IX.

Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle.

Von

Georg Klebs.

Mit Taf. V und VI.

Wie auch seit der Begründung der Zellenlehre durch Schleiden und Schwann die Anschauungen über die Zelle sich gewandelt haben mögen, wie schwierig es augenblicklich erscheint, eine solche Definition von Zellen zu geben, welche auch das Wesen der abweichendsten Formen in sich begreift, so erscheint doch heutzutage noch die Zelle morphologisch wie physiologisch als letzte Einheit, auf die wir die Mannigfaltigkeit der Organismen zurückführen können. Denn so wie wir weiter vordringen und versuchen wollen, in der Zelle selbst gewisse einfachere Grundelemente zu erkennen, aus denen sie aufgebaut, aus deren verschiedenem Zusammenwirken die Vielgestaltigkeit der Zellen selbst zu erklären ist, müssen wir uns mit mehr oder minder unbestimmten Vorstellungen begnügen, die wohl anregend wirken, aber nicht befriedigen können. Die in der neueren Litteratur vorhandenen Versuche stellen ein gar buntes Gewirr widersprechendster Anschauungen dar. - Allerdings haben die neueren Beobachtungen über die beiden Organe der Pflanzenzelle, Kern und Chromatophoren, welche in der Zelle eine gewisse selbständige Stellung einnehmen, dem schon mehrfach ausgesprochenen Gedanken eine breitere Grundlage geliefert, dass in dem Zellkörper neben diesen Organen auch noch andere entsprechende vorhanden sind, jedes mit eigener physiologischer Function. Den schärfsten Ausdruck hat neuerdings de Vries 1) diesem Gedanken ge-

⁴⁾ DE VRIES, Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen; PRINGSHEIM, Jahrb. f. wiss. Bot. XVI. S. 492; vergl. auch die neuere Arbeit von Went, »De jongste Toestanden der Vacuolen, Amsterdam 1886«, welcher die Ansichten von de Vries vertheidigt und ausführlicher zu begründen versucht.

geben, und dieser Forscher glaubt auch schon ein neues solcher Organe erkannt zu haben in den »Tonoplasten«, d. h. denjenigen Organen, welche zu Vacuolen sich gestalten und die nur durch Theilung, nicht durch Neubildung sich fortpflanzen sollen. Jedoch ist der Nachweis¹) dieser Tonoplasten als dem Kern und den Chromatophoren entsprechende Organe nicht genügend geführt, und die Hauptmasse des Zellkörpers hat bisher der Erkenntnis einer weiteren Differenzirung durchaus Widerstand geleistet.

Nach einer entgegengesetzten Richtung schienen anfangs die Beobachtungen zu lenken, welche den Zusammenhang der Zellen einer Pflanze durch feine plasmatische Fäden darlegten 2). Denn hierdurch schien sich die von Hofmeister zuerst, von Sachs klarer und schärfer ausgesprochene Meinung zu bestätigen, dass das Wesen einer Pflanze in Gestaltung und Lebensvorgängen durch die Gesammtmasse ihres Protoplasmas bedingt und die Fächerung desselben in Zellen erst in zweiter Linie von Bedeutung sei. Indessen die Erwartungen, welche anfänglich an diese Forschungen sich knupften, haben sich bisher kaum verwirklicht; irgend eine wesentliche Änderung in unseren Anschauungen über die Zelle hat sich nicht Bahn gebrochen. Die schon von Schleiden hervorgehobene Individualität der Zelle hat ihr altes Recht bewahrt 3). Sie wird vielleicht noch eine viel größere Bedeutung gewinnen, je mehr die principiellen Fragen des Lebens sich zuspitzen zu Problemen, welche uns in der einzelnen Zelle entgegentreten, an ihr gelöst werden müssen, je mehr die ganze Pflanzenphysiologie sich auf die Zellphysiologie gründet.

Für die Untersuchung der Lebensvorgänge an der einzelnen Zelle bieten sich die niederen Pflanzen, Algen und Pilze, als ausgezeichnete Objekte dar; immer wieder wird man bei zellphysiologischen Fragen zu ihnen zurückkehren und sie sind vielfach schon der Ausgangspunkt geworden für die wichtigen Arbeiten von Nägell, Pringsheim, Sachs, Pfeffer, Strasburger u. a. Die im Folgenden mitgetheilten kleinen Beiträge, welche einige zellphysiologische Probleme berühren, sind ebenfalls zum größten Theil aus Beobachtungen an Süßwasseralgen gewonnen worden. Ein Übelstand ist

⁴⁾ Vergl. Pfeffer, Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen; Unters. aus dem Bot. Institut Tübingen. II, 2. 4886. S. 322. Ferner Berthold, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 4886. S. 453—455. Ich muss mich der Kritik von Pfeffer und Berthold durchaus anschließen; ich kann weder in den Beobachtungen von de Vries noch in denen von Went einen stichhaltigen Beweis für seine Anschauung erkennen.

²⁾ Vergl. die Zusammenstellung der betreffenden Litteratur in Klebs, Über die neueren Forschungen betreffs der Protoplasmaverbindungen benachbarter Zellen. Bot. Zeitg. 1884. S. 443—448. Ich selbst habe hier den Resultaten vielleicht eine zu große principielle Bedeutung zugeschrieben.

³⁾ Sehr lehrreich ist nach dieser Beziehung Krabbe in seiner Arbeit »Das gleitende Wachsthum bei der Gewebebildung der Gefäßpflanzen«. Berlin 1886; er hat mit besonderem Nachdruck darauf hingewiesen, wie die Individualität der einzelnen Zelle auch bei den höchsten Pflanzen in ihrem gleitenden Wachsthum zu Tage tritt.

allerdings mit denselben häufig verbunden, der zu einiger Vorsicht bei den Folgerungen zwingt. Denn es ist sehr schwierig, ja vielfach zum Theil unmöglich, eine genaue Bestimmung der untersuchten Algen wegen Mangels der charakteristischen Theile zu machen; man ist in diesem Falle bei dem häufigen gleichzeitigen Vorkommen verschiedener Arten nicht sicher, was für eine Form und ob immer dieselbe man beobachtet hat. Dabei machen sich aber auch in dem Verhalten gegen äußere Einflüsse schon bei diesen niederen Formen individuelle Unterschiede sehr bemerkbar, so dass vollkommen gleich angestellte Versuche mit anscheinend demselben Material nicht immer das gleiche Resultat ergeben.—

Den Anlass zu meinen Untersuchungen gab die Beobachtung, dass in concentrirten Zuckerlösungen nach Ablösung des Zellkörpers von der Zellwand derselbe bei einigen Algen nicht wie in allen bisherigen Versuchen zu Grunde ging, sondern weiter lebte, sich ernährte und wuchs. Diese Trennung des lebenden Zellprotoplasmas von der Zellwand mit Hülfe wasserentziehender Mittel wird nach dem Vorschlag von de Vries 1) als Plasmolyse, die Zelle, die sie zeigt, als plasmolytisch bezeichnet. Die Erscheinung selbst ist seit den Arbeiten von Pringsheim²) und Nägeli³ sehr bekannt, besonders in zahlreichen trefflichen Arbeiten von de Vries 4) nach verschiedenen Richtungen sorgfältig erforscht worden. Im Folgenden verstehe ich unter Plasmolyse stets einen solchen Grad der Wasserentziehung, dass der Protoplasmakörper deutlich von der Zellwand entfernt ist, und spreche nach dem Grade dieses Abstandes von schwächerer und stärkerer Plasmolyse. Mit Hanstein und de Vries bezeichne ich den Protoplasmakörper im Gegensatz zu der ihn umkleidenden Zellhaut als Protoplast; unter Cytoplasma verstehe ich die halbflüssige schleimige Grundmasse desselben sammt allen körnigen und tropfenartigen Bestandtheilen mit Ausschluss von Kern, Chlorophyllkörpern und Vacuolen.

