Closterium* von einer solchen Konstanz, daß sie bei der systematischen Einteilung der Gattung *Closterium* sehr gut verwertet werden kann.

Auf Grund der Untersuchungen von Fischer², Hauptfleisch³ und Lütkemüller⁴ nimmt man jetzt an, daß bei *Closterium* die Zellwand aus Membranstückchen verschiedener Länge zusammengesetzt ist und daß die Querstreifen die Stellen anzeigen, wo die verschiedenen Teile einander berühren. Nach Fischer greift das eine Membranstück über das andere etwas hinüber; er glaubt, daß die verschiedenen Teile der Zellwand auch ein wenig ineinander geschoben sind. Hauptfleisch und Lütkemüller behaupten, daß die verschiedenen Teile schräge dünn auslaufende Ränder haben und daß sie damit untereinander greifen. Aus obigem geht hervor, daß nach Fischer die Zellwand Unebenheiten zeigt, d. h. herumlaufende ringförmige Leisten, während nach Hauptfleisch und Lütkemüller auf der Zellwand derartige Leisten nicht vorkommen.

Die schmalen ringförmigen Membranstücke in der Mitte der Zellen werden von Hauptfleisch und Lütkemüller Querbinden genannt. Fischer versteht unter Querbinden die ringförmigen hervorragenden Leisten, die von den Rändern der hervorspringenden Teile der Zellwand gebildet sind. Fischer versteht unter Querbinden deshalb etwas Anderes als Hauptfleisch und Lütkemüller darunter verstehen. Dieses kann Verwirrung veranlassen. Darum bemerke ich, daß ich in der Folge das Wort Querbinde in demselben Sinne anwende

¹⁾ l. c. S. 39.

²⁾ l. c. S. 229 ff.

³⁾ l. c. S. 39 ff.

⁴⁾ l. c. S. 372 ff.

wie Hauptfleisch und Lütkemüller. Die zwei großen zylindrischen Stücke zwischen den Querbinden und den Endstücken der Zellwand werden Gürtelbänder genannt und die beiden Endstücke heißen Schalen. Die Zellen können deshalb aus Querbinden, Gürtelbändern und Schalen zusammengesetzt sein.

Viel Mühe haben sich die drei schon mehrfach genannten Autoren gegeben, um die Entstehung der verschiedenen Membranstücke und Querstreifen zu erklären. Alle drei nehmen an, daß die Querstreifen bei zwei verschiedenen Prozessen entstehen, nämlich bei der Zellteilung und bei einem Prozeß, dem Fischer den Namen »periodisches Ergänzungswachstum« gegeben hat und das in einer Einschaltung eines neuen zylindrischen Membranstückes besteht. Die Resultate der drei Autoren stimmen weiter darin miteinander überein, daß bei der Zellteilung die Querbinden und die Querstreifen in der Mitte der Zelle entstehen und bei dem periodischen Ergänzungswachstum die Gürtelbänder und die Querstreifen zwischen der Mitte und den Enden der Zelle. In anderen Punkten sind ihre Resultate mehr oder weniger verschieden. Ich werde kurz mitteilen, welche Vorstellung jeder Autor sich von den beiden oben genannten Prozessen gemacht hat.

Fischer meint, daß vor dem Beginne der Querwandbildung die *Closterium*-zelle sich in der Mitte leicht einschnürt, daß bald darauf rechts und links von der Einschnürungsstelle ein ringförmiger Riß entsteht und daß die Membran sich da öffnet. Deshalb entstehen zwei herumlaufende Öffnungen in der Membran. Mit Nachdruck behauptet Fischer, daß nicht allein die äußeren Schichten auseinander weichen, sondern daß die Membran in ihrer ganzen Dicke reißt. Nach Fischer bleiben die Risse sehr lange erhalten und erst bei den Tochterindividuen findet sehr langsam wieder eine Vereinigung der voneinander getrennten Membranteile statt. Fischer erwähnt nicht, wozu die Risse in der Zellwand während der Teilung dienen und stellt, was dies betrifft, auch keine Hypothese auf. Nach der Entstehung der ringförmigen Risse erscheint die Querwand an der Stelle der Einschnürung. Sie erhebt sich als Ringleiste an dem ausgeschnittenen schmalen ringförmigen Membranstück. Sie

wächst in zentripetaler Richtung fort, bis das Zellumen geteilt ist. Die Closteriumzelle zeigt jetzt drei neue Querstreifen, die durch die beiden kreisförmigen Risse und durch die Querwand hervorgerufen sind. Die Ränder des kurzen ringförmigen ausgeschnittenen Membranstückes ragen etwas hervor und bilden ringförmige Leisten an der Oberfläche der Zelle, nämlich die sogenannten Querbinden im Sinne Fischers. Fischer hält es für wahrscheinlich, daß die alten Membraneile sich ein wenig unter die Ringleisten in das kurze abgeschnittene Membranstück hineinschieben. Wenn die Closteriumzelle sich teilt, so spaltet sich die Querwand und gleichzeitig auch das kurze ausgeschnittene Membranstück, an dem die Querwand festsitzt. Der Prozeß fängt an der Oberfläche der Zelle an und setzt sich nach innen fort. Jede Tochterzelle erhält deshalb eine ringförmige Leiste (Querbinde Fischers). Die Wände der neuen Zellhälften, die durch Spaltung der Querwand entstanden sind, sind an den kleinen ringförmigen Stücken der alten Membran befestigt. Während und nach der Spaltung wachsen sie stark aus. In einigen Fällen wächst gleichzeitig auch wieder die Membran der alten Zellhälfte, die demzufolge an Länge und Dicke zunimmt. Der Kern erhält seinen Platz in der neuen Zellhälfte in geringer Entfernung der letztgebildeten Ringleiste. Wenn die Zellteilung sich wiederholt, so entsteht die Querwand gerade dem Kern gegenüber und in Übereinstimmung hiermit entstehen die beiden neuen Ringleisten in der Nähe der älteren. Jede Tochterzelle bekommt eine dieser neuen Ringleisten. Bei der einen Tochterzelle ist dieselbe die einzige; die andere Tochterzelle besitzt eine Ringleiste mehr als die Mutterzelle. Auf diese Weise können Individuen entstehen, die in der Mitte sogar neun Querstreifen zeigen.

Nach Hauptfleisch teilen die Closterien sich nicht immer auf dieselbe Weise. Er macht einen Unterschied zwischen Arten mit Querbinden und Arten ohne Querbinden. Bei letzteren rücken während der Zellteilung die beiden Schalen etwas auseinander und dann wird ein neues sehr schmales zylindrisches Membranstück eingeschaltet, das mit seinen Rändern unter die Ränder der beiden Schalen greift. An diesem neuen Stück entsteht die Querwand, die auf die oben erwähnte Weise fortwächst. Bei

den Closterien mit Querbinden weichen die beiden Schalen nicht auseinander, sondern es entsteht ein kreisförmiger Riß in der jüngeren Schale in geringer Entfernung von der Stelle, wo sie mit ihrem Rand unter die ältere Schale greift. An der Stelle, wo der Riß entsteht, öffnet sich die Wand und es wird ein sehr kurzes zylindrisches Membranstück eingeschaltet. An diesem neuen Membranstück erscheint die Querwand. Der Zellteilungsprozeß verläuft weiterhin bei beiderlei Arten von Closterien auf ähnliche Weise. Wenn die primäre Querwand durch Auflagerung neuer Membranlamellen verstärkt worden ist, beginnt die eigentliche Zellteilung. An der Peripherie reißt das kurze zylindrische Membranstück auf, anscheinend infolge einer Verquellung und danach fängt in der Querwand die Spaltung an, die nach innen zu fortschreitet. Wenn die Zellteilung vollendet ist, kommen die neuen Zellhälften zur Entwicklung; zuerst bilden sich die Spitzen heraus und darauf vergrößert sich die Membran durch Wachstum des freien Randes, der ein wenig in die ältere Zellhälfte hineingeschoben ist. Weil bei jeder Zellteilung ein Streifen (Querbinde) von der jüngeren Zellhälfte abgeht und mit der älteren verbunden bleibt, besitzt die Tochterzelle mit der älteren Wandhälfte immer eine Querbinde mehr als ihre Mutterzelle. Auf diese Weise entstehen Individuen, die eine Anzahl Querstreifen in der Mitte zeigen.

Die Vorstellung, die Lütkemüller sich von dem Zellteilungsprozeß gemacht hat, weicht in einigen Punkten bedeutend von den Ansichten von Fischer und Hauptfleisch ab. Die Ursache dieser Verschiedenheit war die Entdeckung eines Querstreifens, der sich von den übrigen unterschied. Wie Hauptfleisch, nimmt auch Lütkemüller an, daß die verschiedenen Membranstücke mit abgeschrägten Rändern untereinander greifen und daß der Rand eines älteren Membranstückes über dem Rand eines jüngeren liegt. An den Stellen, wo die Membranstücke einander berühren, zeigt die Membran Querstreifen. Die Längsstreifung ist daselbst unterbrochen, während die Tüpfel fehlen. Außer diesen Querstreifen beobachtete Lütkemüller noch einen Querstreifen in der jüngeren Zellhälfte in geringer Entfernung der älteren. Auch

hier ist die Längsstreifung unterbrochen und fehlen die Tüpfel. Dieser Querstreifen wird hervorgerufen durch eine kleine nach innen gerichtete ringförmige Falte der Zellwand. Lütkemüller nennt diese Falte Ringfurche. Durch diese Falte wird der einzige Querstreifen, der sich auf der jüngeren Zellhälfte zeigt, hervorgebracht. Derselbe fehlt nur bei sehr jungen Zellhälften, deren Membran noch nicht zur vollkommenen Entwicklung gekommen ist. Die Ringfurche ist die Stelle, an welcher stets die Zellteilung stattfindet. Lütkemüller betont sehr, daß das konstante Vorkommen der Ringfurche früheren Untersuchern vollständig entgangen ist. Die Zellteilung beginnt mit dem Auseinanderrücken der beiden Zellhälften unter Dehnung der inneren Zellwandschicht in der Ringfurche. An diesem Teil der Zellwand entsteht die Querwand, die in zentripetaler Richtung fortwächst, bis das Zellumen vollends geteilt ist. Später spaltet die Querwand in zwei Hälften und der Membranzylinder reißt an der Stelle, wo die Querwand an demselben festsetzt, entzwei. Aus jeder Hälfte der Querwand entwickelt sich eine neue Zellhälfte. Noch bevor diese zur völligen Entwicklung gekommen ist, entsteht an ihrer Basis in der Nähe der älteren Zellhälfte eine neue Ringfurche. Bei der nächsten Zellteilung kommt daselbst die Querwand zur Entwicklung. Bei jeder Zellteilung geht von der jüngeren Zellhälfte ein schmaler Streifen (Querbinde) ab, der mit der älteren Zellhälfte verbunden bleibt, so daß jedesmal eine Zelle entsteht, die eine Querbinde mehr besitzt als ihre Mutterzelle.

Wie aus obigem hervorgeht, erklären die drei genannten Autoren die Vermehrung der Querbinden und Querstreifen der Hauptsache nach auf ähnliche Weise. Sie kommt nach ihnen dadurch zustande, daß bei jeder Zellteilung von der jüngeren Zellhälfte ein Streifen abgegliedert wird, der mit der älteren Zellhälfte verbunden bleibt. Lütkemüller nimmt nicht an, daß sich bei der Zellteilung die Zellwand zufolge der Entstehung kreisförmiger Risse öffne. Obschon er deshalb von der Zellteilung eine andere Vorstellung hat als seine Vorgänger, kommt er doch in Übereinstimmung mit Hauptfleisch zu dem Resultat, daß die Zellteilung eine Zusammen-

fügung von jüngeren und älteren Zellwandteilen veranlaßt und daß diese Teile mit abgeschrägten Rändern ineinander greifen.

Was die Entstehung der Gürtelbänder anbetrifft, haben die drei genannten Autoren die folgenden Resultate erhalten. Nach Fischer ist bei den Gürtelbandclosterien nach der Zellteilung die neue Zellhälfte der älteren noch nicht ähnlich; sie besteht nur aus einem Schalstück und besitzt noch kein Gürtelband; bei der neuen Zellhälfte greift in geringer Entfernung von ihrer Basis Einschaltung eines zylindrischen Membranstückes Platz, das zum Gürtelband der neuen Zellhälfte auswächst. Bei diesem Prozeß entsteht ein kreisförmiger Riß und die Zellwand öffnet sich an der Stelle, wo das neue Membranstück eingeschaltet wird. Die älteren Wandteile ragen über das neue Membranstück hervor und bilden Ringleisten (Querbinden Fischers), gerade umgekehrt wie bei der Bildung von Ringleisten während der Zellteilung. Durch die Bildung des neuen Membranstückes oder Gürtelbandes wird die neue Zellhälfte der älteren ähnlich, die schon ein Gürtelband besaß.

Die Beschreibung, welche Hauptfleisch von der Bildung der Gürtelbänder gibt, ist der von Fischer sehr ähnlich. Die einzige Verschiedenheit besteht darin, daß Hauptfleisch die Bildung der hervorragenden Ringleisten nicht erwähnt; er nimmt an, daß das neue Membranstück mit zugeschrägten Rändern unter die angrenzenden Membranstücke greift.

Auch das Resultat, zu dem Lütkemüller bezüglich der Entstehung der Gürtelbänder gelangt ist, stimmt in mancher Hinsicht mit dem der beiden vorigen Untersucher überein, aber nach Lütkemüller entsteht in der Wand der neuen Zellhälfte in der Nähe ihrer Basis kein Kreisriß, sondern es bildet sich daselbst eine Ringfurche, die zu einem zylindrischen Membranstück, dem Gürtelband, auswächst. Dieses Membranstück erhält in geringer Entfernung von demjenigen Ende, das sich ungefähr in der Zellmitte befindet, wieder eine Ringfurche. An dieser Stelle findet die nächste Teilung statt.

Eigene Untersuchungen. Material.

Schon lange hatten die Closterien mein Interesse erregt, doch Mangel an Material war die Ursache, daß ich schon angefangene Untersuchungen nicht fortsetzen konnte. Im März und April 1910 gelang es mir, *Closterium Ehrenbergii* Menegh. während einiger Wochen mit gutem Erfolg zu kultivieren und im Juni und Juli 1911 gelang mir das auch mit *Closterium acerosum* (Schrank) Ehrenb. Von beiden Arten verfügte ich demzufolge über gesundes und reichliches Material mit zahlreichen Teilungsstadien. Dadurch konnte ich die Untersuchung über die *Closterium*-wand wieder aufnehmen und nach meiner Meinung zu einem guten Ende bringen.

Die beiden obengenannten Arten wurden in einem Graben bei Groningen gefunden. Bei beiden war die Zellwand farblos oder fast farblos im Gegensatz von Exemplaren derselben Arten, die ich in der Umgegend von Steenwyk gefunden hatte, deren Wand dem Eisengehalt zufolge gelb oder braun gefärbt war.

Methode.