Die angewandte Methode der Cultur von Algen in den Zuckerlösungen ist höchst einfach. Ich benutzte gekochte und filtrirte concentrirte Lösungen von 16—20% Rohrzucker (abgekürzt R-Zucker) und 10% Glycose, letztere von Schuchardt als chemisch reiner Traubenzucker bezogen. Die anfänglich vorhandene Furcht, viel von Bacterien und Pilzen zu leiden, bewahrheitete sich nicht; in den reinen Lösungen entwickeln sich dieselben zu

⁴⁾ DE VRIES, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig 1877. S. 10.

²⁾ PRINGSHEIM, Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle. Berlin 1854. S. 12.

³⁾ Nägeli, Primordialschlauch, in Nägeli und Cramer, Pflanzenphysiologische Unters. I. 4855. S. 2.

⁴⁾ DE VRIES, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung; id. Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft; Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XIV. 4884; id. Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen. Ebenda. Bd. XVI. 4885.

langsam und in zu geringer Menge, um sehr schädlich wirken zu können: auf sorgfältige Sterilisation habe ich kein Gewicht gelegt. Die Glycoseculturen verpilzen übrigens leichter als die von Rohrzucker, jedenfalls nur aus dem Grunde, weil der Traubenzucker des Handels sehr unrein, noch sehr reich an Asche ist. Wenn man nun aber anorganische Nährsalze oder organische stickstoffhaltige Substanzen den Culturen zufügt, um ihren Einfluss zu beobachten, gehen die Algenculturen in wenigen Tagen durch Bacterien, Hefe etc. zu Grunde; Prothallien, Blätter von Moosen, Elodea verpilzen aber schon in reinen Zuckerlösungen sehr schnell und vollständig. Für diese Untersuchungen füge ich den Culturen 0,05% normales chromsaures Kali hinzu, bei dessen Gegenwart die fädigen Pilze so gut wie gänzlich fernbleiben, die Entwickelung von Hefe, Bacterien sehr beschränkt ist. während Algen, Moose, Elodea viele Wochen lang in denselben Culturen aushalten; auf die besonderen Veränderungen, welche allerdings auch bei den genannten Pflanzen der Zusatz der Chromverbindung hervorruft, soll erst später eingegangen werden. Die gebräuchlichen Antiseptica sind für die Culturen der Algen nicht anwendbar, da sie das Leben der letzteren ebenso wie das der fremden Eindringlinge schädigen.

Die Resultate meiner Beobachtungen vertheile ich auf folgende 5 Abschnitte:

- I. Über die Zellhaut.
- II. Über Wachsthum und Theilung.
- III. Über die Abhängigkeit der Zellhaut und Stärkebildung sowie des Wachsthums vom Licht und von äußeren Culturbedingungen.
- IV. Über den Einfluss des Kernes in der Zelle.
- V. Über Chlorophyllkörper und Gerbstoffbläschen.

Den Schluss bildet eine kurze Zusammenfassung der wichtigeren Ergebnisse.

I. Über die Zellhaut.

4) Kritische Vorbetrachtungen.

Die Frage, in welcher Weise entsteht die Zellhaut und wie wächst sie, erscheint nach dem heutigen Stande unserer Kenntnis noch ungelöst. So treffliche Arbeiten wir bereits über diese Frage von verschiedenen Forschern besitzen, sind wir doch von einer endgültigen Entscheidung weit entfernt. Die älteren Anatomen wie Mohl, Schacht u. a. folgerten aus der unmittelbaren Beobachtung der anatomischen Thatsachen, dass die Zellwand durch die Apposition neuer Schichten in die Dicke wachse und dieselben nach Maßgabe des Längenwachsthums gedehnt werden. In seinem berühmten Buche »Die Stärkekörner, 1858« machte Nächt auf die schwache Begründung dieser Lehre aufmerksam. Was er hierbei mit so großer Klarheit über die verschiedenen Möglichkeiten des Zellhaut-Wachsthums, die

bedeutenden Schwierigkeiten einer wirklichen Entscheidung ausgesprochen hat, muss auch für den heutigen Stand der Frage noch wesentlich unverandert als richtig und sehr beachtenswerth angesehen werden. Allerdings wurde die schon damals von Nageli bevorzugte Intussusceptionstheorie durch Sacus 1), Hofmeister 2), dann durch Nägeli 3) selbst sehr bald als die allein mögliche in den Vordergrund gestellt und zur herrschenden Lehre erhoben, so dass einzelne Stimmen, wie z.B. die von DIPPEL 4), welche sich dagegen geltend machten, unbeachtet blieben. Die Reaction begann, als Schimper 5) die Hauptgrundlage der Theorie, die Lehre vom Intussusceptionswachsthum der Stärkekörner, angriff und die alte Appositionstheorie für dieselben vertheidigte, worin Meyer 6) ihm bald folgte. Schmitz 7) nahm dann dieselbe Frage bezüglich des Zellhautwachsthums auf und suchte, wenn auch noch sehr zurückhaltend, die allgemeine Gültigkeit der Nagelischen Theorie zu widerlegen. Erst Strasburger 8), gestützt auf ein sehr reichhaltiges Thatsachenmaterial, brach nach allen Beziehungen mit den Anschauungen Nägell's und erklärte die Appositionstheorie für die allein richtige im gesammten Pflanzenreich. Durch diese Arbeit von Strasburger ist die alte Streitfrage in lebendigsten Fluss gekommen, und wie schon mehrere neuere Arbeiten zeigen, ist zu hoffen, dass sie von den verschiedensten Seiten wird in Angriff genommen werden.

Wenn man das anscheinend so überreiche Thatsachenmaterial in den angeführten Arbeiten durchmustert und darauf hin prüft, was für Beobachtungen vorhanden sind, welche für die Frage von einer entscheidenden Bedeutung sind, insofern sie nur eine einzige Möglichkeit der Erklärung zulassen, so ist die Anzahl solcher Beobachtungen eine verschwindend kleine. Wir müssen dabei Dicken- und Flächenwachsthum unterscheiden. Bezüglich des ersteren kann man sagen, dass die frühere Appositionstheorie in keiner Weise bisher widerlegt ist, der größere Theil der beobachteten Erscheinungen durch dieselbe leichter und ungezwungener sich erklären lässt⁹). Es giebt sogar einzelne Thatsachen, welche für die Theorie beweisend

⁴⁾ Sacus, Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. 1865. id. Lehrbuch der Botanik. 1.—4. Auflage.

²⁾ HOFMEISTER, Die Lehre von der Pflanzenzelle. 1867.

³⁾ Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop. 1. Aufl. 1865; 2. Aufl. 1877.

⁴⁾ S. Dippel, Die neuere Theorie über die feinere Structur der Zellhäute, betrachtet an der Hand von Thatsachen; Abhandl. d. Senckenberg. Gesell. X. 1876.

⁵⁾ A.F. W. Schimper, Untersuchungen über das Wachsthum der Stärkekörner. Bot. Zeitg. 4881. No. 12—14.