Weil die Zellwand der Closterien sehr dünn ist und dabei viele Eigentümlichkeiten, sowohl was ihre Struktur als ihre Entwicklung anbetrifft, zeigt, mußte ich sehr verschiedene Methoden anwenden, um die Fragen, welche sich bei der Untersuchung ergeben, lösen zu können. Sowohl lebendiges, als fixiertes Material wurde von mir untersucht. Als Fixiermittel benutzte ich das Flemmingsche Gemisch (Osmiumsäure 0,5, Chromsäure 0,9, Eisessig 6, Wasser 120 Gramm) und absoluten Alkohol. Das fixierte und frische Material behandelte ich mit verschiedenen Reagenzien, nämlich mit Chromsäurelösung, Schultzes Mazerationsmittel (Kaliumchlorat und Salpetersäure), Jodjodkalilösung und Schwefelsäure von 76% (4 Gewichtsteile von 95% und 1 Gewichtsteil Wasser) und 85,5% (9 Gewichtsteile von 95% und 1 Gewichtsteil Wasser). Von der Chromsäure benutzte ich wässrige Lösungen von 20 bis 50%, die ich unter dem Deckglase zufließen ließ. Mit Kaliumchlorat und Salpetersäure (50%) wurde auf dem Objektglas erhitzt. Jodjod-

kaliumlösung und Schwefelsäure ließ ich nacheinander unter dem Deckglase zufließen. Diese Methode hat den Vorteil, daß während der Einwirkung der Reagenzien die Objekte fortwährend beobachtet werden können. Übertragung der kleinen Objekte von der einen Flüssigkeit in eine andere würde außerdem sehr beschwerlich gewesen sein. Man muß dabei jedoch berücksichtigen, daß die Reagenzien durch Mischung mit dem Wasser auf dem Objektglas einigermaßen verdünnt werden. Die Closterien wurden auch bis auf 300° C in zugeschmolzenen Röhrchen in Glyzerin erhitzt. Weiterhin benutzte ich Farbstoffe, besonders Rutheniumrot in schwach ammoniakalischer Lösung. Die verschiedenen Methoden der Untersuchung wurden meist kombiniert.

Zur Lösung einiger Fragen, welche sich beim Studium der Zellteilung und des Wachstums ergaben, war es nötig, die Closterien einzeln auf Objektgläsern zu kultivieren, täglich bei denselben Messungen zu machen und sie zuletzt mit Reagenzien zu untersuchen, um genau feststellen zu können, welche Veränderungen die Zellwand erfahren hatte. Dieser Methode des Arbeitens habe ich es besonders zu danken, daß meine Untersuchung zu einem befriedigenden Resultat geführt hat.

Über die chemische Natur der Zellwand.

Bei *Closterium* besteht die Zellwand aus verschiedenen chemischen Bestandteilen. Einen dieser Bestandteile, die Zellulose, kann man mit Chlorzinkjod oder mit Jodjodkaliumlösung und einigermaßen verdünnter Schwefelsäure (76%) leicht nachweisen. Der Anwesenheit von Zellulose zufolge wird die Zellwand durch diese Reagenzien blau gefärbt. Neben Zellulose kommt in der Zellwand eine Substanz vor, die durch Rutheniumrot gefärbt wird. Durch dieses Reagens, das man am besten in schwach ammoniakalischer Lösung anwendet, wird die ganze Zellwand lebhaft rot gefärbt. Mit Rutheniumrot färbt man Pektinstoffe, gegenüber reiner Zellulose aber ist es indifferent. Die Rotfärbung wird deshalb durch einen anderen Stoff als Zellulose hervorgerufen. Man kann die Zellwand von diesem Stoff durch Erhitzen mit Glyzerin in zugeschmolzenen Röhren (bei 300°) befreien. Derselbe wird dann ganz oder fast ganz zersetzt

und aus der Zellwand entfernt. Die Zellwand wird dann durch Rutheniumrot nicht mehr gefärbt (*Closterium Ehrenbergii*) oder sie zeigt nur eine äußerst schwache rote Färbung (*Closterium acerosum*). Läßt man unter dem Deckglas der bis auf 300° in Glyzerin erhitzten Zellwand Kupferoxyd-ammoniak zufließen, so beobachtet man, daß die Zellwand sich rasch löst (*Closterium Ehrenbergii*) oder daß sie langsam zerfließt und sich teilweise löst, während ein geringer häutiger Rest zurückbleibt (*Closterium acerosum*). Durch die üblichen Zellulosereagenzien wird die in Glyzerin erhitzte Zellwand leicht und rasch blau gefärbt. Dieselbe verhält sich dann wie mehr oder weniger reine Zellulose, da ja alle andere Zellwandsubstanz ganz oder fast ganz entfernt ist.

Die Zellulose und die Substanz, welche durch Rutheniumrot gefärbt wird, sind die beiden Hauptbestandteile der Zellwand. In dem äußersten Schichtchen kommt noch eine andere Substanz vor. In der Zellwand sind deshalb wenigstens drei Stoffe vorhanden. Wenn man sie hintereinander mit Jodjodkalium-lösung und 76 proz. Schwefelsäure behandelt, so kann man feststellen, daß die verschiedenen Teile der aufgequollenen Wand verschieden gefärbt sind. Das äußerste Schichtchen ist gelb; der innere Teil zeigt eine starke und der mittlere Teil eine viel schwächere Zellulosereaktion.

Die durch Rutheniumrot gefärbte Substanz ist vielleicht ein Gemenge verschiedener chemischer Verbindungen.

Die Eisenverbindungen (s. oben) liegen im äußeren Teil der *Closterium*-wand, als eigentlicher Zellwandstoff können sie nicht betrachtet werden.

Die Struktur der Zellwand.

Obschon ich viele Beobachtungen von Fischer, Hauptfleisch und Lütkemüller bestätigen konnte, bin ich doch bezüglich der Struktur und der Entwicklung der Zellwand zu ganz anderen Vorstellungen gekommen als die genannten Autoren. Ich nehme nicht an, daß die Zellwand der Closterien aus Schalstückchen, Querbinden und Gürtelbändern zusammengesetzt ist, sondern, wie sich in dieser Abhandlung zeigen wird, bin ich zu dem Resultat gelangt, daß man die *Closterium*-wand als ein

Ganzes betrachten muß. Sie ist zusammengesetzt aus übereinander liegenden Schichten. Die inneren umschließen den ganzen Zelleib, während die äußeren die darunterliegenden nur teilweise bedecken. Demnach ist die Zellwand nicht überall gleich dick, sie entsteht nicht stückweise, sondern sie entwickelt sich als Ganzes aus dem Plasma, aus ihm entstehen hintereinander die Zellwandschichten, die vom Anfang an innig miteinander verbunden sind und später allmählich miteinander verschmelzen.

Hauptfleisch und Lütkemüller haben bei der Zellwand der Closterien auch schon etwas von einer schichtenweisen Struktur entdeckt. Hauptfleisch¹ erwähnt, daß an den Enden der Zellen Schichtung der Membran wahrnehmbar ist. Lütkemüller² unterscheidet eine Außenschicht und eine Innenschicht. Kein einziger Untersucher hat jedoch den Verlauf der verschiedenen Schichten genau verfolgen können. Zum Teil vielleicht unter dem Einfluß herrschender Ansichten haben alle angenommen, daß da, wo die verschiedenen Membranstücke aneinander grenzen, die Zellwandschichten unterbrochen sind, d. h. daß an der Grenze zweier Membranstücke die Schichten des einen aufhören und die des anderen anfangen. Das ist aber nicht der Fall. Mit Hilfe von Reagenzien ist es mir u. a. sehr gut gelungen nachzuweisen, daß der innere Teil der Zellwand, der reich an Zellulose ist, ohne Unterbrechung das ganze Lumen umgibt. Daß diese Tatsache früheren Untersuchern entgangen ist, findet seine Erklärung zum Teil in der Schwierigkeit, welche die Untersuchung der Closteriumwand bietet; zum Teil ist es auch dem Umstände zuzuschreiben, daß die verschiedenen Untersucher zu wenig Reagenzien angewendet haben.

Die beiden von mir untersuchten Closteriumarten haben sehr dünne Zellwände, was bei Closterien allgemein der Fall ist. Bei *Closterium acerosum* kann die Zellwand etwas dicker werden als bei *Closterium Ehrenbergii*. Bei *Closterium Ehrenbergii* ist sie sehr fein der Länge nach gestreift und zeigt einen oder mehrere Querstreifen. Bei *Closterium acerosum* kann man überdies auch zahlreiche feine Tüpfel auf der Wand

¹⁾ l. c. S. 39.

²⁾ l. c. S. 370 u. 371.

beobachten. Um die Wandzeichnungen besser wahrnehmen zu können, löste ich den Zellinhalt durch Behandlung mit Chromsäure und färbte die Wand mit Rutheniumrot. Auch zerbrochene Closterien, die ihren Inhalt verloren haben, eignen sich für die Untersuchung. Die Zeichnung auf der Wand ist nicht immer deutlich zu sehen, bei jungen dünnen Zellwandteilen ist sie kaum wahrnehmbar; bei älteren kann sie sehr deutlich sein. Bei *Closterium acerosum* sind bald die Längsstreifen, bald die Tüpfel am besten zu beobachten. Je nachdem die Zellwand bei *Closterium acerosum* dicker und aus älteren Schichten zusammengesetzt ist, sind die Tüpfel größer und deutlicher. In Übereinstimmung hiermit kommt es vor, daß man an einem Wandteil mit alten Schichten die Tüpfel deutlich beobachtet, während dünnerne, die nur aus jüngeren Schichten bestehen, ausschließlich die Längsstreifung deutlich zeigen. Weiter konnte ich an dickeren Membranteilen mit älteren Schichten feststellen, daß die Streifchen und Tüpfel besonders bei verschiedener Einstellung gut wahrnehmbar waren und aus meinen Beobachtungen konnte ich schließen, daß die äußeren Schichten nur die Tüpfel und die inneren besonders die Streifchen zeigten. Nach der gangbaren Auffassung zeigt die Zellwand Längsstreifung, weil sie mit feinen Rippen ausgestattet ist und Tüpfel, weil zwischen den Rippen Dellen oder Poren vorkommen. Die Anwesenheit von Längsrippen auf der Zellwand habe ich bei den von mir untersuchten Arten nicht feststellen können und sie steht auch nicht in Übereinstimmung mit der Tatsache, daß man die Streifchen und die Tüpfel besonders bei verschiedener Einstellung gut wahrnehmen kann, die Streifchen bei den inneren Schichten und die Tüpfel bei den äußeren. Wenn die Wand in der Tat mit feinen Längsrippen ausgestattet ist, so glaube ich, daß man dieselben vielmehr an der inneren Seite als an der äußeren Seite suchen muß. Auch fand ich, daß die Tüpfel nicht so genau zwischen den Streifchen in Reihen geordnet waren, als andere Untersucher angeben.

Nicht weniger merkwürdig als die Längsstreifung und die Tüpfel sind die Querstreifen, die in verschiedener, doch immer

in geringer Zahl auf der Zellwand vorkommen (siehe die Figuren). Da wo die Querstreifen sich zeigen, ist die Längsstreifung unterbrochen oder undeutlich. Bei *Closterium acerosum* fehlen daselbst auch die Tüpfel. Die Querstreifen kann man zumal bei schwacher Vergrößerung (bei 100 maliger) deutlich beobachten, besonders wenn die Zellwand mit Rutheniumrot gefärbt ist. Sie zeigen sich dann dunkler gefärbt als die übrige Zellwand. Bei stärkerer Vergrößerung (500 oder 1000) kann man die Längsstreifung und die Tüpfel gut wahrnehmen und man kann feststellen, daß an den Stellen der Querstreifen die Längsstreifung unterbrochen ist und die Tüpfel fehlen. Die Querstreifen sind viel deutlicher als die Längsstreifchen, aber doch immer schmal. Die zwischen den Querstreifen sich befindenden Teile der Zellwand haben sehr verschiedene Länge. Nach Behandlung mit Jodjodkaliumlösung und 76 proz. Schwefelsäure zeigt die gequollene und blau gefärbte Zellwand helle Querstreifen. Die Zahl und die Stelle der Querstreifen ist einer großen Abwechslung unterworfen (siehe die Figuren).

Man kann zweierlei Querstreifen unterscheiden.

Erstens Querstreifen (z. B. Fig. 1, 2, 3, 21, 22, 23 und 26, s) an der Grenze der Membranstücke, welche eine verschiedene Dicke haben. Bei einem dickeren Membranstück ist an der Peripherie die Zellwandsubstanz älter als die des angrenzenden dünnern Membranstückes. Diese ältere Substanz bildet bei dem dickeren Membranstück die äußerste Zellwandschicht, welche sich fortsetzt bis an den Querstreifen, der die Grenze der beiden Membranstücke andeutet. Die unter der genannten Schicht sich befindenden Schichten setzen sich weiter fort; sie kommen bei den beiden angrenzenden Membranstücken vor.

Zweitens kann man Querstreifen (Fig. 3, 4, 5, 10, 11, 21, 22, 23, 24, 26, 27 und 30, doppelter Streifen t) unterscheiden, die sich an dünnen Stellen in Membranstücken zeigen, deren Wand übrigens eine gleichmäßige Dicke hat. An den genannten Stellen ist die Längsstreifung unterbrochen oder undeutlich, während bei *Closterium acerosum* auch die Tüpfel fehlen. Die erstgenannten Querstreifen sind durch Zerreißung der älteren äußeren Zellwandschichten entstanden, was immer bei der Zellteilung stattfindet, aber auch ohne Zellteilung ge-

schehen kann. Die letztgenannten Querstreifen deuten die Stellen an, wo Zerreißung von Zellwandschichten stattfinden wird. In vielen Fällen bezeichnen sie deshalb die Stellen, wo die Zellen sich teilen werden.

Lütkemüller¹ hat die Aufmerksamkeit auf diese wichtige Tatsache gelenkt. Er erwähnt, daß bei Closterium die Teilungsstelle präformiert ist, aber er gibt von dieser eine unrichtige Beschreibung und gibt ihr demzufolge auch einen unrichtigen Namen. Er nennt sie Ringfurche. Bei lebendigem Material habe ich jedoch von einer Furche oder Falte in der Zellwand durchaus nichts beobachten können, wohl aber bei fixiertem oder bei anderem toten Material (Fig. 16f). Über die Bildung von Falten in der Zellwand beim Absterben und beim Fixieren der Closterien werde ich später noch einige Mitteilungen machen.

Die oben erwähnten Einzelheiten der Querstreifen kann man ohne Hilfe von Reagenzien gewöhnlich nicht beobachten; mit Reagenzien dagegen erhält man sehr lehrreiche Objekte, besonders mit solchen, die Quellung und Färbung der Zellwand hervorrufen, wie Jodjodkaliumlösung und einigermaßen verdünnte Schwefelsäure (76 oder 85,5%). Weiter sind für die Untersuchung der Zellwand Schultzes Mazerationsmittel (Kaliumchlorat und Salpetersäure) und Chromsäurelösung sehr geeignet, weil sie lösend auf den Zellinhalt und die Zellwand einwirken. Auch Farbstoffe, wie z. B. Rutheniumrot, können gute Dienste bieten. Oft ist es erwünscht, die Objekte mit verschiedenen Reagenzien hintereinander zu behandeln, z. B. erst mit Chromsäurelösung, um den Zellinhalt zu lösen und dann mit Jodjodkalium und Schwefelsäure.

Auf den folgenden Seiten werde ich verschiedene Figuren erklären, welche auf die Zusammensetzung der Zellwand Bezug haben. Fig. 21 bis einschließlich Fig. 30 stellen Exemplare von *Closterium Ehrenbergii* dar, die kurze Zeit mit Chromsäurelösung behandelt worden sind und darauf mit Jodjodkaliumlösung und 76 proz. Schwefelsäure. Die Schwefelsäure hat die Zellwände zur Aufquellung gebracht und durch das Jod sind sie blau gefärbt worden. Zufällige Umstände,

¹⁾ I. c. S. 373 ff.

wie die geringere oder stärkere Verdünnung der Schwefelsäure mit dem Wasser, das sich auf dem Objektglas befindet, können dazu beitragen, daß die Zellwand bald etwas mehr bald etwas weniger aufquillt. Die verschiedenen Membranstücke kann man immer deutlich unterscheiden.