⁶⁾ A. MEYER, Über die Structur der Stärkekörner. Bot. Zeitg. 1881. No. 51-52.

⁷⁾ Schmitz, Über Bildung und Wachsthum der pflanzlichen Zellmembran. Sitzber. der Niedernh. Gesellsch. für Natur- und Heilkunde. Bonn 1880.

⁸⁾ Strasburger, Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. Jena 4882.

⁹⁾ Vergl. z. B. die von Dippel, Schmitz, Strasburger beschriebenen Erscheinungen bei Caulerpa sowie die anderen im Werke von Strasburger näher behandelten Fälle sehr

sind und die Annahme einer Entstehung der Schichtenbildung durch spätere Differenzirung ziemlich ausschließen. Hierzu kann man die Beobachtung von Strasburger 1) rechnen, dass bei den jungen Bastfasern von Taxus baccata sich der Innenseite der Zellhaut Oxalatkryställchen einlagern und so eine unverrückbare Schicht bilden, auf welche bei der weiter eintretenden Verdickung sich eine neue Zellhautschicht auflagert. Sanio 2) hat ferner beobachtet, dass bei den Holzzellen der Kiefer in einzelnen ganz sicheren Fällen die primäre Zellhautschicht schon verholzt war, wenn die secundäre. resp. tertiäre Schicht sich bildet, die dann nur durch Auflagerung entstanden sein kann. Neuerdings hat Baranetzky 3) nachgewiesen, dass bei der Korkentwickelung gewisser Pflanzen auf die schon verkorkte Außenwand sich eine reine Celluloseschicht ausbildet. Mit sehr großer Wahrscheinlichkeit folgt die Richtigkeit der Appositionstheorie auch aus meinen Beobachtungen, nach welchen bei Zygnemen 4) sich an der Innenseite der Zellhaut unverrückbare schwarze Marken erzeugen lassen, auf welchen die neuen Schichten sich deutlich auflagern und welche nach und nach von innen nach außen geschoben werden. Wenn man nun auch nach den bisher vorliegenden Thatsachen hervorheben muss, dass für das Dickenwachsthum die Appositionstheorie in einzelnen Fällen sicher richtig, in sehr vielen die wahrscheinlichste ist, so wird es sich doch vor allem weiter darum handeln, eine größere Menge von klar entscheidenden Beobachtungen zu liefern, bevor von einer allgemein geltenden und mit Nothwendigkeit sich aufdrängenden Theorie die Rede sein kann.

Von dem Standpunkt der Appositionstheorie aus ist es eine Frage von secundärer Bedeutung, warum die einzelnen auf einander gelagerten Schichten manchmal so scharf gesondert erscheinen, in anderen Fällen dagegen sehr wenig. Bei der steten Veränderung, welche eine jede Zelle

starker Schichtenbildung. Allerdings ergiebt sich auch bei Caulerpa kein direkter Beweis für die Appositionstheorie, und darin muss ich Wille beistimmen, vergl. dessen Arbeit »über die Entwickelungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachsthum der Membranen durch Intussusception«. Christiania 1886. S. 17. Indessen hat Wille sich die Erklärung der Schichtung bei Caulerpa durch Intussusception doch etwas zu leicht gemacht.

⁴⁾ STRASBURGER I. C. S. 34. Taf. II. Fig. 33.

²⁾ Sanio, Anatomie der gemeinen Kiefer; Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. IX. 1877. S. 73. Auf den Streit Sanio's mit Dippel, ob die innerste (tertiäre) Schicht, wie ersterer will, nach der secundären entsteht oder, wie letzterer behauptet, vorher sich ausbildet und die secundäre sich zwischeneinlagert, braucht hier nicht eingegangen zu werden; vergl. auch Strasburger l. c. S. 49, der der Sanio'schen Auffassung zustimmt.

³⁾ Baranetzky, Épaississement des parois des éléments parenchymateux. Ann. des Sc. nat. Septième Série. T. IV. 1886. S. 182. Was B. sonst über die Verdickungsformen der Zellhaut besonders mit Hülfe des Chlorzinkjod erkannt und beobachtet hat, giebt für die Entscheidung zwischen den beiden Theorien keine genügenden Anhaltspunkte.

⁴⁾ G. Klebs, Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flageliaten. Unters. aus d. bot. Inst. in Tübingen. II. 4886. S. 373.

im Laufe ihres Lebens durchmacht, ist es von vorn herein sehr wahrscheinlich, dass die periodisch abgelagerten Zellwandschichten nicht ganz die gleiche Qualität besitzen und infolge dessen auch ein ungleiches Aussehen darbieten. Denn die Zellwand besteht bekanntlich nicht aus reiner Gellulose, sondern auch aus Wasser und verschiedenartigen Einlagerungen organischer wie anorganischer Natur, und alle diese Bestandtheile können in den einzelnen Schichten der Zellwand in verschiedenem Grade vorhanden sein. Schmitz und Strasburger 1) haben insofern Recht, als sie bestreiten, dass eine regelmäßige Abwechslung wasserarmer und wasserreicher Schichten durch Nägell und Andere nachgewiesen worden wäre. Eine ausführlichere Erklärung der doch in manchen Fällen unzweifelhaften Unterschiede der einzelnen Schichten ist aber von beiden nicht gegeben worden, und Strasburger 1) geht vielleicht darin zu weit, jede Verschiedenheit im Wassergehalt abzuleugnen. Dieselbe ist sehr wohl möglich, wurde aber auch nicht mit der Appositionstheorie im Widerspruche stehen2). Näher auf den inneren Bau der Zellhaut und ihrer Schichten soll hier nicht eingegangen werden.

Was das Flächenwachsthum betrifft, so erscheint eine Entscheidung nach den vorliegenden Beobachtungen sehr viel schwieriger. Nur für einige sehr einfache Fälle bei gewissen Algen liefert die bisherige Appositionstheorie Anhaltspunkte für eine Erklärung der Wachsthumsvorgänge. So hat schon Nägeli⁴) für Petalonema nachgewiesen, dass die sehr wahrscheinlich durch Apposition gebildeten Zellwandschichten eine Zeitlang gedehnt und dann gesprengt werden, so dass die Annahme eines Flächenwachsthums durch Einlagerung nicht nothwendig ist. Dann hat Schmitz⁵) auch für eine Alge mit ausgesprochenem Spitzenwachsthum, Bornetia, dargelegt, wie an der Spitze fort und fort neue Zellwandkappen angelegt und die älteren in dem Maße, wie die Verlängerung zunimmt, gedehnt und zu

⁴⁾ SCHMITZ 1. C. S. 5; STRASBURGER 1. C. S. 6.

²⁾ WILLE, Über die Entwickelungsgeschichte etc., vertritt gegenüber Strasburger den Nägelischen Standpunkt und macht bei den Pollenkörnern mancher Pflanzen, z. B. der Onagraceen, auf Unterschiede der einzelnen Zellhautschichten aufmerksam. Indessen hat Wille keinesfalls einen Nachweis für die regelmäßige Abwechslung der wasserarmen und wasserreichen Schichten geliefert; er begnügt sich damit, aus dem verschiedenen Aussehen auf einen verschiedenen Wassergehalt zu schließen (z. B. S. 14), was wohl nicht zulässig ist.

³⁾ So gehe ich hier auch nicht ausführlich auf die neueste Arbeit von Wiesner ein, "Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut«. Sitzber. d. Wiener Akad. XCIII. Bd. I. 1886. Meine kritischen Bedenken gegen die Grundlagen seiner Hypothese über den Bau der Zellhaut habe ich schon an anderer Stelle geäußert (Biologisches Gentralblatt 1886. No. 15). In Betreff der Frage nach dem Wachsthum der Zellhaut hat Wiesner überdies keine positiven neuen Thatsachen gebracht.

⁴⁾ Nägeli, Stärkekörner. S. 283-284.

⁵⁾ SCHMITZ 1, c. S. 8; STRASBURGER 1, c. S. 489 (Taf. IV. Fig. 55).

einer scheinbar einheitlichen Haut ausgezogen werden. Strasburger bestätigte die Beobachtung von Schmitz und ebenso Berthold für verschiedene Griffithia-Arten, ferner für Spermothamnion Turneri. Der letztere Forscher gab auch für das Wachsthum von Conferva amoena eine ausreichende Erklärung des Zellhautwachsthums mit Hülfe der Appositionslehre. Von einem Ausschluss der Intussusceptionstheorie kann selbst für diese Fälle nicht gesprochen werden, und bei allen jenen Pflanzen mit sehr lebhaftem Flächenwachsthum, beispielsweise bei einer Internodialzelle von Chara, die auf mindestens das 2000fache der ursprünglichen Länge gestreckt wird²), hat die Appositionstheorie keine genügende Erklärung bisher gegeben. setzt eine außerordentliche Dehnbarkeit der Zellhaut voraus, und dieser Voraussetzung widersprechen bisher die bezüglich dieser Eigenschaft gemachten Beobachtungen, welche allerdings noch sehr unzulänglich sind, da sie meist an ausgewachsenen Geweben resp. an Organen, die von verschiedenartigen und in verschiedenen Entwickelungsstadien befindlichen Zellen gemacht worden sind. Noch größere Schwierigkeiten häufen sich bei den Versuchen, die mannigfaltigen Formerscheinungen der Zellhaut, besonders der complicirten Verdickungen auf der Außenfläche frei lebender Zellen, wie der Sporen von Algen etc., bloß durch Dehnung zu erklären3). An und für sich würden manche von diesen Erscheinungen durch die Intussusceptionstheorie leichter verständlich sein, und es giebt vorläufig keinen zwingenden Grund, dieselbe als unmöglich hinzustellen. Schon mehrfach 4) ist auch auf die Möglichkeit hingewiesen worden, dass das Dickenwachsthum durch Apposition, das Flächenwachsthum durch Intussusception erfolge. Es unterliegt sogar keinem Zweifel, dass in der schon gebildeten Zellhaut verschiedene Substanzen eingelagert werden; es wäre möglich, dass schon dadurch eine bleibende Volumveränderung, d. h. also Wachsthum, herbeigeführt würde; jedenfalls steht der Annahme einer Einlagerung neuer Cellulosetheilchen theoretisch nichts im Wege. Sehen wir

¹⁾ Berthold, Studien über Protoplasmamechanik. S. 270.

²⁾ Vergl. Nägeli, Stärkekörner. S. 279; ferner Wiesner, Untersuchungen über die Organisation der veget. Zellhaut. l. c. S. 57.

³⁾ Für manche Fälle, z. B. die Sporenhaut von Marsilia etc., hat Strasburger interessante Aufschlüsse über die Entstehung gemacht, welche seine Theorie stützen; vergl. auch Berthold, Studien etc. S. 316—323. Für andere wie für die Polienkörner herrscht noch viel Zweifel, vergl. die Arbeit von Wille. Besonders schwierig erscheinen die Verdickungen an den Sporen der Desmidiaceen; hier wäre eine ausführliche und kritische Arbeit sehr nothwendig.

⁴⁾ So von Nägeli selbst, »Stärkekörner« S. 286; ferner vergl. Pfeffer, Physiologie. II. S. 64; Detmer, System der Pflanzenphysiologie. S. 467. Nach Leitgeb (Über Bau und Entwickelung der Sporenhaut. Graz 1884) wie Wiesner, Unters. üb. d. Organisation der Zellhaut, soll sowohl Apposition wie Intussusception vorkommen, wobei zwischen Flächen- und Dickenwachsthum nicht scharf unterschieden wird. Die Leitgeb'schen Beobachtungen geben keinen zwingenden Beweis für Intussusception.

nun auch, dass die Appositionstheorie in der bisher bekannten Form wenig ausreicht, alle Wachsthumserscheinungen genügend zu erklären, so folgt andererseits daraus noch nicht, dass es ihr überhaupt unmöglich wäre, und dass die Intussusceptionstheorie nothwendig herbeigezogen werden müsste¹). Denn ein irgendwie überzeugender Beweis für die letztere Theorie ist ebenso wenig bisher, so weit sich die Thatsachen übersehen lassen, geleistet worden. Wir stehen in diesen Fragen eben noch vor eng verschlossenen Thüren.

Unberührt geblieben ist in dem Vorhergehenden die Frage nach der ersten Entstehung der Zellhaut; die darüber ausgesprochenen Ansichten stehen vielleicht noch weniger auf einem festem Grunde unbestreitbarer Thatsachen. Die älteren Anatomen, vor allen Mohl, begnügten sich mit der allgemeinen Angabe, dass das Cytoplasma die Cellulosetheilchen in nicht näher bekannter Weise an der Außenfläche ausscheidet. Dagegen stellte PRINGSHEIM²) 1854 die Ansicht auf, dass die peripherische Schicht des Cytoplasmas, die » Hautschicht«, sich direct in Cellulose umwandelt. Zuerst blieb diese Hypothese unbeachtet, bis dieselbe in neuerer Zeit von verschiedenen Forschern, so von Tschistiakoff 3), Pfeffer, mit besonderem Nachdruck von Schmitz⁴) und Strasburger wieder vertheidigt wurde. Die beiden letzteren außern sich bestimmter dahin, dass gewisse Bestandtheile der Zelle, die sog. Microsomen, welche eiweißhaltig sein sollen, durch Verschmelzung oder Spaltung cellulosebildend auftreten. Über den eigentlichen chemischen Prozess einer solchen Umwandlung von Eiweißsubstanz in Kohlehydrat herrscht keine klare Vorstellung, und es ist auch von vornherein verständlich, dass die chemische Seite der Frage überhaupt nicht eher in Angriff zu nehmen ist, als bis die organische Chemie irgend welche Anhaltspunkte für die Entstehung von Cellulose aus anderen bekannten Stoffen gegeben hat, wozu vorlaufig noch wenig Aussicht vorhanden ist.

⁴⁾ WILLE spricht mehrfach in seinen Arbeiten von Unmöglichkeit der Appositionstheorie, wo eine solche nicht einzusehen ist. Selbst der Hauptfall, den er gegen die Appositionslehre Strasburger's anführt, die Entwickelung von Stäbchen auf den Pollenkörnern von Armeria vulgaris, kann höchstens darthun, dass die Entstehung durch außerhalb der Zellen befindliches Epiplasma unwahrscheinlich ist. Aber damit ist doch nicht bewiesen, dass sie durch Intussusceptionswachsthum hervorgehen; und von einer Unmöglichkeit der Appositionslehre kann keine Rede sein. Denn sie könnten ja durch Ausstülpung an der ganz jungen Zellhaut entstanden sein etc.

²⁾ Pringsheim, Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle. Berlin 4854. S. 45-46.