Fig. 21 stellt ein Exemplar dar, dessen Wand wenig kompliziert ist. Sie besteht aus einer älteren dickeren Hälfte (a) und einer jüngeren dünnernen Hälfte ($n + n^1$). Außer dem Querstreifen (s) an der Grenze dieser beiden Membranhälften zeigt die Zellwand noch einen Querstreifen (t) in der jüngeren Hälfte nahe bei der älteren. Dieser Streifen ist vom ersten ver-schieden; er befindet sich an der Stelle, wo später die äußeren Zellwandschichten zerreißen, wie bei der Zellteilung. In den Figuren ist er durch eine doppelte Linie angedeutet.

Fig. 22, 23 und 24 stellen Pflänzchen dar, deren ältere Membranhälften jeweils aus zwei ($a_1 + a_2$), drei ($a_1 + a_2 + a_3$) und vier ($a_1 + a_2 + a_3 + a_4$) Stücken von verschiedener Länge zusammengesetzt sind; die jüngere Membranhälfte zeigt wieder den oben erwähnten Streifen (t). Bei dem Exemplar, das Fig. 25 darstellt, ist dieser Streifen noch nicht vorhanden. Dessen ältere Membranhälfte bestand aus vier Membranstücken ($a_1 + a_2 + a_3 + a_4$). Das Exemplar, das Fig. 27 wiedergibt, zeigte in der Mitte nicht weniger als 13 Querstreifen, von welchen einer (t) in der jüngeren Membranhälfte ($n + n^1$) an der Teilungsstelle lag. Die schon vorhandene Scheidewand (q) hatte infolge der Behandlung mit Reagenzien sich losgerissen und sich zusammengezogen.

Fig. 26 zeigt eine bedeutende Verschiedenheit gegenüber den vorigen Figuren. Das Stück (i i), das die dünnste Membran besitzt, befindet sich nicht an einem der beiden Enden der Zelle, sondern in der Mitte. Es zeigt ungefähr in seiner Mitte einen Streifen (t), der dem obenerwähnten Streifen in der jüngeren Membranhälfte ähnlich ist. Das eine Endstück (e) besteht aus einem Teil, das andere ($e_1 + e_2$) aus zwei Teilen.

Fig. 13 stellt ein Exemplar von *Closterium acerosum* dar, das mit Jodjodkaliumlösung und 76 proz. Schwefelsäure behandelt ist. Es zeigt Übereinstimmung mit dem letzterwähnten Exemplar von *Closterium Ehrenbergii*, doch besitzt es in der Mitte nicht ein sondern drei Membranstücke mit einer dünnernen

Wand. Das mittelste Stück (i^1) hat die dünnteste Wand; an dessen beiden Seiten befindet sich ein Stück mit dickerer Wand (i und i) und daneben die beiden Endstücke mit noch dickerer Membran; das eine Endstück (e) besteht aus einem Teil, das andere ($e_1 + e_2$) aus zwei Teilen.

Die Fig. 9, 10, 11 und 12 geben Exemplare von *Closterium acerosum* wieder, die mit Kaliumchlorat und Salpetersäure erwärmt und darauf mit Jodjodkaliumlösung und 76 proz. Schwefelsäure behandelt sind. Die Zellwände sind demzufolge blau gefärbt und stark aufgequollen. Die verschiedene Dicke der Membranstücke ist sehr auffallend; besonders ist bei den durch die Fig. 9 und 12 vorgestellten Exemplaren die Verschiedenheit groß zwischen der jüngeren (n) und älteren (a und $a_1 + a_2$) Membranhälften.

Fig. 6 ist eine Abbildung von *Closterium acerosum*, fixiert mit Flemmingschem Gemisch und nach stärkerer Einwirkung von Chromsäurelösung. Auch hier ist bei der stark aufgequollenen Wand die Verschiedenheit in Dicke zwischen der jüngeren (n) und älteren (a) Membranhälften sehr groß.

Die Fig. 1, 2, 3, 4 und 5 sind Abbildungen von *Closterium acerosum*, fixiert mit dem Flemmingschen Gemisch und nach schwächerer Einwirkung von Chromsäurelösung. Die Zellwand ist wenig oder nicht aufgequollen; die verschiedenen Querstreifen und Membranstücke sind leicht wahrnehmbar, besonders nach Färbung mit Rutheniumrot.

Die jüngeren noch sehr dünnwandigen Zellhälften (Fig. 1, 2, 6, 9, 12 (n)) zeigen noch keinen Querstreifen an der Stelle, wo die älteren Zellwandlagen zerreißen werden. Wenn die Zellwand der jüngeren Zellhälfte älter und dicker ist, ist dieser Querstreifen (Fig. 3, 4 und 10, t) immer wahrnehmbar. Auch ist ein ähnlicher Querstreifen (t) bei den Exemplaren zu bemerken, die durch die Fig. 5 und 11 repräsentiert sind, nämlich in der Mitte des mittelsten dünneren Membranstückes. Bei dem Pflänzchen, das in Fig. 13 abgebildet ist, kommt dagegen ein solcher Querstreifen noch nicht vor.

Was die Querstreifen anbetrifft, welche an den Grenzen von Membranstücken verschiedener Dicke vorkommen, bemerke ich, daß sie nicht immer deutlich wahrnehmbar sind. Bisweilen

beobachtete ich in einiger Entfernung von den deutlichen Streifen in der älteren Zellhälfte Streifen, welche kaum zu unterscheiden waren. Demzufolge entstand die Frage, ob während der Entwicklung der Zellwand allmählich Querstreifen ausgelöst werden können.

Wenn man verschiedene Exemplare von *Closterium acerosum* und *Closterium Ehrenbergii* betrachtet, so wird man nicht allein überrascht durch die großen Verschiedenheiten, welche die Zellwand bei jeder Spezies an und für sich darbietet, sondern auch durch die Ähnlichkeit, die gewisse Exemplare beider Arten zeigen. Man vergleiche z. B. Fig. 3 mit Fig. 21 und Fig. 11 mit Fig. 26. Nicht schwer ist es, sehr viele Variationen in der Zusammensetzung aus Membranstückchen, welche die Zellwand bei der einen Spezies zeigt, auch bei der anderen aufzufinden und wahrscheinlich gilt für alle Variationen, daß sie sowohl bei der einen als bei der anderen Spezies vorkommen können.

Die Zellulosereaktion mit Jodjodkaliumlösung und 76 proz. Schwefelsäure ist, wie zu erwarten ist, nicht bei allen Membranstücken gleich stark. Im allgemeinen werden die Membranstücke um so dunkler gefärbt, je nachdem sie dicker und älter sind. Anstatt die Closterien blau zu färben mit einem Zellulosereagens, kann man sie auch mit einer schwach ammoniakalischen Lösung von Rutheniumrot rot färben. Dieser Farbstoff färbt im allgemeinen die älteren Membranstücke stärker als die jüngeren. Die älteren Teile kann man also auch an ihren stärkeren Reaktionen erkennen.

Junge noch sehr dünne Membranhälften (Fig. 9, 12, 1 und 2, n) werden mit Jodjodkaliumlösung und 76 proz. Schwefelsäure deutlich aber nur lichtblau gefärbt und mit Rutheniumrot lichtrot, während die älteren Membranhälften viel dunkler gefärbt werden. Wenn die Zellwand der jüngeren Membranhälften sich mehr entwickelt hat, ist die Verschiedenheit geringer (Fig. 21, 22, 23, 24, 10, 3, 4) und bisweilen wird die jüngere Membranhälfte ungefähr gleich stark gefärbt wie die ältere. Letzteres konnte ich mehrmals beobachten bei Exemplaren, die in Teilung begriffen waren (Fig. 27, n und a). Auf Grund des oben Erwähnten muß man annehmen, daß die Verschiedenheit allmählich geringer wird.

Die Fig. 5, 11 und 26 stellen Pflänzchen dar mit einem dünnern Membranstück (i i) in der Mitte, das bedeutend lichter durch Rutheniumrot oder Jod und Schwefelsäure gefärbt wird als die anderen. Fig. 13 gibt ein Pflänzchen dar mit einem dünnen Membranstück (j¹) in der Mitte wieder, das durch Jod und Schwefelsäure lichtblau gefärbt ist und sich zwischen zwei dickeren Membranstücken befindet (i und i), die dunkler gefärbt sind, während die Endstücke (e und e₁ + e₂) noch dicker und noch dunkler gefärbt sind.

Es kann vorkommen, daß jüngere Membranstücke eine stärkere Zellulosereaktion zeigen als ältere, d. h. als solche, die an der Peripherie ältere Schichten besitzen. Bei vielen Exemplaren von *Closterium Ehrenbergii* konnte ich diese Erscheinung beobachten. Ein paar Vorbilder werde ich zur Erklärung geben. Das Pflänzchen, das in Fig. 23 dargestellt ist, besteht aus vier Membranstücken. Von diesen vier wurde Membranstück a₃ durch Jod und Schwefelsäure am dunkelsten gefärbt, während Membranstück a₁ und a₂ gewiß älter sind. Membranstück a₂ ragt nämlich über a₃ hervor, und a₁ wieder über a₂. Man kann also leicht erkennen, welche Membranstücke die ältesten sind. Das Pflänzchen, das in Fig. 24 wiedergegeben ist, besteht aus fünf Membranstücken, von denen a₄ am dunkelsten gefärbt wurde. Man muß also annehmen, daß die Membranstücke a₁, a₂ und a₃ älter sind als a₄. Das Pflänzchen, das in Fig. 25 abgebildet ist, ist auch aus fünf Membranstücken zusammengesetzt. Membranstück a₃ wurde am stärksten blau gefärbt, während die Membranstücke a₁ und a₂ älter sind. In Fig. 29 stellt Membranstück e₃ das am dunkelsten gefärbte vor, während e₂ und e₁ doch älter sind. In Fig. 27 sind nebeneinander viele schmale Membranstücke abgebildet. Die schmalsten sind der Behandlung mit Jod und Schwefelsäure zufolge am meisten zusammengezogen und waren weniger blau gefärbt als die breiteren, von denen die meisten (a₂, a₃ und a₄) älter sind.

Nach Behandlung mit Jodjodkaliumlösung und Schwefelsäure ist auch die schichtenweise Struktur der Zellwand bisweilen deutlich wahrnehmbar. Was man immer besonders gut beobachten kann ist, daß der innere Teil der Zellwand reicher an Zellulose

ist, als die äußeren Lagen; derselbe wird durch Jodjodkaliumlösung und Schwefelsäure dunkelblau gefärbt und ist um die ganze Zelle herum deutlich zu unterscheiden. Unterbrechungen kommen in demselben nicht vor. Er ist das gemeinschaftliche Eigentum aller Membranstücke (Fig. 21 bis einschließlich Fig. 30, Fig. 9 bis einschließlich Fig. 13, z). Mit den äußeren Schichten ist das, wie oben schon erwähnt, nicht der Fall. Dazu ist jedoch zu bemerken, daß im allgemeinen die Zellwandschichten um so mehr modifiziert sind (weniger Zellulose enthalten und sich durch größere Aufschwellung in Schwefelsäure kennzeichnen), je näher sie der Peripherie liegen. Das äußerste Schichtchen ist nach der Behandlung mit Jod und Schwefelsäure gelb gefärbt, oft ungleichmäßig abgehoben oder gefaltet. Diese dünne einer feinen Kutikula ähnliche Schicht setzt sich an der Peripherie über die unterliegenden Schichten ohne Unterbrechung fort (Fig. 17, 19, 31, 32 und 33, c). Über den Nachweis dieses peripherischen Schichtchens bemerke ich noch folgendes. Wenn man die Zellwand bis auf 300° in Glyzerin erhitzt oder auf dem Objektglas mit Kaliumchlorat und Salpetersäure erwärmt oder während einiger Zeit mit verdünnter Chromsäurelösung (Fig. 18) behandelt, so kann man danach mit Jodjodkaliumlösung und 76proz. Schwefelsäure das gelb gefärbte Schichtchen längs der blau gefärbten Zellwand meistens nicht mehr nachweisen.

Bei *Closterium acerosum* (Fig. 17) kann man, wenn von außen her, die folgenden Schichten unterscheiden: erst das dünne einer Kutikula ähnliche Schichtchen (c), dann eine Schicht, die fast zellulosefrei ist (u) und darunter eine oder mehrere zellulosehaltige Schichten (m) und zuletzt eine zellulosereiche Schicht (z). Gewöhnlich konnte ich nur eine zellulosereiche Schicht unterscheiden, doch bei einigen Präparaten konnte ich nach Einwirkung von Jod und Schwefelsäure deutlich zwei oder sogar drei solche Schichten beobachten (Fig. 19, z z). Bei *Closterium Ehrenbergii* (Fig. 31 und 32) konnte ich im allgemeinen drei Schichten unterscheiden, nämlich ein einer Kutikula ähnliches Schichtchen (c), dann eine Schicht, die eine deutliche aber schwache Zellulosereaktion zeigt (m), und zuletzt eine Schicht, die eine sehr starke Zellulosereaktion gibt (z). Wie

bei *Closterium acerosum* spaltet auch bei *Closterium Ehrenbergii* diese letztere Schicht sich bisweilen unter der Einwirkung der Reagenzien in zwei zellulosereiche Schichten (Fig. 33, z z). Frühere Untersucher haben nicht so viele Schichten unterscheiden können. Lütkemüller¹⁾, der besonders auf die schichtenweise Struktur seine Aufmerksamkeit gerichtet hat, hat nur zwei Schichten beobachtet, nämlich eine Außenschicht und eine Innenschicht.

Wie oben erwähnt, schwollen die Zellwandschichten unter dem Einfluß der Schwefelsäure auf. Dazu habe ich zu bemerken, daß die Zellen im ganzen sich zusammenziehen. Zur Erklärung erwähne ich, daß drei lebendige Exemplare von *Closterium acerosum* eine Länge von 456, 476 und 508 μ hatten und nach Behandlung mit Jod und Schwefelsäure jeweils eine Länge von 328, 336 und 376 μ . Zwei Exemplare von *Closterium Ehrenbergii*, die mit dem Flemmingschen Gemisch fixiert waren, hatten eine Länge von 732 und 632 μ und nach Behandlung mit Jod und Schwefelsäure eine Länge von 400 und 448 μ . Während die Schichten durch die Schwefelsäure an Dicke zunehmen, nimmt ihr Umfang ab. Sowohl die Aufschwellung als die Zusammenziehung der verschiedenen Schichten ist nicht gleich groß. Durch die Schwefelsäure wird also die Form der Zellen modifiziert und bisweilen zieht der innere zellulosereiche Teil der Zellwand sich so stark zusammen, daß er sich von den äußeren Schichten losreißt (Fig. 30, z).

An der Grenze der verschiedenen Membranstücke zeigt die Zellwand noch eine Eigentümlichkeit. Die Zellulosreaktion ist an den innenliegenden Zellwandschichten daselbst bedeutend schwächer. Demzufolge zeigt die Wand nach aufeinander folgender Behandlung mit Chromsäure und mit Jodjodkaliumlösung und verdünnter Schwefelsäure sehr deutlich lichte Streifen (z. B. Fig. 21, 22, 23, 26 und 31, 1) längs den älteren hervorragenden Membranstücken. An den angedeuteten Stellen scheint die Wand dünner und schwächer. Nicht unwahrscheinlich ist es, daß die unterliegenden Schichten etwas mehr einer Modifikation unterworfen sind. Bei der Untersuchung verschiedener Entwicklungszustände hat es sich gezeigt,

¹⁾ l. c. S. 370 u. 371.

daß an der Grenze verschiedener Membranstücke die unterliegenden Schichten schon von Anfang an lokal schwächer sind. Bei der Untersuchung von nicht oder noch sehr wenig ausgewachsenen Zellhälften ist nach Behandlung mit Jodjodkaliumlösung und 76 proz. Schwefelsäure der helle Streifen längs der alten Zellhälfte schon wahrnehmbar, während es oft vorkommt, daß daselbst die junge Membran abreißt, entweder während der Einwirkung der Reagenzien oder aus einer anderen Ursache.

Was die unterliegenden Schichten anbetrifft, bemerke ich, daß ich bisweilen beobachten konnte, daß sie dünner sind, wo sie von älteren Schichten bedeckt werden (Fig. 31, d). Nicht unwahrscheinlich ist es, daß diese Tatsache, verbunden mit der ungleichmäßigen Aufquellung und Zusammenziehung der Zellwandschichten während der Einwirkung von Jod und Schwefelsäure veranlaßt, daß die oben erwähnten hellen Streifen längs den älteren Membranstücken bisweilen ziemlich breit werden (*Closterium Ehrenbergii*). Die lichten Streifen sind nach starker Aufquellung der Zellwand in Jod und Schwefelsäure ($85\frac{1}{2}\%$) besonders bei einer bestimmten Einstellung gut wahrnehmbar (*Closterium acerosum*). Bisweilen biegen sich die unterliegenden Schichten nach Behandlung mit Jod und Schwefelsäure etwas nach außen (*Closterium Ehrenbergii*, Fig. 31). Diese Erscheinung in Verbindung mit der erwähnten Verdünnung der unterliegenden Schichten an der Grenze der Membranstücke und den dünnen Rändern (Fig. 7, r) der älteren Zellwandteile hat wahrscheinlich veranlaßt, daß verschiedene Untersucher zu der Ansicht gekommen sind, daß die älteren und jüngeren Membranstücke mit abgeschrägten Rändern ineinander greifen, wobei die Ränder der älteren Membranstücke über den Rändern der jüngeren liegen.

Die Zellteilung.

Wie schon oben erwähnt, hat Lütkemüller¹ bezüglich der Zellteilung bei *Closterium* eine wichtige Entdeckung gemacht. Er fand, daß die Stelle, wo die Scheidewand gebildet wird, schon vorher an einer Eigentümlichkeit der Zellwand zu

¹ I. c. S. 373 ff.

erkennen ist. Nach Lütkemüller zeigt sich an der Außenseite eine herumlaufende Furche und an der Innenseite eine ringförmige Erhabenheit. Beide sind nach ihm durch eine kleine Falte hervorgerufen, die in der Zellwand entstanden ist und die bei der mikroskopischen Untersuchung sich als ein Streifen zeigt. Lütkemüller bezeichnet diese eigentümliche Stelle als Ringfurche.

Daß der Ort, an welchem die Querwand entsteht, schon vorher kenntlich sei, ist richtig. Solches habe ich sowohl bei *Closterium Ehrenbergii* als bei *Closterium acerosum* bestätigen können, aber die Vorstellung, welche Lütkemüller sich von der Veränderung macht, welche die Zellwand an der erwähnten Stelle zeigt, halte ich auf Grund meiner Beobachtungen zum Teil für unrichtig. Lütkemüller erhielt seine Resultate nur bei Untersuchung von totem Material, getrocknetem Material von *Closterium turgidum* subsp. *giganteum*, während meine Folgerungen sich auf Beobachtungen an lebendigem Material stützen. Bei der Untersuchung von Objekten, die mit dem Flemmingschen Gemisch oder mit absolutem Alkohol fixiert waren und von anderen toten Objekten habe ich zahlreiche Male die sogenannte Ringfurche oder Zellwandfalte beobachtet. Bald zeigt sich diese als eine kleine Verdickung an der Innenseite der Zellwand (Fig. 35, f), bald ist eine kleine Falte in der Wand deutlich zu unterscheiden (Fig. 16, f). Bei *Closterium acerosum* fand ich die modifizierte Stelle in der Wand schon bei sehr jungen Zellhälften, wenn der Kern noch durchaus nichts zeigt, was auf eine künftige Kernteilung hinweist. Bei *Closterium Ehrenbergii* ist die Modifizierung der Zellwand nicht so früh wahrnehmbar. Zwar konnte ich sie vor dem Anfang der Wandbildung bemerken, aber nicht, wenn der Kern noch ruhte, sondern wenn die Kernteilung schon in vollem Gang war.

Niemals aber fand ich die erwähnte innere Verdickung oder Falte der Zellwand bei lebendigem Material, weder bei *Closterium Ehrenbergii* noch bei *Closterium acerosum* und deshalb nehme ich auch nicht an, daß bei lebendigen Objekten eine Zellwandfalte vorkommt. Wohl beobachtet man viel später, nachdem die Scheidewand gebildet ist, eine Einschnürung, die den Anfang der Spaltung der Wand anzeigt, aber diese Erscheinung

ist nicht zu verwechseln mit der von Lütkemüller entdeckten.

Fast von selbst entsteht die Frage, wie es kommt, daß die innere Verdickung der Zellwand oder die Falte aber bei toten, nicht bei lebenden Objekten in die Erscheinung tritt. Ich glaube, eine befriedigende Antwort ist nicht schwer auf diese Frage. Erst werde ich aber mitteilen, was ich beobachtete, als ich die Zellwand mit verschiedenen Reagenzien untersuchte. Sehr oft habe ich mit Flemmingschem Gemisch fixiertes Material mit verdünnter Chromsäurelösung behandelt. Diese wirkt langsam lösend auf den Zellinhalt und auf die Zellwand. Die Stelle der künftigen Teilung wird demzufolge deutlich wahrnehmbar. Sie zeigt sich während der Einwirkung der Chromsäure als eine schwächere Stelle in der Zellwand. Die Chromsäure greift die Zellwand daselbst mehr an. Die durch die Zellwand in die Zelle eingedrungene Chromsäure wirkt lösend auf den Zellinhalt, besonders auf die Stärke und demzufolge wird ein Druck auf die Innenseite der Zellwand ausgeübt. Die Falte in der Zellwand ist jetzt nicht mehr wahrnehmbar. Die Wand ist gespannt, bis sie an der Stelle, wo sie am schwächsten ist, d. h. an der Stelle der künftigen Teilung (Teilungsstelle), aufreißt. Behandelt man Alkoholmaterial während einiger Zeit mit verdünnter Chromsäurelösung um den Zellinhalt zu lösen und dann nach Auswaschung mit Wasser, mit Jodjodkaliumlösung und verdünnter Schwefelsäure (76%), so wird die Zellwand unter starker Aufschwellung blau gefärbt. An der Teilungsstelle (Fig. 21, 22, 23, 24, 26 und 27, t), die in den Figuren mit doppeltem Streifen angedeutet ist, nimmt man dann einen lichten Streifen wahr. Bei verschiedener Einstellung kann man feststellen, daß die Wand an der Stelle, wo der helle Streifen liegt, eine Abweichung zeigt. Zu ähnlichen Resultaten kam ich, als ich die Zellwand mit Kaliumchlorat und Salpetersäure erwärme und dieselbe nach Auswaschung mit Wasser darauf mit Jodjodkaliumlösung und 76 proz. Schwefelsäure behandelte (Fig. 10 und 11, t).

Auf Grund meiner Beobachtungen nehme ich an, daß die Teilungsstelle in der Wand durch einen geringeren Zellulosegehalt

gekennzeichnet ist. Berücksichtigt man die größere auflösende Wirkung der Chromsäure an der Teilungsstelle, so liegt die Vermutung nahe, daß die Zellwand im Leben eine Veränderung erfahren hat, wobei der Zellulosegehalt geringer geworden ist und die Substanz, die keine Zellulosereaktion zeigt, vermehrt ist. Die Stelle der künftigen Zellteilung stelle ich mir deshalb als eine chemisch modifizierte vor. Durch diese Modifikation wird die Wand dehnbarer. Unter dem Einfluß des Turgors wird sie lokal dünner und schwächer und zuletzt, wenn die Scheidewand gebildet ist und eine neue Zellwandschicht sich an die Innenseite der alten Wand und an die Scheidewand gelegt hat, zerreißt die alte Wand. Wie schon oben erwähnt, nehme ich an, daß bei den lebendigen Zellen keine Falte in der Wand vorkommt. Durch den Turgor ist die Wand im Leben immer gespannt und man kann dann deshalb auch keine Bildung einer Falte erwarten. Gehen die Zellen aus einer natürlichen Ursache zugrunde oder werden sie durch Fixierungsmittel getötet, so verlieren sie ihren Turgor und es entsteht an der Stelle, wo die Zellwand schwächer und gedehnt ist, eine innere Verdickung oder eine kleine nach innen gerichtete Falte. Das braucht nicht zu befremden.

Durch den Turgor ist die Wand gespannt und nach Aufhebung desselben muß deshalb Zusammenziehung stattfinden. Diese Zusammenziehung ist keine völlig gleichmäßige. Die Neigung der verschiedenen Zellwandschichten, sich zu kontrahieren, ist sehr wahrscheinlich verschieden; demzufolge entstehen neue Spannungen, was an schwachen Stellen die Bildung von Falten veranlassen kann.

Nach Anleitung der oben erwähnten Erscheinung bemerke ich, daß bei fixiertem Material bisweilen Zellwandfalten vorkommen können, die sehr viel größer sind als die kleine Falte an der Teilungsstelle. Eine solche Falte fand ich einige Male in der jüngeren Zellhälfte. Diese hat anfangs, selbst wenn sie bis zur normalen Größe ausgewachsen ist, eine sehr dünne Wand. Diese Wand bildet bisweilen auf der Innenseite eine Falte und schiebt sich zum Teil in die ältere Zellhälfte. Demzufolge ist die Zellwand lokal dreidoppelt gefaltet (Fig. 14 und 15, f). Während der Behandlung mit Reagenzien, z. B. mit Chromsäure, streckt

die Zellwand sich plötzlich und die Falte verschwindet, gleichwie die kleine Falte an der Teilungsstelle. Die oben erwähnten großen Zellwandfalten kommen bei lebendigem Material, wenn die Zellwand gespannt ist, nicht vor, ebensowenig wie die kleine Falte an der Teilungsstelle. Die Beobachtungen bezüglich der großen Falten bestärken mich in meiner Meinung, daß auch die kleine Falte an der Teilungsstelle nur bei totem Material und nicht bei lebendigen Objekten vorkommt.

Die Teilungsstelle unterscheidet sich bei *Closterium acerosum* noch durch eine Eigentümlichkeit, die ich hier kurz erwähne. Die in der Wand vorkommenden Tüpfel fehlen an der Stelle der künftigen Teilung. Die Modifikation, welche die Zellwand erfährt, ist mit dem Verschwinden der Tüpfel verbunden. Auch von der Längsstreifung ist an der modifizierten Stelle wenig oder nichts mehr zu beobachten.

Die Entdeckung von Lütkemüller, daß die Stelle der Zellteilung bei *Closterium* schon im voraus bestimmt ist und daß die Zellwand an dieser Stelle eine merkwürdige Abweichung zeigt, werde ich jetzt in Verbindung mit den Resultaten, die ich früher bei *Spirogyra*¹ erhalten habe, betrachten. Wie bei *Spirogyra* fängt auch bei *Closterium* die Scheidewandbildung an dem Membranzylinder dem Kern gegenüber an und setzt sich auch nach innen zu fort, bis das Zellumen zerteilt ist. Bei *Spirogyra* kam ich zu dem Resultat, daß die Stelle, wo die Scheidewandbildung stattfindet, zuvor durch den Einfluß des Kernes bestimmt wird. In Übereinstimmung hiermit bin ich geneigt für *Closterium* dasselbe anzunehmen.

Bei *Spirogyra* kann man an der Stelle, wo die Scheidewand entstehen wird, an dem Membranzylinder nichts Besonderes beobachten und doch ist auch bei *Spirogyra* die Stelle, wo die künftige Zellteilung stattfindet, zuvor schon bestimmt. Vor dem Anfang der Kernteilung ist das schon der Fall. Zu diesem Resultat bin ich gelangt ohne mit der Entdeckung Lütkemüllers bekannt zu sein, also ganz selbständige. Das Resultat stützt sich auf eine Anzahl Versuche, die gemacht wurden zu dem Zweck,

¹⁾ Zur Physiologie der Spirogyrazelle. Beih. bot. Centralbl. Abt. I. 1908.
24, 165.

den Einfluß des Kernes auf die Scheidewandbildung zu studieren. Stückchen Spirogyrafäden, in denen sich in Teilung begriffene Zellen befanden und Zellen, die auf dem Punkt standen sich zu teilen, wurden zentrifugiert und zwar so, daß die Achse der Spirogyrazellen während des Zentrifugierens eine horizontale Stellung annahm, senkrecht zur Achse der Zentrifuge. Der Kern und die Chromatophoren wurden hierdurch verschoben und an diejenige Querwand gedrückt, die sich am weitesten von der Achse der Zentrifuge befand. Nach dem Zentrifugieren versuchen die Chromatophoren und der Kern wieder ihre frühere Lage einzunehmen. Das geht aber langsam. In den Zellen, die schon in Teilung begriffen waren, strömt bald Protoplasma nach der Querwand, und häuft sich an dem inneren Rand derselben an. Die Scheidewandbildung und die Kernteilung werden fortgesetzt und vollendet, obschon der Kern und die Chromatophoren eine ganz abnormale Lage einnehmen. Trotzdem treten in anderen Zellen neue Kern- und Zellteilungen auf. Interessant ist es dabei zu beobachten, an welchen Stellen die Scheidewandbildung stattfindet. Wenn die Kern- und Zellteilungen bald nach dem Zentrifugieren auftreten, so bekommt die Scheidewand ihre normale Stelle, d. h. in der Mitte der Zelle; der Stelle gegenüber, wo sich vor dem Zentrifugieren der Kern befand, fängt an dem Membranzylinder ihre Bildung an. Treten Kern- und Zellteilung nach ein paar Tagen auf und befindet sich der Kern noch in dem einen Ende der Zelle, so entsteht dort die Scheidewand; dem Kern gegenüber fängt jetzt an dem Membranzylinder ihre Bildung an. Diese Resultate brachten mich auf den Gedanken, daß der Kern schon vor der Kern- und Zellteilung Einfluß auf die Stelle ausübt, wo die Scheidewandbildung anfängt. Weitere Versuche haben diese Ansicht bestätigt. Der Kern bestimmt die Stelle, wo die Scheidewand entstehen wird und übt schon vorher, wenn er sich noch in dem sogenannten Ruhezustand befindet, Einfluß aus; daher kommt es, daß die Scheidewand kurz nach der Verschiebung des Kerns noch an der normalen Stelle gebildet wird.

Weil der Kern sich in ziemlich großer Entfernung von der Stelle, wo die Querwandbildung anfängt, befindet, so muß der Einfluß des Kerns ein indirekter sein. Ich habe früher gemeint

annehmen zu müssen, daß der Einfluß des Kerns sich nicht auf das Zytoplasma beschränkte, sondern daß auch der Membranzylinder dabei beteiligt sei, obschon ich nichts Besonderes bei demselben beobachten konnte. Es kam mir vor, als ob die Stelle, wo die Querwandbildung anfängt, sich auf irgendeine Weise unterscheide. Wenn bald nach dem Zentrifugieren Scheidewandbildung stattfindet, so ist die Anlage kreisförmig und sehr regelmäßig. Falls man die Ursache davon in dem dünnen Plasmaschichtchen, das der Zellwand nach dem Zentrifugieren noch anhaftet, suchen will, so kann man dagegen einwenden, daß der flüssigen Natur des Plasmas wegen in dem Schichtchen Verschiebungen hätten stattfinden können. Demzufolge hätte man eine gestörte oder unregelmäßige Scheidewandbildung erwarten können. Darum nehme ich an, daß in dem Membranzylinder sich eine Stelle befindet, die sich auf irgendeine Weise unterscheidet und beim Beginn der Scheidewandbildung das Plasma anzieht, welches sich demzufolge an der Innenseite der Membran anhäuft.