³⁾ TSCHISTIAKOFF, Matériaux pour servir à l'histoire de la cellule végétale I, II, IV. 4874; vergl. Just, Jahresbericht. 4874. 2. S. 439; id. Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle; Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik. X. S. 26, 30, 44; Pfeffer, Physiologie. I. S. 287.

⁴⁾ SCHMITZ, Über Bildung und Wachsthum der Zellmembran. S. 2; STRASBURGER, Bau und Wachsthum der Zellhäute. S. 47, 51 u. w.

Für die Pflanzenphysiologie hat die ganze Frage nach der Entstehung der Zellwand vorläufig nur bezüglich des Streitpunktes Bedeutung, ob nämlich ihre Bildung direkt in der peripherischen Schicht des Plasmas stets vor sich geht, oder vom Innern desselben aus, wobei das Bildungsmaterial nach außen abgeschieden wird. Die letztere Möglichkeit erscheint an und für sich durchaus nicht so unwahrscheinlich, wie Strasburger annimmt. Das geht aus der unzweifelhaften Thatsache hervor, dass eine zellhautartige Hülle bei den Euglenen dadurch entsteht, dass dieselbe durch die peripherische Membran nach außen geschieden wird. Die Frage ist deshalb von besonderer Wichtigkeit, weil sie mit der anderen in engem Zusammenhange steht, ob die Hautschicht ein besonderes Organ der Pflanzenzelle vorstellt, entsprechend wie nach meinen Beobachtungen 1) die Plasmamembran vieler Flagellaten und, wie es scheint, die Cuticula der Infusorien. Wird die iedesmalige peripherische Plasmaschicht in Zellhaut umgewandelt, wie Strasburger behauptet, so kann die erstere kein solches Organ sein. Wenn dagegen sich ergiebt, dass die Hautschicht als ein dem Kern und der Chromatophore analoges selbständiges Zellorgan sich zeigt, so können in ihrem Verhältnis zur Zellhautbildung zwei verschiedene Fälle möglich sein. Die Hautschicht kann die Rolle eines besonderen zellhautbildenden Organes spielen, in ähnlicher Weise etwa wie die Chromatophoren bei der Stärkebildung; oder aber sie ist ein Organ sui generis mit noch näher aufzuklärenden Functionen und gestattet nur den Durchtritt des im Innern entstehenden Bildungsmateriales der Zellhaut nach außen. Aus den bisher vorliegenden Beobachtungen lässt sich keine sichere Entscheidung entnehmen. Was Schmitz²) und Strasburger²) bisher über die Entstehung der Zellhaut angegeben haben, lässt sich auf verschiedene Weise erklären. Namentlich ihre Hauptstutze, dass bei localen Zellhautverdickungen dieselben schon vorher deutlich im Protoplasma durch die Anordnung der Mikrosomen gekennzeichnet sind, kann nicht beweisend sein, da man nicht weiß, ob nicht diese Körnchen schon Ausscheidungsprodukte sind, resp. in welchem Verhältnis sie zur Zellhaut wirklich stehen. Berthold 3) hat übrigens diese Anordnung und Verschmelzung der Mikrosomen bei der Entstehung der Verdickungsleisten von Sphagnum-Blättern nicht beobachtet. Wichtiger ist die Beobachtung von Strasburger, dem es gelang, bei jungen Pollenkörnern vor der Zellhautbildung eine Schicht vom Plasmakörper abzuheben, welche noch nicht aus Gellulose bestand. Indessen könnte man hier den Einwand machen, dass es nur ein Kunstprodukt infolge Alkoholwirkung ist. Wohl ist aber hervorzuheben, dass die besonders von de Vries4) vertheidigte Auffassung

⁴⁾ G. Klebs, Über die Organisation einiger Flagellatengruppen etc.; Unters. d. bot. Inst. Tübingen. I. S. 336.

²⁾ l. c.

³⁾ BERTHOLD, Studien etc. S. 208, 209.

⁴⁾ DE VRIES, Plasmolytische Studien, PRINGSHEIM'S Jahrb. f. wiss. Bot. XVI. S. 493.

der Hautschicht als ein differenzirtes Organ der Zelle auf sehr schwachen Füßen steht. Allerdings ist die allgemeine Annahme wohl richtig, dass das Cytoplasma an der Peripherie etwas dichter als im Innern ist. Durch die Untersuchung von Pfeffer¹) ist ferner nachgewiesen worden, dass diese peripherische Schicht vermöge ihrer besonderen Organisation den osmotischen Austausch zwischen dem Zellinnern und der Außenwelt regulirt. Bei voller Anerkennung dieser besonderen Eigenschaften der Hautschicht ist daraus nicht zu folgern, dass dieselbe nun ein selbständiges, dem Kern entsprechendes Organ vorstellt. Preffer selbst hat sich klar gegen diese Folgerung ausgesprochen2) und betont, dass eine solche Hautschicht beliebig an der Grenzfläche jedes lebenden Plasmakörpers entstehen kann. Die in einer früheren Arbeit von Strasburger³) beschriebenen Beobachtungen über Structurverhältnisse der Hautschicht in einzelnen Fällen, wie z. B. bei Schwärmsporen von Vaucheria, haben sich nicht als zutreffend erwiesen 4). Man wird vielleicht am besten den auch von Strasburger gebrauchten Ausdruck anwenden, dass die Hautschicht etwas verdichtetes Protoplasma ist; damit ist eine gewisse Besonderheit der peripherischen Schicht angedeutet, ohne dass zugleich unsere Unkenntnis über die wirkliche Organisation derselben verschleiert wäre.

Eine besondere Auffassung hinsichtlich der Zellhautbildung hat Berthold neuerdings ausgesprochen. Er neigt der Ansicht von Strasburger zu⁵) und nimmt die Umbildung der peripherischen Schicht in Zellwand an. Jedoch ist es nach seiner Meinung nothwendig, dass jede Zellhautbildung zwischen zwei Plasmaschichten vor sich geht, wie es thatsächlich bei der Zweitheilung vieler Gewebezellen stattfindet ⁶). Den Nachweis dieser Nothwendigkeit hat Berthold nicht geliefert, und diese Anschauung steht im scharfen Gegensatz zu jeder Zeit zu beobachtenden Thatsachen der Zellhautbildung an freien Plasmakörpern, wobei eine solche von Berthold vermuthete äußere plasmatische Bekleidung der Zellwand weder von anderen noch auch von ihm selbst gesehen worden ist. Maßgebend sind für Berthold wesentlich theoretische Gründe, die aber wohl nach den Thatsachen umgewandelt werden müssen.

Aus der gegebenen Darstellung ersehen wir, dass über die Frage nach

¹⁾ Preffer, Osmotische Untersuchungen. 1877. S. 121; id. Über Aufnahme von Anilinfarben etc.; Tübinger Unters. II. S. 316.

²⁾ Preffer, Über Aufnahme von Anilinfarben etc. S. 320.

³⁾ Strasburger, Studien über das Protoplasma. Jena 1876. S. 10, 25, 35.

⁴⁾ Vergl. ZIMMERMANN, Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle; in Schenk's Handbuch der Botanik. Bd. III. S. 506. Die Angabe von Strasburger über eine radiale Stäbchenstructur der Hautschicht von Spirogyra habe ich ebensowenig wie ZIMMERMANN bestätigen können.

⁵⁾ Berthold, Studien über Protoplasmamechanik. S. 454, 260 etc.

⁶⁾ BERTHOLD I. c. S. 23, 154 etc.

der Entstehung wie nach der Wachsthumsweise der vegetabilischen Zellhaut noch die Anschaungen ungeklärt sind und zwischen den verschiedenen Möglichkeiten hin und her sehwanken. Die Erkenntnis der großen Schwierigkeit, in diesen Fragen eine sichere bezwingende Entscheidung zu liefern, lehrt nun bei den eigenen Schlussfolgerungen möglichst vorsichtig und kritisch vorzugehen. So möchte ich auch in den folgenden Mittheilungen auf die aus den Beobachtungen gewonnenen Anschauungen, welche im wesentlichen denjenigen von Strasburger entsprechen, weniger Gewicht legen, als vielmehr darauf, einen neuen Weg anzugeben, auf welchem vielleicht später eine bessere Einsicht in die Wachsthumserscheinungen der Zellhaut zu erlangen ist.

2) Über künstliche Neubildung der Zellhaut.

Die bisherige Methode, Aufschluss über die Vorgänge der Entstehung und des Wachsthums der Zellhaut zu gewinnen, ist wesentlich eine vergleichend-histologische. So wichtige Resultate auf diesem Wege über die Structurverhältnisse des Zellkörpers und seiner Bestandtheile erhalten worden sind, so reicht derselbe nicht für die eben bezeichneten Fragen aus. Wahrscheinlich werden wir der Lösung derselben näher kommen, wenn es gelingt, experimentell bei verschiedenen Pflanzen eine Neubildung von Zellhaut hervorzurufen, die Bedingungen hierfür, den Verlauf genauer zu verfolgen. Einige wenige Beobachtungen sind schon nach dieser Richtung gemacht, aber allerdings auch noch wenig ausgenutzt worden. Hanstein¹) bei Vaucheria die Heilung von künstlich erzeugten Wunden durch Neubildung von Zellhaut beschrieben, van Tiegnem²) dasselbe für Mucorineen. Schmitz³) hat auch an frei herausgetretenen Plasmaballen von einigen Siphonocladiaceen die Entstehung einer neuen Zellhaut an der ganzen Oberfläche beobachtet. Zunächst kommt es nur darauf an nachzuweisen, dass solche kunstliche Neubildung bei sehr verschiedenen Pflanzen gelingt.

Für die Lösung dieser Aufgabe hat die plasmolytische Methode einen ungeahnten Aufschluss gegeben und einen weiten Ausblick auf weitere Untersuchungen eröffnet. Bis in die höchsten Classen des Pflanzenreiches bietet sich die Möglichkeit dar, nach Abhebung des Protoplasten von seiner alten Zellhaut ihn zu veranlassen, eine neue sich zu bilden. Für die plas-

⁴⁾ Hanstein, Über die Lebenszähigkeit der Vaucheria-Zelle. Sitzber. d. Niederrhein. Gesellsch. Bonn 1872; ausführlicher in Botanische Abhandlg. Bd. IV. 2. 1880. S. 45—55; vergl. ferner Straseurger, Studien über das Protoplasma. S. 26; Berthold, Studien etc. S. 208.

²⁾ VAN TIEGHEM, Nouvelles recherches sur les Mucorinées. Ann. des Sc. nat. Botanique. Sér. IV. T. 4. 1875. S. 19-24.

³⁾ Schmitz, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen; Festschr. der Naturf. Gesellsch. Halle 4879. S. 305-306.

molytischen Versuche wurden die in der Einleitung erwähnten Lösungen von 16—20% R-Zucker oder 10% Glycose benutzt, und die letzteren mit den zu prüfenden Pflanzen ans Licht gestellt. Bei folgenden Pflanzen ist nach Eintritt der Plasmolyse eine Neubildung von Zellhaut beobachtet worden: unter den Algen bei sämmtlichen bei Tübingen vorkommenden Zygnema-Mesocarpus-Arten, bei zahlreichen Spirogyren, mehreren Oedogonium-Arten, bei Conferva spec., Chaetophora endiviaefolia, Stigeoclonium spec., Cladophora fracta, Vaucheria, unter den Moosen bei den Blättern von Funaria hygrometrica, unter den Farnen bei Prothallien von Gymnogramme spec., unten den Monocotylen bei den Blättern von Elodea canadensis.

Die Zeit, welche von der Erreichung des Gleichgewichtszustandes bei der Plasmolyse bis zum Auftreten der ersten Zellhautschicht verläuft, ist bei derselben Goncentration der Zuckerlösung für die verschiedenen Pflanzen eine verschiedene und scheint von specifischen Eigenthümlichkeiten abzuhängen. Am schnellsten bildet Vaucheria neue Zellhaut, so in 10 % Glycose, bisweilen schon innerhalb der ersten Stunde; bei Conferva spec. dauert es 4—2 Tage, ebenso bei den Prothallienzellen von Gymnogramme spec. Die Zygnemen brauchen im Allgemeinen, abgesehen von zahlreichen individuellen Schwankungen, 3—4 Tage. Sehr wechselnd und unregelmäßig ist das Verhalten der einzelnen Spirogyra-Arten. Am längsten währt es bei den Blattzellen von Funaria und Elodea, welche gewöhnlich 8—10 Tage, bisweilen noch mehr nothwendig haben, um sich mit neuer Zellwand zu umkleiden.

Die in den Zuckerlösungen nach Plasmolyse neu entstehende Zellhaut erscheint in manchen Fällen als ein sehr zartes, homogenes, scharf beiderseits umschriebenes Häutchen, so z. B. bei den Prothallien, bei Funaria (Taf. VI, Fig. 27, 29 s), bei Elodea (Taf. VI, Fig. 30 s). Bei vielen Algenzellen gestaltet sich dagegen die neue Zellhaut als eine verhältnismäßig sehr breite weiche, oft sehr schwach lichtbrechende Masse, welche nicht selten eine sehr deutliche Schichtung erkennen lässt, wie sie im normalen Leben sich nicht so stark ausprägt. Am ausführlichsten ist die Neubildung der Zellhaut bei den Zygnemen untersucht worden und für sie will ich auch meine Beobachtungen genauer wiedergeben.

Für die Untersuchung diente hauptsächlich diejenige Zygnema-Form, welche ich in meiner früheren Arbeit 1) als Zygnema C. bezeichnet habe und auch weiterhin so nennen will; ich muss dabei unentschieden lassen, ob, wie es wahrscheinlich ist, mehrere distincte Species darunter begriffen sind 2). Unter dem Fadengemenge dieser Zygnema C. können wir noch zwei Hauptformen unterscheiden, die aber durch alle möglichen Zwischenstadien ver-

¹⁾ Klebs, Über die Organisation der Gallerte. Tübinger Untersuchungen. II. S. 335.

²⁾ So gehört das, was gewöhnlich als Zygnema cruciatum bezeichnet wird, in diese Gruppe von Zygnema C.

bunden sind; Zygnema C. α mit breiteren und kürzeren Zellen (Durchmesser etwa 41—47 μ , Zellen 4—2mal so lang als breit; vergl. z. B. Taf. V, Fig. 14, 15) und Zygnema C. β mit schmäleren und länger gestreckten Zellen (Durchmesser etwa 36—41 μ ; Zellen 2—4mal so lang als breit; vergl. z. B. Taf. V, Fig. 10, 12). Die kurzzelligen Fäden besitzen auch meistens eine etwas dickere Zellhaut als die langzelligen.