In dieser Meinung werde ich jetzt bestärkt durch die Resultate, die ich bei *Closterium* erhalten habe, denn an diesem Objekt kann man sehr deutlich nachweisen, daß die Zellwand an der Stelle, wo die Scheidewandbildung anfangen wird, differenziert wird. Die bedeutende Abänderung, die sie bei *Closterium* daselbst erfahren hat, steht in Verbindung mit der später stattfindenden Lösung der Tochterzellen. Bei *Spirogyra* dagegen bleiben die Zellen miteinander verbunden und bilden einen Faden; eine große Abänderung des Membranzylinders braucht man deshalb hier nicht zu erwarten, aber daß die Wand dem Kern gegenüber und unter dessen Einfluß sich auf irgendeine Weise differenziert, finde ich sehr wahrscheinlich. Die beeinflußte Stelle in der Wand bildet eine kreisförmige Linie, wo beim Anfang der Scheidewandbildung sich Zytoplasma angehäuft hat. Der innere Rand der wachsenden Scheidewand übt nach dem Zentrifugieren meiner Meinung nach eine ähnliche Anziehung auf das Zytoplasma aus, das nach demselben hinfließt und sich anhäuft, worauf die Scheidewandbildung wieder weiter geht.

Die Scheidewandbildung (Fig. 34, q) beginnt bei *Closterium*

ungefähr, wenn die Kernplatte gebildet ist. An der Teilungsstelle, an welcher die Zellwand eine Abänderung erfahren hat (t), hat sich Zytoplasma angesammelt und fängt der Prozeß an, der, wie bei Spirogyra, sich in zentripetaler Richtung fortsetzt, bis das Zellumen durch eine dünne Wand geteilt ist. An dem inneren Rande der wachsenden Scheidewand befindet sich, wie bei Spirogyra, eine ringförmige Plasmamasse. Die oben erwähnten Einzelheiten der Scheidewandbildung sind an lebendigen Objekten sehr gut zu beobachten.

An Material, das mit dem Flemmingschen Gemisch oder mit Alkohol fixiert ist, kann man feststellen, daß die Scheidewände, welche noch nicht geschlossen sind, und die, welche gerade das Zellumen zerteilt haben, sich von der alten zellulosehaltigen Zellwand durch viel leichtere Löslichkeit in verdünnter Chromsäure unterscheiden (Fig. 34, 7, 27, q). Ich nehme deshalb an, daß die primäre Scheidewand keine Zellulose enthält.

Später entwickelt sich in jeder Tochterzelle eine zellulosereiche Zellwandschicht, welche die alte Wand und die primäre Scheidewand bedeckt. Diese wird demzufolge dicker und widerstandsfähiger gegen Chromsäure. Durch Jodjodkaliumlösung und 76 proz. Schwefelsäure wird sie dann geblättert. Während der Behandlung mit verdünnter Chromsäurelösung, mit Jodjodkaliumlösung und einigermaßen verdünnter Schwefelsäure zerreiht oft die alte Zellwand an der Teilungsstelle (Fig. 7); die Scheidewand löst sich dann von der alten Haut los (Fig. 7, 27, 29, q) oder sie spaltet sich quer (Fig. 28) oder die beiden Erscheinungen kombinieren sich (Fig. 29).

Wenn die primäre Scheidewand beiderseits durch eine zellulosereiche Zellwandschicht bedeckt worden ist, erscheint diese letztere nach Behandlung mit den oben genannten Reagenzien aus zwei Hälften zusammengesetzt (Fig. 28 und 29, q), die dunkelblau gefärbt werden, während von der primären Scheidewand, die in verdünnter Chromsäurelösung sich leicht auflöst, nichts zu unterscheiden ist. Die beiden dunkel gefärbten Schichten, welche der primären Scheidewand angelagert wurden, setzen sich in den Tochterzellen längs der alten Zellwand fort und bilden deren innere Schicht (Fig. 29, z). Bisweilen löst sich diese innere Schicht (Fig. 28, z) infolge der Behandlung

mit Reagenzien von den älteren Schichten los. Oft kann man deutlich beobachten, daß die innere Zellwandschicht dunkler blau gefärbt ist als die älteren Zellwandschichten.

Der allmähliche Übergang der inneren Zellwandschicht in die zugehörige Schicht an der Scheidewand, die Übereinstimmung der Stärke der Zellulosereaktion, das gleichzeitige Auftreten an der alten Zellwand und an der Scheidewand, das alles beweist, daß eine und dieselbe Schicht vorliegt, die in den Tochterzellen die innere Zellwandschicht bildet und zugleich an der alten Wand und der primären Scheidewand zur Entwicklung gekommen ist, die sie beide an der Innenseite bedeckt. Ich nehme an, daß diese Zellwandschicht durch Apposition entstanden ist, denn eine und dieselbe Schicht kann doch nicht an der einen Stelle aus der alten Zellwand und an einer anderen Stelle aus der dünnen zellulosefreien primären Scheidewand entstanden sein.

Die Querwandbildung bei *Closterium* ist der bei *Spirogyra*¹ sehr ähnlich. In beiden Fällen Auftreten der primären Querwand an einer zuvor bestimmten Stelle des Membranzylinders dem Kern gegenüber, Wachstum von außen nach innen und nach Vollendung der primären Wand, Apposition einer zellulosehaltigen Schicht in den Tochterzellen an der Innenseite der Zellwand, welche Schicht auch die primäre Querwand bedeckt. Die einzige Verschiedenheit ist, daß bei den beiden untersuchten Arten von *Closterium* in der primären Scheidewand keine Zellulose nachgewiesen werden kann, während bei *Spirogyra* die primäre Scheidewand arm an Zellulose ist; nur einmal untersuchte ich eine *Spirogyraspezies*, bei der ich keine Zellulose in der primären Scheidewand nachweisen konnte.

Bei *Closterium* folgt auf die Verdickung der primären Scheidewand die Spaltung der Zellwand. An der Teilungsstelle wird die alte Zellwand allmählich gedehnt bis sie entzwei reißt. Die zerrissene Wand hat einen schmalen dünnen Rand. Bei *Closterium acerosum* ist dieser Rand am besten zu unterscheiden (Fig. 7, r) und bisweilen ziemlich breit. Derselbe zeigt keine Tüpfel. Auf das Zerreissen der alten Wand

¹⁾ C. van Wisselingh, Over wandvorming by kernlooze cellen, Overdruk Botanisch Jaarboek, Dertiende deel 1904. S. 11 und 12. Zur Physiologie der *Spirogyrazelle*, l. c. S. 174.

folgt die Spaltung der Scheidewand. Es ist ihr mittlerer zellulosefreier Teil oder die primäre Scheidewand, die sich spaltet. Die Spaltung fängt an der Peripherie an und setzt sich nach innen zu fort; sie beginnt mit einer schwachen Einschnürung an der Teilungsstelle. Diese Einschnürung wird allmählich stärker (Fig. 8). Eigentümlich ist es, daß der neue Zellwandteil, der dabei entblößt wird, nämlich die gespaltene Scheidewand einen sehr scharfen Kontur zeigt im Gegensatz zu der alten Wand. Diese Erscheinung hat Fischer wahrscheinlich auf einen Irrweg geführt. Er meinte, daß das neue Membranstück über das alte hervorragte und dasselbe sogar etwas umfasse. In Verbindung hiermit findet man bei Fischer¹ unrichtige Zeichnungen von Closterien. Bei genauer Betrachtung kann man nichts von einem Hervorragen oder Übergreifen des neuen Membranstückes bemerken. Die einzige wahrnehmbare Verschiedenheit ist, daß die neue entblößte Wand einen scharfen Kontur zeigt und die alte nicht, was wahrscheinlich dem zuzuschreiben ist, daß letztere an der Peripherie weniger glatt und chemisch mehr modifiziert ist. Die Hälften der Querwand nehmen während der Spaltung gegeneinander eine konvexe Stellung ein, bald sind sie nur zum kleinen Teil miteinander verbunden und zuletzt lassen sie einander ganz los. Bei *Closterium acerosum* fand ich, daß solches ungefähr eine Stunde nach der Bildung der Querwand stattgefunden hat. Bei *Closterium Ehrenbergii* sah ich, daß der Prozeß viel länger dauerte. Ich muß jedoch dazu bemerken, daß die Dauer des Prozesses ohne Zweifel von verschiedenen Faktoren sehr abhängig ist. An der Spaltung der Zellwand beteiligt sich gewiß der Turgor. Man kann sich nicht vorstellen, daß die dünnen Hälften der Querwand ohne diesen konvex werden. Durch dieselbe Kraft reißt auch die alte Zellwand an der schwachen Stelle und durch sie spaltet sich die Querwand.

Fischer² und Hauptfleisch³ haben angenommen, daß die Zellteilung mit der Entstehung von respektiv einem oder zwei ringförmigen Rissen durch die ganze Dicke der Zellwand ver-

¹⁾ l. c. Fig. 2 a, b, c, d, Fig. 3 a, b, c, d, e und Fig. 9.

²⁾ l. c. S. 229 ff.

³⁾ l. c. S. 54 ff.

bunden ist. Die Ansichten dieser Autoren sind nicht nur im Widerspruch mit dem, was man bei genauer Betrachtung feststellen kann, sondern sie sind auch nicht mit unserer Kenntnis des Turgors und des Wachstums vereinbar. Wenn die Wand sich in der Tat mittels eines oder zweier Risse öffnete, so würde das Protoplasma dem Turgor zufolge gewiß herauströmen, was unmittelbar den Tod der Zelle verursachen würde. Diese Ansicht wird bestätigt durch Beobachtungen, die ich bei meinen Kulturen auf Objektgläsern gemacht habe. Es scheint, daß während des Spaltungsprozesses die Closterien sich einigermaßen in einer kritischen Lage befinden. Bei der Kultivierung der Closterien auf Objektgläsern, was mir im allgemeinen sehr gut gelungen ist, habe ich einige Male beobachtet, daß bei einer der Tochterzellen an der Grenze der alten und neuen Wand ein Riß entstanden war. Durch diesen Riß war ein Teil des Zytoplasmas aus der Zelle herausgetreten und die Zelle war demzufolge zugrunde gegangen.

Wenn der Spaltungsprozeß beendet ist, findet ein starkes Wachstum der nach außen gewölbten halbkugelförmigen Querwandhälfte statt. Dieselben bilden jede für sich bald eine neue Zellwandhälfte, die in Form und Größe der alten sehr ähnlich ist. Die Wand der neuen Zellwandhälfte (Fig. 1, 2, 6, 9 und 12, n) ist anfangs sehr dünn, bedeutend dünner als die der alten Hälfte. Man kann das besonders deutlich beobachten, wenn man die Zellen mit verdünnter Chromsäurelösung behandelt oder wenn man nach kurzer Behandlung mit verdünnter Chromsäurelösung, mit Jodjodkaliumlösung und einigermaßen verdünnter Schwefelsäure die Zellulosereaktion zum Vorschein bringt oder mit Rutheniumrot die Wand färbt. Die Stelle der zukünftigen Teilung ist dann, auch bei *Closterium acerosum*, wo sie sich früh zeigt, noch nicht zu unterscheiden. Später ist die Verschiedenheit in der Dicke der Zellwand zwischen der jüngeren und älteren Zellhälfte geringer, bisweilen verschwindet sie ganz. Die Zellulosereaktion mit Jod und Schwefelsäure ist bei beiden Hälften bisweilen gleich stark. Bei *Closterium acerosum* ist dann auch die Teilungsstelle nachzuweisen.

Bei den von mir untersuchten Objekten konnte ich bei der älteren Membranhälfte kein Wachstum beobachten; die bei den

Messungen erhaltenen Verschiedenheiten sind so kleine, daß sie vielleicht Beobachtungsfehlern zuzuschreiben sind. Fischer¹⁾ dagegen meint, daß auch die alte Membranhälfte noch wachsen kann, aber viel weniger als die neue.

Es scheint, daß bei der neuen Zellwandhälfte sehr bald chemische Modifikationen stattfinden. Wenn man Material, das mit Alkohol oder dem Flemmingschen Gemisch fixiert ist, mit Jodjodkaliumlösung und einigermaßen verdünnter Schwefelsäure behandelt, so kann man bei jungen dünnen Membranhälften schon drei Zellwandschichten unterscheiden. Erst die dünne peripherische Schicht, welche gelb gefärbt wird und einer dünnen Kutikula ähnlich ist. Unter der Kutikula kommt eine zellulosearme Schicht und darunter eine zellulosereiche Schicht. Beide sind aufgeschwollen und in sehr verschiedenem Maße blau gefärbt; die erstere scheint bisweilen farblos. Wenn man allmählich stärker Schwefelsäure zufließen läßt, erst von 76% und dann von 85,5%, so verschwindet die blaue Farbe und wird die Zellwand langsam gelöst; das gelbgefärbte Schichtchen zeigt sich mehr resistent und bleibt am längsten wahrnehmbar. Es gelingt bisweilen, das peripherische Schichtchen auf obenerwähnte Weise schon nachzuweisen, wenn die Tochterzellen noch zusammenhängen. Das gelbe Rändchen kann man längs der alten Zellwand und längs der gespaltenen Querwand ohne Unterbrechung verfolgen.

Wenn die neuen Membranhälften dicker werden, so werden die eigentümlichen Zeichnungen auf der Zellwand wahrnehmbar, d. h. die Längsstreifung und bei *Closterium acerosum* überdies die Tüpfel. An der Grenze der neuen und alten Membranhälfte zeigt die Wand einen Querstreifen; bei *Closterium acerosum* fehlen an der genannten Stelle die Tüpfel. Oben ist schon erwähnt, daß während der chemischen Modifikation an der Teilungsstelle die Tüpfel verschwinden und daß demzufolge später jede alte Membranhälfte einen tüpfelfreien Rand hat. Während auf der neuen Membranhälfte Tüpfel erscheinen, kommen an der Stelle, wo sie verschwunden sind, keine neuen mehr zum Vorschein. Demzufolge bekommt bei *Closterium acerosum* die

¹⁾ l. c. S. 242.

Wand an der Grenze der alten und neuen Membranhälfte (Fig. 1, s) einen schmalen tüpfelfreien Streifen. Auch die Längsstreifung ist an der Grenze unterbrochen.