In R-Zuckerlösungen von 46-20 % werden die sämmtlichen Zellen der Zygnema-Fäden plasmolysirt, wenn auch in verschiedenem Grade, meist bei der Form α weniger, als bei β . Nach 3-5 Tagen erscheint um die noch kugeligen oder schon in die Länge gestreckten Protoplasten die erste Zellhaut in Form einer sehr zarten Schicht, welche erst deutlich wird bei erneuter Plasmolyse mit concentrirter Salpeterlösung. Allmählich nimmt die Zellhaut an Dicke zu, bleibt bei der kurzzelligen Form im Ganzen schwer sichtbar und homogen, während bei den langzelligen Fäden die Zellhaut in ihrer Dicke oft auffallend vergrößert ist, dabei ohne Anwendung von Reagentien vollkommen homogen erscheinen kann. Da die Protoplasten bei weiterem Wachsthum sehr mannigfache Gestalten annehmen, so ist auch die Zellhaut je nach den Zellen sehr ungleichmäßig entwickelt. Besonders in Culturen von 10% Glycose tritt aber eine Schichtung sehr klar hervor (Taf. VI, Fig. 6) und nicht selten in der Weise, dass fast ausschließlich an den beiden Enden des Protoplasten lebhafte Neubildung von Zellhautschichten vor sich geht (Taf. VI, Fig. 28). Die Ursachen für die mannigfachen Variationen in Dicke, Schichtung, Aussehen, welche bei den Zellhäuten der einzelnen Protoplasten sich darbieten, sind nicht näher bekannt; individuelle Eigenthümlichkeiten müssen hierbei eine Hauptrolle spielen. Ganz besonders ausgebildet erscheint die Schichtung bei solchen Protoplasten, welche bei der Plasmolyse eine Hälfte ihres Körpers verloren haben und doch fähig sind sich neu zu behäuten. Die Neubildung kann auch dann vorzugsweise an dem einen Ende vor sich gehen, so dass Gestaltungen von Fig. 42 h auf Taf. V zur Erscheinung kommen. Bisweilen findet aber die fortdauernde Schichtenbildung rings um den Protoplasten statt, welcher selbst dabei mehr und mehr sich contrahirt, verkleinert, bis er als kleiner Rest zu Grunde geht, während um ihn zahllose Wandschichten entstanden sind. Eine solche allmähliche Contraction beobachtete ich auch bei einigen Zellen des Funaria-Blattes in 20% R-Zucker, nur dass hier eine einseitige Kappenbildung die Folge davon war (Taf. VI, Fig. 29).

Die neu gebildete Zellhaut tritt in der Zuckercultur sehr viel schärfer und deutlicher hervor, wenn man denselben etwas Congoroth zufügt (etwa 0,01%). Schon früher¹) habe ich auf diesen Farbstoff aufmerksam gemacht, der dadurch ausgezeichnet ist, dass er sehr lebhaft von Zellhäuten der Algen aufgenommen wird, andererseits in sehr weiten Grenzen unschädlich

⁴⁾ KLEBS l. c. Tübinger Untersuch. II. S. 369.

sich erweist. Dazu kommt, dass junge, eben neu entstandene Zellwandschichten ganz besonders lebhaft den Farbstoff an sich ziehen, so dass sie ihn den alten Zellwänden entreißen können und es gelingt, wesentlich nur die neugebildeten zu färben. Jedoch übt die Einlagerung des Congoroth in die Zellhaut einen bedeutsamen Einfluss insofern aus, als dadurch das Längenwachsthum beschränkt, bez. vollständig verhindert wird, während das Dickenwachsthum ungestört, ja um so lebhafter vor sich geht. Infolge dessen wachsen in den Culturen von R-Zucker-Congoroth die Protoplasten sehr viel weniger als in reinen Zuckerlösungen und nehmen abweichende Formen an. Besonders häufig schnüren sie sich in der Mitte mehr oder weniger ein und lagern dabei in dem Maße, wie das geschieht, neue Zellwandmassen an diesen Stellen ab (Taf. VI, Fig. 15); es kann sich sogar ereignen, dass die Protoplasten sich in ein bis mehrere Stücke durchschnüren und dabei dann allmählich sehr dicke Zellwände ausbilden (Taf. V, Fig. 10). In Glycose-Congoroth ist bei sehr vielen Protoplasten die dicke Zellhaut vollkommen homogen und lässt erst in Alkohol die Schichtung erkennen, während diese meist sehr deutlich in R-Zucker-Congoroth sich zeigt. Der Verlauf der Schichten ist entsprechend den mannigfaltigen Gestalten der Protoplasten sehr verschieden; auffällig ist es, dass dieselben fein wellig gefaltet, fast wie gerunzelt erscheinen (Taf. VI, Fig. 15). Die einzelnen Schichten gehen durchaus nicht immer rings um den ganzen Protoplasten; vielmehr hat derselbe die Fähigkeit, nach Maßgabe theils äußerer, theils innerer Ursachen an verschiedenen Stellen einzelne Stücke solcher Schichten abzulagern, die sich dann in der schon vorhandenen allmählich auskeilen. Jede Schicht erscheint an der Peripherie von einer dichteren Linie begrenzt, die mit dem Ausdruck von Strasburger 1) als Grenzhäutchen bezeichnet werden kann, und auf deren Vorhandensein die Sichtbarkeit der Schichtung hauptsächlich beruht.

Bei verschiedenen, leider nicht genauer bestimmten Oedogonium-Arten tritt ebenfalls nach Plasmolyse in Zuckerlösung lebhafte Neubildung von Zellhaut ein, sei es, dass eine einfache, scharf begrenzte Haut entsteht (Taf. VI, Fig. 33), oder zahlreiche in der Breite und dem Aussehen variirende Schichten erzeugt werden, besonders dann, wenn der Protoplast wie in den vorher erwähnten Fällen bei Zygnema successive immer stärker sich contrahirt. Auch bei Oedogonium bieten die einzelnen Protoplasten mannigfache Verschiedenheiten dar; man vergleiche auf Taf. VI die Figuren 34, 34, 35, 37.

Die Zellhaut bei Spirogyra, Mesocarpus-Arten, welche in Zuckerlösungen von 10-15% cultivirt werden, erscheint meist als ungeschichtete, sehr weiche breite Hülle, während bei Cladophora in 20-25% Zucker zahlreiche scharf gesonderte Schichten gebildet wurden.

¹⁾ STRASBURGER, Bau und Wachsthum etc. S. 6.

An dicotylen Pflanzen sind bisher keine ausführlichen Untersuchungen angestellt worden, und hier haben dieselben auch viel größere Schwierigkeiten zu überwinden, da die Zellen in dem ungewohnten Medium sehr leicht absterben. Vielleicht haben sie aber überhaupt die Fähigkeit der Neubildung von Zellhaut verloren. Mehrfach geprüft wurden die Zellen aus dem Fruchtfleisch der Schneebeere (Symphoricarpus racemosa). Auffallend war es, wie in R-Zuckerlösung von 25% schon nach 24 Stunden das Protoplasma der Zellen mit großer Deutlichkeit und in prachtvoller Ausbildung sich zeigte, und sich auch mehrere Wochen vollständig normal und lebendig erhielt. Eine unzeifelhafte Neubildung von Zellwand konnte bisher nicht festgestellt werden; nur in einer Cultur mit Gongoroth beobachtete ich bei einzelnen Zellen ein abhebbares peripherisches Häutchen, dessen Gellulosenatur nicht erwiesen wurde.