Wie muß man sich bei Closterium das schnelle Wachstum der neuen Membranhälfte und das Wachstum der Zellwand im allgemeinen vorstellen? Hauptfleisch¹ meinte, daß nach der Bildung der Spitze die neue Membranhälfte größer würde durch Wachstum des freien Randes. Diese Hypothese ist unhaltbar, weil, wie oben erwähnt, kein freier Rand anwesend ist. Nach meiner Ansicht muß man zuerst überlegen, ob man bei Closterium Apposition oder Intussuszeption oder diese beiden Prozesse zur Erklärung des Wachstums annehmen muß. Apposition, d. h. Anfügung von Membranschichten, muß man ganz gewiß annehmen. Schon die geschichtete Struktur der Zellwand deutet auf Apposition hin. Außerdem ist man, um gewisse Erscheinungen erklären zu können, wohl gezwungen zur Annahme des Appositionswachstums; das ist z. B. der Fall mit der Entstehung der zellulosehaltigen Zellwandschicht, die nach der Bildung der zellulosefreien primären Scheidewand zur Entwicklung kommt. Weniger leicht ist die Frage zu lösen, ob Intussuszeption, d. h. Einfügung von neuem Zellstoff in die schon gebildete Zellwand, bei Closterium stattfindet. Nach oberflächlicher Betrachtung sollte man sagen, daß in Verbindung mit dem raschen Flächenwachstum der dünnen Wand der neuen Zellhälfte, Intussuszeption sehr wahrscheinlich ist. Ich bin jedoch der Ansicht, daß es für Closterium nicht notwendig ist, Intussuszeptionswachstum anzunehmen. Es reicht jedoch auch nicht aus, das Membranwachstum ausschließlich durch Apposition und Streckung der Zellwand zu erklären. Es besteht kein Zweifel, daß bei der Entwicklung der Zellwand auch eine starke chemische Modifikation der durch Apposition gebildeten Schichten stattfindet. Die bei der Untersuchung von alten und neuen Membranstückchen erhaltenen Resultate beweisen solches. Die neuen zellulosereichen Schichten entstehen durch Apposition an der Innenseite der Zellwand. Die zellulosereichen Schichten werden allmählich ärmer an Zellulose und reicher an Substanz, die keine Zellulosereaktion mehr zeigt. In Übereinstimmung

¹⁾ l. c. S. 55.

damit findet man die zellulosereichen Schichten an der inneren Seite und die zellulosearmen oder zellulosefreien an der Peripherie. Die chemische Modifikation macht die Wand dehnbarer. Demzufolge kann der Turgor zur Vergrößerung der Zelle beitragen. Damit die Wand die notwendige Stärke behält, muß sie an der inneren Seite durch neue Schichten verstärkt werden. Aus Obigem geht hervor, daß beim raschen Wachstum der jungen Membranstücke die chemische Modifikation der Wand und die Apposition auch schnell fortgehen. Dagegen ist nichts einzuwenden. Chemische Modifikationen treten bei der Zellwand bald auf. Weiter nehme ich an, daß das Appositionswachstum bei der neuen Membranhälfte intensiver ist als bei der alten, denn wenn erstere ihre normale Größe erreicht hat, wird ihre Wand dicker; demzufolge wird die Verschiedenheit in der Dicke der Wände beider Zellhälften bedeutend weniger. Daß die chemische Modifikation für die Entwicklung der Zellwand von großer Bedeutung ist, hat sich besonders gezeigt bei Studium der Zellteilung von *Closterium*. An der Teilungsstelle ist daselbst die chemische Modifikation der Zellwand zumal sehr weitgehend; der Prozeß führt hier nicht nur zu einer Ausdehnung, sondern selbst zu einer Entzweireißung der alten Zellwand.

Fasse ich alles, was ich über die Entwicklung der Zellwand von *Closterium* erwähnt habe, zusammen, so ergibt sich, daß die Apposition von neuem Zellwandstoff, der Turgor und die chemische Modifikation von schon gebildeten Zellwandstoff drei sehr wichtige Faktoren sind, die sich an dem oben genannten Prozeß beteiligen. Was das Intussuszeptionswachstum anbetrifft, so kann zwar nicht bewiesen werden, daß es bei *Closterium* durchaus nicht stattfindet, aber es kann auch nicht nachgewiesen werden, daß es stattfindet. Um die Entwicklung der *Closterium*-wand zu erklären, ist es nicht notwendig, auch Intussuszeptionswachstum anzunehmen.

Was das Wachstum der Zellwand anbetrifft, so bin ich bei *Spirogyra*¹ früher in der Tat zu demselben Resultat gekommen

¹⁾ Over wandvorming by kernlooze cellen, I. c. S. 11 und 12. Zur Physiologie der Spirogyrazelle, I. c. S. 174 und 175.

wie jetzt bei *Closterium*. Es war kein Zweifel, daß das Appositionswachstum, der Turgor und die Modifikation von gebildetem Zellstoff sich an demselben beteiligten, während ich hinsichtlich des Intussuszeptionswachstums im Zweifel blieb. Es kam mir damals nicht unwahrscheinlich vor, daß auch die Intussuszeption sich am Wachstum beteiligte, aber jetzt, während ich auf Grund verschiedener Beobachtungen zu der Überzeugung gekommen bin, daß man beim Studium des Membranwachstums vielmehr die Aufmerksamkeit richten muß auf die chemischen Modifikationen, die während des Wachstums stattfinden, so glaube ich, daß es bei *Spirogyra* ebensowenig wie bei *Closterium* notwendig ist, Intussuszeptionswachstum anzunehmen.

Daß früher der Streit über das Wachstum der Zellwand, der Streit zwischen den Anhängern des Intussuszeptionswachstums und den Anhängern des Appositionswachstums oft so unfruchtbare gewesen ist, muß nach meiner Überzeugung großen Teils dem zugeschrieben werden, daß der chemischen Beschaffenheit der Zellwand keine oder zu wenig Aufmerksamkeit geschenkt wurde und besonders den chemischen Modifikationen, die sie während des Wachstums erfährt. Soviel ich weiß, hat nur L. Magnin¹ bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über Pektinstoffe darauf die Aufmerksamkeit gerichtet.

Wenn man ein Urmeristem eines Vegetationspunkts und das Dauergewebe des vollwüchsigen Organs, das aus demselben entsteht, miteinander vergleicht, so ist es nicht möglich, mit Hilfe der Intussuszeptionstheorie oder der Appositionstheorie sich eine Vorstellung des Wachstums der Zellwände zu machen. Keine beider Theorien reicht aus, das Wachstum zu erklären, und wenn man Apposition und Intussuszeption beide annimmt, so kommt man auch nicht zu einer befriedigenden Erklärung der Entwicklung der Zellwände und Gewebe. Nimmt man auch für das Membranwachstum an, daß dasjenige, was entsteht, bald einer Veränderung unterworfen ist, so kann man vieles erklären, was früher unüberwindliche Schwierigkeiten brachte. Als gewiß darf man jetzt betrachten, daß die schichtenweise Struktur der Zellwand dadurch entsteht, daß an ihrer inneren Seite hinter-

¹⁾ Recherches anatomiques sur la distribution des Composés pectiques chez les végétaux, Entrait du Journal de Botanique. 1893. S. 82.

einander durch das Protoplasma Schichten gebildet werden, die einander bedecken. Wenn diese durch Apposition gebildeten Schichten nicht modifiziert würden, so würde man nicht erklären können, wie es kommt, daß die äußeren Zellwandschichten, z. B. vieler parenchymatischer Rindezellen, viel schwächere Zellulosereaktion zeigen als die inneren und bisweilen keine Zellulose mehr zu enthalten scheinen. Wo die Zellen an Interzellularräume grenzen, kann man bisweilen beobachten, daß die äußeren zellulosehaltigen Schichten in verschiedenem Maße modifiziert sind, so daß die nämliche Schicht an einer Stelle Zellulosereaktion zeigt und an einer anderen Stelle nicht mehr. Bisweilen scheint es, daß die Zellen, der alten Vorstellung gemäß, in Interzellularstoff liegen. Welche Zellen Schwesterzellen sind, kann man bei einem völlig erwachsenen Gewebe gewöhnlich nicht mehr wahrnehmen; wenn während des Wachstums nicht fortwährend chemische Modifikation stattgefunden hätte, so würde das gewiß leicht sein. Es macht keine Schwierigkeit, sich vorzustellen, daß durch chemische Modifikation der Zellwand die genetischen Beziehungen der Zellen verwischt werden. Wenn man eine fortwährende chemische Modifikation während des Wachstums annimmt, so kann man die obenerwähnten Erscheinungen leicht erklären und kann man sich sehr gut eine Vorstellung machen von der Weise, auf welche aus einem Meristem sich ein Dauergewebe entwickelt.

Obschon ich annehme, daß die Apposition, die Modifikation und der Turgor im allgemeinen von großer Bedeutung für das Membranwachstum sind, so bin ich doch nicht der Ansicht, daß die Intussuszeption völlig ausgeschlossen ist. Bei der Bildung von kutikularisierten Schichten, d. h. Kutikularisierung zellulosehaltiger Membranschichten, ist man wohl genötigt, Intussuszeption anzunehmen¹. Die Zellulose entsteht im allgemeinen an der Peripherie des Protoplasm und legt sich dabei an die schon vorhandene Zellwand, vorausgesetzt, daß der Protoplast von einer Wand umgeben ist. Für die Einfügung oder

¹⁾ C. van Wisselingh, Over Cuticularisatie en Cutine, Overdruk uit de Verhand. d. Koninkl. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam, 2. Sect. D. III, No. 8, S. 26. Sur la cuticularisation et la cutine, Extrait des Arch. Néerl. 28, 32.

die Bildung von Zellulose in schon gebildeten Zellwänden ist, soviel ich weiß, kein einziger entscheidender Beweis beigebracht. Es scheint, daß die Weise, auf welche die verschiedenen Zellwandstoffe sich an der Bildung der Zellwände beteiligen, sehr verschieden ist. Es kann geschehen durch Apposition, Intussuszeption und auch durch Modifikation von schon anwesendem Zellwandstoff. Apposition findet gewiß bei den zellulosehaltigen Schichten statt und Intussuszeption bei der Kutikularisation von Zellwandschichten. Die Zellulose ist ein Zellwandstoff, der einer Modifikation unterworfen ist. Über das verschiedene Verhalten der Zellwandstoffe bei der Bildung der Zellwände, d. h. über die Frage, für welche Stoffe man Apposition, Intussuszeption und Modifikation annehmen darf, eine Frage, die in Verbindung mit der Erklärung des Membranwachstums mir sehr bedeutend scheint, sind jedoch bis jetzt keine speziellen Untersuchungen gemacht.

Was die Stelle der Zellteilung bei *Closterium* betrifft, so kann man in Verbindung mit der Zellwandstruktur der Individuen verschiedene Fälle unterscheiden. Wenn diese aus zwei Zellhälften bestehen, nämlich aus einer älteren mit dickerer Wand und aus einer jüngeren mit dünnerer Wand, so befindet die Teilungsstelle sich in der jüngeren Zellhälfte in geringer Entfernung von der älteren Zellhälfte. Die Wand der jüngeren Zellhälfte verliert bei der Teilung einen schmalen Streifen, der mit der Wand der älteren verbunden bleibt (Fig. 3, 4, 21, 22, 23, 27, n¹ und Fig. 28, a₃). Von den zwei Tochterzellen zeigt die eine nur einen einzigen Querstreifen, wenn man wenigstens den später auftretenden Querstreifen an der Teilungsstelle nicht berücksichtigt. Die andere hat einen Querstreifen mehr als ihre Mutterzelle. Wenn bei der letztgenannten Tochterzelle die Teilung sich auf analoge Weise wiederholt, so entstehen zwei Tochterzellen, die eine anfangs wieder mit einem einzigen Querstreifen, während bei der anderen die Zahl der Querstreifen sich wieder um einen vermehrt hat. Auf diese Weise können allmählich Zellen mit zehn und mehr Querstreifen entstehen (Fig. 27). Wenn das Auftreten der Scheidewände sehr regelmäßig stattfindet, so befinden die Querstreifen sich in der Mitte

in geringer Entfernung voneinander. Die eben erwähnte Teilungsweise kommt am meisten vor.

Wenn die Zellwand der Closterien so zusammengesetzt ist, daß ein zylindrisches Membranstück mit dünnerer Wand sich in der Mitte der Zelle zwischen zwei Endstücken mit dickeren Wänden befindet, so tritt die Zellteilung ebenfalls im Stücke mit der dünnen Wand auf und zwar ungefähr in der Mitte desselben (Fig. 5, 11 und 26, t und Fig. 7 und 29) und nicht unmittelbar in der Nähe eines Membranstückes mit einer dickeren Wand, wie im ersten Fall. Die letzterwähnten Closterien zeigen in großer Entfernung ihrer Mitte einen oder mehrere Querstreifen in jeder Zellhälfte, während die Tochterindividuen, außer einem Streifen in der Mitte auch einen oder mehrere Querstreifen in der Mitte der älteren Membranhälfte zeigen. Findet bei den Tochterindividuen wieder Zellteilung statt, so tritt die Teilungsstelle in der jüngeren Membranhälfte in geringer Entfernung von der älteren Membranhälfte (Fig. 28) auf.

Die dritte Weise der Zellteilung, die man würde unterscheiden können, betrifft die Individuen, die unmittelbar aus den Sporen entstehen. Zu meinem Bedauern habe ich dieselben nicht beobachtet. Wie Lütkemüller gefunden hat, ist ihre Wand nicht aus verschiedenen Membranstücken zusammengesetzt und erhält sie nur an der Teilungsstelle einen Querstreifen, während sie übrigens durchaus keine Querstreifen zeigt.

Was die Teilungsstelle betrifft, bemerke ich, daß die Zelle gewöhnlich in zwei ungefähr gleiche Teile geteilt wird. Von dieser Regel kommen jedoch viele mehr oder weniger frappante Ausnahmen vor. Bei *Closterium acerosum* fand ich in einigen Fällen für die Länge der beiden Teile, in welche die Zelle zerfällt, die folgenden in μ angegebenen Größen: 108 und 132, 152 und 220, 156 und 212, 164 und 260 (bei lebendigem Material); 76 und 204, 124 und 224, 172 und 236, 192 und 300, 244 und 316 (bei fixiertem Material). Bei *Closterium Ehrenbergii* erhielt ich die folgenden Zahlen: 132 und 256, 144 und 196, 176 und 216, 180 und 224 (bei lebendigem Material); 190 und 292, 210 und 310, 216 und 316, 228 und 268, 244 und 272, 272 und 296, 316 und 344 (bei fixiertem Material); 188 und 248, 192 und 216, 192 und 240, 196 und 252, 204 und 328, 224 und

312, 236 und 352, 248 und 296, 252 und 308 (nach Behandlung mit 76 proz. Schwefelsäure).

Wie schon oben erwähnt, zeigen die Closterien, was die Zusammensetzung der Wand anbetrifft, eine große Verschiedenheit. Dieselbe ist durch das Studium der Zellteilung zum Teil erklärt worden. Man weiß jetzt z. B. wie es kommt, daß man Individuen mit zehn und mehr Streifen in der Mitte antrifft. Vieles bleibt aber noch übrig, das durch das Studium der Zellteilung nicht zu erklären ist. Die Zellteilung kann nur bewirken, daß Tochterzellen entstehen, die eine ältere dickere und eine jüngere dünne Membranhälften haben. Man begegnet aber auch Individuen mit dickeren Membranstücken an den Enden und mit einem dünnern in der Mitte (Fig. 5, 11 und 26). Wie entstehen solche Individuen? Anfangs wußte ich diese Frage nicht zu lösen. Zwar erwähnen die Autoren Fischer¹, Hauptfleisch² und Lütkemüller³ eine Einschaltung neuer Membranstücke oder Gürtelbänder, mit welcher die Zellteilung verbunden ist oder abwechselt, aber, wie interessant ihre Beobachtungen auch sind, ihre Erklärungen sind mit meinen eigenen Wahrnehmungen in mancher Hinsicht nicht vereinbar. Der obenerwähnte Prozeß, die Einschaltung neuer Membranstücke, kommt nach den genannten Autoren nur bei gewissen Arten von Closterium, nämlich bei der Gruppe der Gürtelbandclosterien, vor. Der Prozeß hat den Namen periodisches Ergänzungswachstum erhalten. Zur Lösung der oben gestellten Frage kam es mir notwendig vor, diesen Prozeß bei lebendigen Objekten zu studieren. Hierfür kultivierte ich die Closterien auf Objektgläsern, jedes Pflänzchen für sich. Täglich untersuchte ich, ob bei der Zellwand Veränderungen zu konstatieren waren und bestimmte ich die Länge der verschiedenen Membranstücke. Weil solches bei Zellen mit sehr dünnen Wänden, wie Closterium, mit Schwierigkeiten verbunden ist, kontrollierte ich die erhaltenen Resultate dadurch, daß ich die lebend untersuchten Individuen später auch mit Reagenzien unter-

¹⁾ I. c. S. 263.

²⁾ I. c. S. 55 und 56.

³⁾ I. c. S. 375 und 376.

suchte. Meine Versuche stellte ich mit *Closterium acerosum* an.

Die Ansicht, daß bei *Closterium* ein besonderer Prozeß vor kommt, den die verschiedenen Autoren periodisches Ergänzungswachstum genannt haben, konnte ich bestätigen. Es zeigte sich aber, daß der Name periodisches Ergänzungswachstum unrichtig ist. Wenigstens kam bei den von mir untersuchten Fällen eine regelmäßige Abwechslung mit der Zellteilung, wie die Autoren annehmen, nicht vor. Auch konnte ich feststellen, daß das sogenannte periodische Ergänzungswachstum durchaus nicht einer bestimmten Gruppe von Spezies, den Gürtelbandclosterien, zugehört, sondern daß aus Closterien ohne Gürtelbänder Closterien mit Gürtelbändern entstehen können, und daß diese auch wieder Closterien ohne Gürtelbänder hervorbringen können.

Beim Kultivieren von Closterien konnte ich oft konstatieren, daß sie nach mehreren Tagen noch nicht oder nur sehr wenig länger geworden waren. Auf diese scheinbare Ruhe folgte dann auf einmal eine Zellteilung. Anfangs bemerkte ich bei meinen Versuchen, daß die älteren und die jüngeren völlig ausgewachsenen Membranstücke sich im allgemeinen nicht verlängerten. Nachdem ich die Closterien während einiger Zeit kultiviert hatte, erhielt ich aber auch andere Resultate. Oft traf ich Individuen an, die eine bedeutende Verlängerung zeigten. Verwechslung war hierbei ausgeschlossen, weil jedes Pflänzchen sich auf einem besonderen Objektglas befand, das mit einer Nummer bezeichnet war. Genau wurde beobachtet, welche Veränderungen die Wände der Individuen, die sich verlängerten, beim Leben zeigten. Ich kam dabei zu der Hypothese, daß dem Kern gegenüber Einschaltung eines neuen Membranstückes stattfand, das allmählich länger wurde. Das neue Membranstück konnte ich an seiner äußeren Kontur unterscheiden, die sehr scharf war, viel schärfer als die Kontur der älteren Membranstücke.

Auch bei der Spaltung der Zellwand während der Zellteilung zeigt die freigewordene Wand eine besonders scharfe Begrenzung. Als ich die Pflänzchen nach kurzer Einwirkung einer verdünnten Chromsäurelösung zur Lösung des Inhaltes mit Jodjodkalium-

lösung und einigermaßen verdünnter Schwefelsäure (76%) behandelte, so konnte ich zwischen zwei dunkler blau gefärbten Endstücken ein kürzeres oder längeres Membranstück beobachten, das lichtblau gefärbt war. Die Stärke der Farbe der Endstücke war etwas verschieden, aber beide waren doch bedeutend dunkler gefärbt als das mittlere Membranstück. Die schwächere Färbung des letzteren ist die Folge der geringeren Dicke seiner Wand. Die beiden Endstücke haben an der Peripherie Zellwandschichten, die das mittlere Membranstück nicht besitzt. Die Dicke des mittleren Stückes ist nach der Behandlung mit den genannten Reagenzien bedeutend weniger als die der Endstücke, die deshalb über das mittlere Stück hervorragen. Die innere Schicht der gequollenen Zellwand wird am stärksten blau gefärbt. Diese Schicht besitzen die beiden Endstücke und das mittlere Membranstück gemeinschaftlich. Ich bin der Ansicht, daß das mittlere Membranstück am letzten entstanden ist und wohl auf die folgende Weise. Ein sehr schmaler kreisförmiger Streifen der Zellwand, dem Kern gegenüber, erleidet eine chemische Modifikation und wird ausgedehnt. Mittlerweile wird die Wand an der inneren Seite durch neue Membranschichten verstärkt. Endlich reißt die alte Wand entzwei; die unter derselben sich befindende Wand wird in der Länge ausgerekst, während sie an der inneren Seite durch neue Schichten verstärkt wird. Der ganze Prozeß zeigt Ähnlichkeit mit der Bildung neuer Membranhälften nach der Zellteilung, aber derselbe ist nicht mit Scheidewandbildung, Kernteilung und Teilung des Protoplasten verbunden. Die Stelle, an welcher der Prozeß auftritt, ist dieselbe, wo die Zellteilung gewöhnlich stattfindet, d. h. in der jüngeren dünnen Membranhälfte in geringer Entfernung der älteren dickeren Membranhälfte, deshalb dem Kern gegenüber.

Bei mehreren Individuen habe ich gefunden, daß die Einschaltung eines neuen Membranstücks sich wiederholen kann. In dem letztgebildeten mittleren Membranstück wird dann wieder ein neues Membranstück eingeschaltet. Hieraus folgt, daß der Name periodisches Ergänzungswachstum nicht richtig ist. Ein Fall, der mich besonders interessierte, ist der folgende (Fig. 13). Eine Zelle, die auf einem Objektgläschen kultiviert wurde, teilte sich und brachte zwei Tochterzellen hervor, die sich auch teilten,

so daß ich vier Enkeltochterzellen erhielt. Als ich diese am Abend des 29. Juni 1911 untersuchte, kam es mir vor, als wenn bei allen vier Einschaltung eines neuen Membranstückes stattgefunden hätte. Als ich am Abend des 2. Juli wieder die Zellen untersuchte, bemerkte ich einige Verschiedenheit bei der Wand des neuen Membranstückes und bei einer der vier Zellen meinte ich sogar feststellen zu können, daß die Wand des neuen Membranstückes aus drei Teilen zusammengesetzt war. Die Pflänzchen wurden jetzt mit verdünnter Chromsäurelösung behandelt, um den Zellinhalt zu lösen und darauf mit Jodjodkaliumlösung und einigermaßen verdünnter Schwefelsäure (76%). Bei allen vier Pflänzchen konnte ich jetzt konstatieren, daß zweimal hintereinander Einschaltung eines neuen Membranstückes stattgefunden hatte. Das letztgebildete Membranstück (i^1) war am schwächsten blau gefärbt und befand sich zwischen den beiden Stücken des erstgebildeten ($i\ i$), die etwas dunkler gefärbt waren, während die Endstücke (e und $e_1 + e_2$) der Zelle wieder stärker gefärbt waren. Aus der Dicke der Membranstücke und aus der Stärke ihrer Farbe konnte ich schließen, welche zwei Stücke aus dem erst eingeschalteten Membranstück entstanden waren. Auch konnte ich feststellen, daß die erste Einschaltung in der dünneren Membranhälfte in der Nähe der dickeren Membranhälfte stattgefunden hat. Vor und nach der Behandlung mit den obengenannten Reagenzien wurden die Zellen und ihre Membranstücke gemessen. Weil durch die Behandlung mit 76 proz. Schwefelsäure die Zellwände dicker und die Zellen kürzer werden, so stimmen die erhaltenen Zahlen, wie sich von selbst versteht, nicht miteinander überein. Doch konnten die Ergebnisse als eine Bestätigung der bei den lebenden Objekten erhaltenen Resultate betrachtet werden. So hatte das Pflänzchen, bei dem ich beobachten konnte, daß das eingeschaltete Teil aus drei Stücken bestand, eine Länge von $508\ \mu$, das dickere Endstück ($e_1 + e_2$) von $232\ \mu$, die eingeschalteten Stücke (i, i^1, i) von $56, 24$ und $24\ \mu$ und das dünnere Endstück (e) von $172\ \mu$. Nach der Behandlung mit den Reagenzien waren die respektiven Zahlen $376, 172, 44, 24, 16$ und 120 . Wie aus obigem hervorgeht, hatte ich auch bei dem lebendigen Objekt die verschiedenen Teile der Membran unterscheiden können.

Aus dem Mitgeteilten ergibt sich, daß die Einschaltung neuer Membranstücke nicht ein Prozeß ist, der nur bei einer bestimmten Gruppe von Spezies, den Gürtelbandclosterien vor kommt, sondern daß der Prozeß bei Individuen auftreten kann, die sich zuvor wiederholt durch Zellteilung vermehrt haben und überhaupt keine sogenannten Gürtelbänder besitzen. Es kommt mir wahrscheinlich vor, daß der Prozeß von äußeren Umständen abhängig ist. Im allgemeinen werden bei Algen, wenn die Umstände günstig sind, zahlreiche Kern- und Zellteilungen auftreten. Wenn sie aber ungünstiger werden, so findet wohl noch Wachstum statt, aber weniger intensiv, während die Kern- und Zellteilungen weniger zahlreich sind oder gar nicht mehr stattfinden. So ist es z. B. bei Spirogyra. Das Merkwürdige bei Closterium ist, daß, während die Kern- und die Zellteilung ausbleiben, man mit einem besonderen Fall von Membranwachstum zu tun hat, nämlich mit einer Einschaltung eines neuen Membranstückes nach Entzweireißen der älteren Zellwandschichten. Der Prozeß erinnert an das Wachstum von Oedogonium, aber bei dieser Spezies wird das ganze Membranstück, das eingeschaltet wird, zuvor als ringförmige Zellwandverdickung gebildet, die sich nach Spaltung der äußeren Zellwandschichten plötzlich ausdehnt. Wie weit bei Closterium das Auftreten des obenerwähnten Prozesses, der auf ähnliche Weise und an derselben Stelle anfängt als die Zellteilung, durch die Umstände beeinflußt wird, ist eine Frage, zu deren Lösung neue Versuche angestellt werden müssen.

Durch die Resultate, die das Studium der Zellteilung und der Einschaltung neuer Membranstücke gebracht hat, ist schon vieles, was man bei den Closteriumwänden beobachtet, erklärt worden. Wenn man seine Aufmerksamkeit auf die Variation richtet, die diese beiden Prozesse zeigen und erwägt, daß sie bisweilen ohne Regelmäßigkeit miteinander abwechseln, so braucht man sich nicht zu verwundern über die große Verschiedenheit, welche die Closteriumwand zeigt und über ihre Zusammensetzung aus einer sehr verschiedenen Zahl Membranstücken, längeren und kürzeren, dickeren und dünneren, die auf verschiedene Weise miteinander abwechseln.

Oben ist erwähnt, auf welche Weise bei der Zellteilung

Closterien entstehen mit einer Anzahl Querstreifen in der Mitte der Zelle auf der älteren dickeren Membranhälfte, während die jüngere dünneren Membranhälfte noch keinen oder nur einen Streifen an der Teilungsstelle zeigt (Fig. 6 und Fig. 27). Auch ist erklärt worden, wie durch Einschaltung eines Membranstückes Zellen mit jüngeren dünneren Membranstücken in der Mitte entstehen (Fig. 5, 11, 13, 26 und 29, ii). Wenn diese letzteren Zellen sich teilen, ereignen sich wieder andere Fälle. Die Zelle, die durch die Fig. 29 vorgestellt wird, z. B. wird bei der Teilung zwei Tochterzellen hervorbringen, die den durch die Fig. 22 und 24 vorgestellten Zellen ähnlich sind. Wenn bei diesen letzteren Zellen wieder Zellteilung stattfindet, so entstehen Tochterzellen, deren ältere Hälften einen Querstreifen mehr zeigen, als die älteren Hälften der Mutterzellen (vergl. Fig. 22 und 28) nebst Tochterzellen, die nur aus zwei Membranstücken bestehen, nämlich aus einer älteren und einer jüngeren Hälfte (Fig. 21). Wenn nach wiederholter Einschaltung eines Membranstückes (Fig. 13) Zellteilung stattfindet, so kann auch eine Zelle entstehen, wie durch die Fig. 23 vorgestellt wird.

Die Wand der jüngeren Membranteile ist anfangs dünner als die Wand der älteren. Allmählich wird die Verschiedenheit jedoch geringer und bei Closterium Ehrenbergii kommt es vor, daß die Wand von jüngeren Membranstücken die der älteren an Dicke übertrifft und stärkere Zellulosereaktion zeigt. Das ist besonders der Fall mit längeren Membranstücken, die sich in der Mitte der Zelle befinden (Fig. 22 a₂, 23 a₃, 24 a₄ und 25 a₃). Bei sehr schmalen Membranstücken des Closterium Ehrenbergii kann die Zellulosereaktion ziemlich schwach sein; wahrscheinlich ist bei diesen die Zellulose einer starken Modifikation unterworfen (Fig. 27). Durch Modifikation der Zellwand können sehr wahrscheinlich alte Querstreifen allmählich undeutlich werden. Auf der älteren Zellhälfte konnte ich bei Closterium acerosum bisweilen einen oder mehrere undeutliche Querstreifen unterscheiden in ziemlich großer Entfernung von der Mitte der Zelle.

Schließlich bemerke ich noch, daß, wie bei anderen Algen, z. B. Spirogyra und Oedogonium, die Zellteilung auch bei Closterium bisweilen einen abnormalen Verlauf hat, was die Entstehung abnormaler Individuen veranlaßt. So kann es ge-

schehen, daß die Zellteilung unvollkommen ist und die beiden Tochterzellen miteinander verbunden bleiben. Demzufolge entsteht ein zweikerniges einzelliges Pflänzchen mit einer Verengung in der Mitte.

Betrachtet man alles, was die Untersuchung der *Closterium*-wand gebracht hat, so geht daraus hervor, daß man sich ohne Schwierigkeiten eine Vorstellung machen kann von den so verschiedenenartig gebildeten Individuen. —

Resultate.

1. Die Zellwand ist bei *Closterium Ehrenbergii* und *Closterium acerosum* nicht aus verschiedenen besonderen Membranstücken, aus Schalstücken, Querbinden und Gürtelbändern zusammengesetzt, welche mit ihren dünnen Rändern ineinander greifen.

2. Die Zellwand besteht aus Schichten verschiedenen Alters. Von innen nach außen nimmt das Alter der Schichten zu. Die ältesten Schichten befinden sich an der äußeren Seite, die jüngsten an der inneren Seite der Zellwand.

3. Die jüngste innere Zellwandschicht umschließt den ganzen Protoplasten. Die älteren äußeren Schichten dagegen bedecken nur zum Teil die jüngeren unterliegenden. In Übereinstimmung hiermit kann man bei der Zellwand Teile verschiedenen Alters unterscheiden.

4. Anfangs ist die Zellwand bei den jüngeren Membranstücken immer dünner als bei den älteren. Später ist solches gewöhnlich noch der Fall. Es kann aber auch vorkommen, daß ein oder mehrere jüngere Membranstücke eine Ausnahme machen und eine dickere Wand haben als andere, die älter sind.

5. Die jüngste innere Schicht ist reich an Zellulose; die älteren Schichten enthalten weniger Zellulose und die ältesten äußeren Schichten enthalten wenig oder keine Zellulose. An der Peripherie befindet sich überall ein dünnes Schichtchen, das sich ohne Unterbrechung über die verschiedenen Schichten fortsetzt und sich durch mehr Widerstandsfähigkeit Schwefelsäure gegenüber und durch Gelbfärbung mit Jodreagenzien unterscheidet.

6. Die Zellwand zeigt einen oder mehrere Querstreifen an den Stellen, wo die Teile verschiedenen Alters aneinander

grenzen. Bei *Closterium acerosum* sind diese Stellen auch gekennzeichnet durch die Unterbrechung der Zeichnung auf der Zellwand (Längsstreifung und Tüpfel).

7. Die verschiedene chemische Beschaffenheit der Zellwandschichten wird durch die fortwährende chemische Modifikation, welche die gebildeten Schichten erleiden, hervorgerufen.

8. An dem Wachstum der Zellen beteiligen sich die Apposition (Anfügung neuer Schichten an der inneren Seite der Zellwand), die chemische Modifikation der gebildeten Schichten, wodurch die Zellwand dehnbar wird und der Turgor. Ob Intussuszeption bei *Closterium* stattfindet, ist nicht mit Gewißheit zu sagen. Für die Erklärung der Erscheinungen, die beim Membranwachstum stattfinden, braucht man keine Intussuszeption anzunehmen.

9. Der Zellteilungsprozeß ist nicht verbunden mit der Entstehung von einem oder zwei kreisförmigen Rissen durch alle Zellwandschichten. Die Zellwand öffnet sich nicht.

10. An der Stelle, wo die Zellteilung stattfinden muß (Teilungsstelle), bildet die Zellwand keine Falte (Ringfurche); bei lebendigen Objekten kommt wenigstens keine Falte vor, wohl dagegen oft bei fixierten.

11. An der Stelle, wo die Zellteilung stattfindet, ist die Zellwand schon zuvor einer chemischen Modifikation unterworfen, wodurch die Dehnbarkeit zunimmt, der Zellulosegehalt kleiner wird und die Zeichnung auf der Zellwand verloren geht.

12. Die primäre Scheidewand beginnt ihre Entwicklung an der inneren Seite der Zellwand an der Stelle, wo dieselbe modifiziert ist (Teilungsstelle), und wächst von außen nach innen fort.

13. Die primäre Scheidewand enthält keine Zellulose.

14. Nach der Bildung einer zellulosereichen Zellwandschicht, welche die alte Zellwand und die primäre Scheidewand bedeckt, reißt die alte Zellwand an der Stelle, wo sie modifiziert ist, entzwey und spaltet die Querwand, deren Hälften zu den neuen Membranhälften der Tochterzellen auswachsen.

15. Bei alten und ausgewachsenen Zellwandteilen findet kein bedeutendes Wachstum mehr statt.

16. Die Zellen können sich verlängern durch Einschaltung

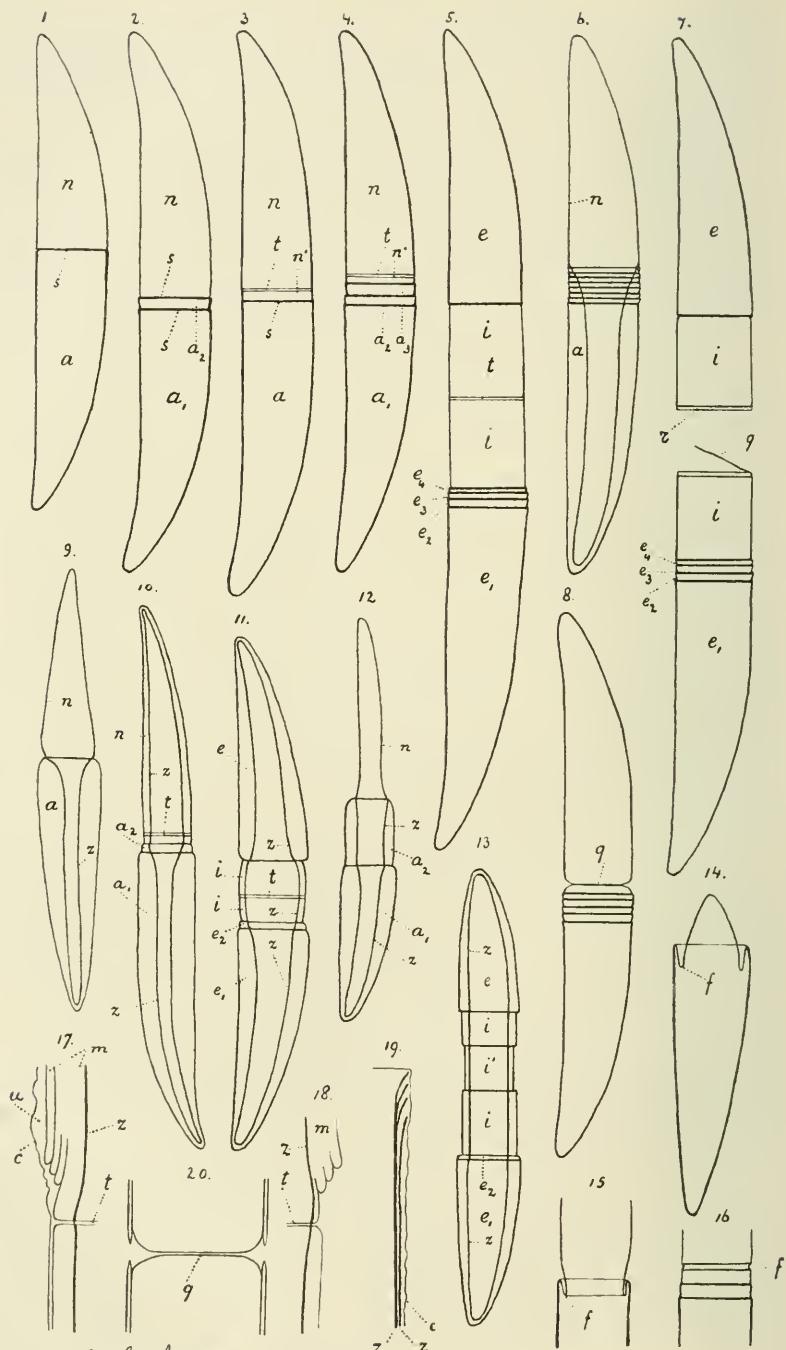
eines neuen Membranstückes. Dieser Prozeß ist verbunden mit einem Entzweireißen der äußeren älteren Zellwandschichten, während die inneren sich lokal ausdehnen und durch neue verstärkt werden.

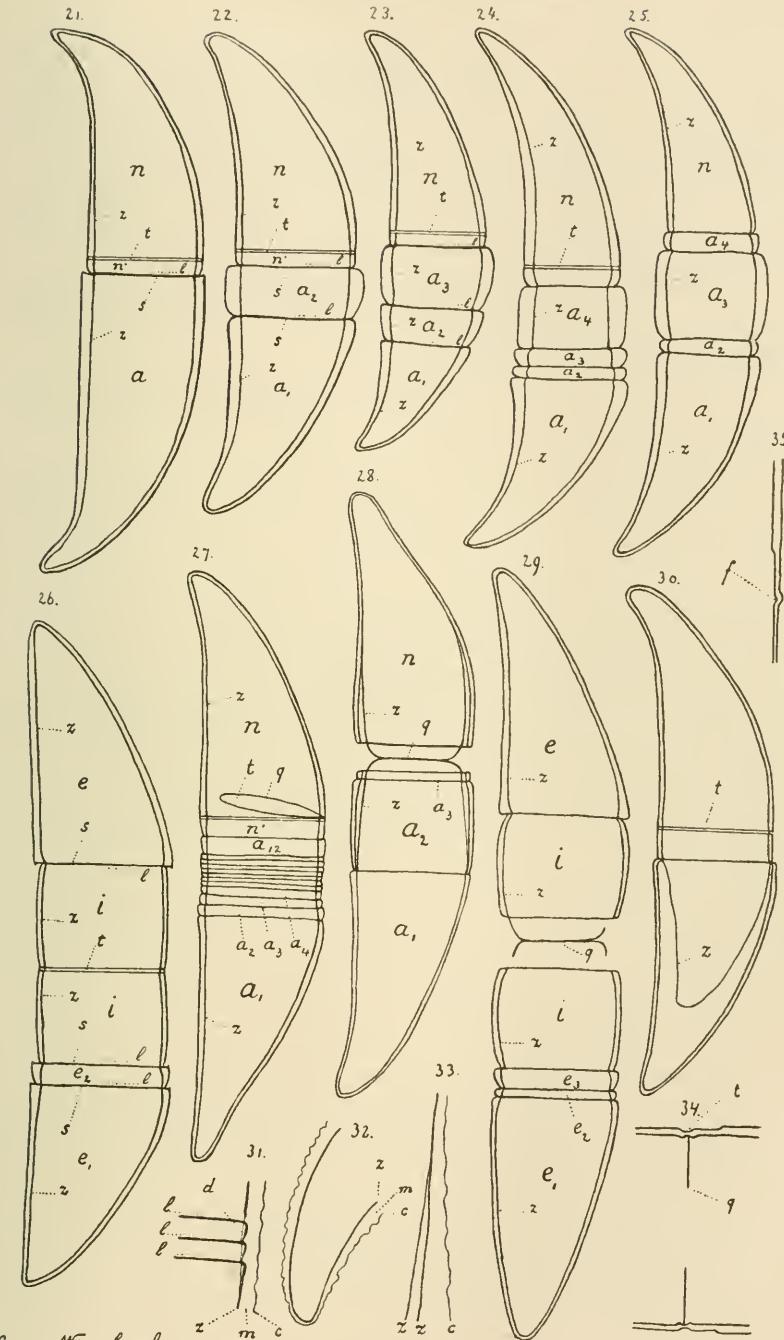
17. Die Zellteilung findet gewöhnlich ungefähr in der Mitte der Zelle statt, da, wo der Kern sich befindet, in einem Teil der Zelle, der eine jüngere dünnerne Membran hat, nämlich in der jüngeren Zellhälfte in geringer Entfernung von der älteren oder ungefähr in der Mitte eines eingeschalteten Membranstückes.

18. Die Einschaltung eines Membranstückes findet an derselben Stelle statt als die Zellteilung, nämlich da, wo der Kern sich befindet, in jüngeren dünneren Membranstücken, deshalb in der jüngeren Zellhälfte in der Nähe der älteren oder ungefähr in der Mitte eines eingeschalteten Membranstückes.

19. Die Einschaltung eines Membranstückes und die Zellteilung sind keine Prozesse, die regelmäßig miteinander abwechseln. Die Einschaltung tritt bisweilen nach wiederholter Zellteilung bei Closterien auf, die überhaupt keine Gürtelbänder haben; sie kann sich bei demselben Pflänzchen wiederholen. Die Einschaltung von Membranstücken ist kein Merkmal für bestimmte Spezies oder für eine bestimmte Gruppe (Gürtelbandclosterien). Für die Systematik hat die Erscheinung keinen Wert. Ihr Auftreten ist wahrscheinlich von den Umständen abhängig.

20. Zwischen Einschaltung von Membranstücken und Zellteilung sind einige Punkte der Übereinstimmung nachzuweisen; sie betreffen die Stelle, wo die Prozesse auftreten, die chemische Modifikation und das Zerreißen der älteren Zellwandschichten, die Ausdehnung der jüngeren Schichten und ihre Verstärkung durch neue. Man könnte die Einschaltung als einen Teil der Zellteilung betrachten; doch fehlt nicht nur die Kernteilung sondern auch die Bildung der Querwand und alles dessen, was aus derselben hervorgeht.

*C. van Wisselingh ger.*



C. van Wisselingh ger.^z

Figurenerklärung.

Fig. 1 bis einschließlich Fig. 20, 34 und 35: *Closterium acerosum* (Schrank) Ehrenberg.

Fig. 21 bis einschließlich Fig. 33: *Closterium Ehrenbergii* Menegh.

Die Vergrößerung der Figuren ist wie folgt: Fig. 1 bis einschließlich Fig. 16 und Fig. 21 bis einschließlich Fig. 33 235 mal; Fig. 17 bis einschließlich Fig. 20 470 mal; Fig. 34 und 35 700 mal.

Angabe der Fixiermittel und der angewendeten Reagenzien: Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 14, 15 und 16, fixiert mit dem Flemmingschen Gemisch, nach schwacher Einwirkung der Chromsäure; Fig. 6, fixiert mit dem Flemmingschen Gemisch, nach starker Einwirkung der Chromsäure.

Fig. 9, 10, 11 und 12, fixiert mit dem Flemmingschen Gemisch, nach Erwärmung mit Kaliumchlorat und Salpetersäure und nach Einwirkung von Jodjodkaliumlösung und 76 proz. Schwefelsäure.

Fig. 13, nach Einwirkung von Jodjodkaliumlösung und 76 proz. Schwefelsäure.

Fig. 17, fixiert mit dem Flemmingschen Gemisch, nach Einwirkung von Jodjodkaliumlösung und 76 und $85\frac{1}{2}$ proz. Schwefelsäure.

Fig. 18, Alkoholmaterial, nach Einwirkung von Chromsäure und Jodjodkaliumlösung und 76 proz. Schwefelsäure.

Fig. 19, fixiert mit dem Flemmingschen Gemisch und nach Einwirkung von Jodjodkaliumlösung und 76 proz. Schwefelsäure.

Fig. 20, Alkoholmaterial nach Erwärmung in Glyzerin bis auf 300° C.

Fig. 21 bis einschließlich Fig. 30, fixiert mit dem Flemmingschen Gemisch, nach schwacher Einwirkung der Chromsäure und nach Behandlung mit Jodjodkaliumlösung und 76 proz. Schwefelsäure.

Fig. 31, fixiert mit dem Flemmingschen Gemisch, nach schwacher Einwirkung der Chromsäure und nach Behandlung mit Jodjodkaliumlösung und 76 und $85\frac{1}{2}$ proz. Schwefelsäure.

Fig. 32 und 33, Alkoholmaterial, nach Behandlung mit Jodjodkaliumlösung und $85\frac{1}{2}$ proz. Schwefelsäure.

Fig. 34, fixiert mit dem Flemmingschen Gemisch, nach schwacher Einwirkung der Chromsäure.

Fig. 35, Alkoholmaterial in Wasser.

In den Figuren bedeutet:

a = alte Membranhälften,

n = neue Membranhälften,

$a_1 \ a_2 \ a_3 \ a_4 \ a_{12}$ = verschiedene Teile der alten Membranhälften,

n^1 = der Streifen, der bei der Zellteilung von der neuen Membranhälften abgeht und mit der alten verbunden bleibt,

e = Endstück der Membran,

$e_1 \ e_2 \ e_3 \ e_4$ = verschiedene Teile eines Endstückes,

i = Teile eines eingeschalteten Membranstückes,

i^1 = zweites eingeschaltetes Membranstück,

c = Kutikulaähnliches Schichtchen,

u = Schicht, die keine Zellulosereaktion zeigt, unmittelbar unter dem Kutikula-ähnlichen Schichtchen,

m = mittlere zellulosearme Schichten,

z = innere zellulosereiche Schicht oder Schichten,

s = Streifen an der Grenze verschiedener Membranstücke,

t = Streifen an der Teilungsstelle (in den Figuren mit einer doppelten Linie angedeutet),

f = Falte in der Membran,

l = Stelle, wo die Zellulosereaktion schwächer ist, lichter Streifen längs einem älteren hervorragenden Membranstück,

d = dünnerer Teil der letztgebildeten Zellwandschicht,

q = Querwand,

r = dünner Rand einer Membranhälften.

Groningen, Februar 1912.