Unter den Algen, welche im Allgemeinen nach Plasmolyse so leicht zur Neubildung der Zellhaut veranlasst werden können, fallen um so mehr jene Formen auf, bei denen bisher sich die gleiche Erscheinung nicht hat hervorrufen lassen. Vor Allem ist es die ganze Familie der Desmidiaceen, ganz im Gegensatz zu den anderen Conjugaten. Untersucht wurden Vertreter der meisten Gattungen: Desmidium Swartzii, Euastrum verrucosum, ansatum, oblongum, Cosmarium Botrytis, pyramidatum, Penium Digitus, Pleurotaenium Trabecula, Closterium Lunula, acerosum, didymotocum, Tetmemorus granulatus. In 15-20 % R-Zucker hielten sich die stark plasmolytischen Protoplasten dieser Algen mehrere Wochen vollkommen lebendig, die Fäden von Desmidium sogar bis $4\frac{1}{2}$ Monate, ohne aber irgend eine Veränderung, jedenfalls ohne Neubildung von Zellhaut zu zeigen. Ebenso negativ fielen alle Versuche mit Diatomeen, besonders mit den Fäden von Melosira varians aus. Es ware gerade sehr interessant, bei allen diesen Algen die Neubildung zu beobachten, da bei ihnen die Zellhaut so besondere Structurverhältnisse darbietet, aber gerade deshalb sind wohl besondere Umstände, die in der reinen Zuckerlösung nicht verwirklicht sind, für diesen Prozess nothwendig.

Ueberhaupt hängt auch die Neubildung von specifischen Eigenthumlichkeiten ab. So entstand an den plasmolytischen Zellen der Prothallien von Gymnogramme spec. die Zellhaut sehr schnell und allgemein, während bisher vergeblich die Versuche mit den Prothallien von Blechnum spec., Ceratopteris thalictroides sich erwiesen, bei welch' letzteren in 20 % R-Zucker und 0,05 chromsaurem Kali sich einige Zellen 4 Wochen lebend erhielten. Negativ fielen ferner die Versuche mit Lemna minor, Vallisneri spiralis aus, obwohl ich an Schnitten aus den Blättern der letztere Pflanze in 20 % R-Zucker noch nach 3 Wochen lebende Protoplasten beobachtete.

Der beschriebene Vorgang der Neuentstehung von Zellhaut nach Eintritt der Plasmolyse ist im wesentlichen eine experimentell herbeigeführte

Vollzellbildung. 1) Schon Berthold 2) hat den Begriff von Strasburger erweitert und rechnet hierzu neben der Schwärmsporen- und Eibildung bei Algen, Pilzen etc. auch die Verjüngung der Sporenmutter- und Sporenzellen der Gefäßeryptogamen, der Pollenzellen sowie die einfache Häutung der Sporen von Saprolegnien. Das Charakteristische in dem Vorgang beruht, wie Berthold richtig bemerkt, »in allen diesen Fällen auf der Ablösung des gesammten Plasmakörpers der sich verjüngenden Zellen von der alten Membran unter Contraction desselben«.

Allerdings glaubt Berthold, dass mit diesem Vorgang fundamentale Aenderungen der Symmetrieverhältnisse der betreffenden Zelle verbunden sind, was für die Schwärmsporenbildung von Oedogonium zutrifft, aber nach meinen Anschauungen nicht allgemein richtig und, selbst wenn es wäre. auch nicht so bedeutungsvoll erscheint, weil mir überhaupt die Symmetrieverhältnisse nicht eine so maßgebende Rolle zu spielen scheinen, wie es BERTHOLD annimmt. Es ist nicht einzusehen, was für ein fundamentaler Unterschied vorhanden ist, ob ein Plasmakörper sich so stark contrahirt, dass er sich von der alten Zellwand ablöst und eine neue, selbständige Zellhaut bildet, oder ob er sich nur so schwach zusammenzieht, dass die neue Zellhaut als die innerste Schicht der alten erscheint. Denn thatsächlich lassen sich in den plasmolytischen Versuchen solche Übergänge sehr gut beobachten. In 10-12 % R-Zucker werden einzelne der kurzzelligen Fäden so schwach plasmolytisch, dass sie zwar ihren Turgor verlieren, was an der Verdickung der Zellhaut kenntlich wird, dass aber die Protoplasten derselben so nahe anliegen, dass die neue Zellhaut mit der alten vollständig oder in manchen Fällen wenigstens an einzelnen Stellen verschmilzt. Mehrfach ist auch hingewiesen worden, wie eine sehr lebhafte Neubildung von Zellhautschichten mit einer steten Contraction des Plasmakörpers verbunden ist, und das ist überhaupt eine verbreitete Erscheinung deshalb, weil ein sehr intensives Dickenwachsthum hauptsächlich nur dann erfolgt, wenn das Längenwachsthum stille steht. Jener Verjüngungsprozess, wie er am auffälligsten in der Schwärmsporenbildung von Oedogonium zu Tage tritt, ist nicht etwas so ganz Eigenartiges, sondern nur eine besondere Form der allgemeinen Zellhautbildung; das beweisen die zahlreichen Zwischenstufen, die beide Prozesse verknupfen. Danach ist nicht ausgeschlossen, dass man aus praktischen Gründen eine Unterscheidung für passend erachtet. Übrigens ist es wahrscheinlich, dass es gelingen wird, die Schwarmsporenbildung durch natürlich herbeigeführte Contraction wenigstens zu befordern. dafür spricht eine bisher allerdings nicht weiter verfolgte Beobachtung, dass bei einer Oedogonium-Art in 6 % R-Zuckerlösung, welche an und für sich nicht plasmolytisch wirkt, fast sämmtliche Protoplasten sich contrahirten

¹⁾ STRASBURGER, Zellbildung und Zelltheilung. III. Aufl. S. 80.

²⁾ BERTHOLD, Studien etc. S. 288.

und dann sich zu Schwärmsporen umbildeten, welche aber nicht aus der alten Zelle heraustreten konnten.

3) Die erste Entstehung der Zellhaut.

Aus der vorhin gegebenen Darstellung ging klar hervor, wie über dieses Problem noch sehr unvermittelt sich gegenüberstehende Anschauungen in der Litteratur vorhanden sind. Der sicherste Weg, zu einer bestimmten Entscheidung zu gelangen, würde darin bestehen, an der Hautschicht eines Protoplasten deutlich bemerkbare Stellen unverrückbar zu fixiren und an deren Verhalten bei der Zellhautbildung die Art und Weise der letzteren festzustellen. Bisher gelang es nicht, die technischen Schwierigkeiten dieser Versuche zu überwinden. Eine andere Methode, welche besonders für die STRASBURGER'sche Ansicht von großer Bedeutung wäre, bestände darin, in dem ersten Entwickelungsstadium der Zellhaut dieselbe am lebenden Protoplasten durch Plasmolyse zu trennen und eine genaue mikrochemische Untersuchung dieses ersten Häutchens vorzunehmen. Wenn man ein geeignetes Object fände und genau nachweisen könnte, dass das schon abhebbare Häutchen noch aus plasmatischer Substanz und nicht aus Cellulose zusammengesetzt ist, und wenn man den allmählichen Übergang der letzteren aus ersterer verfolgen wurde, so wäre die Hypothese von Strasburger als richtig bewiesen. Die von mir benutzte Methode, die experimentell veranlasste Neubildung von Zellhaut mit Hülfe färbender Mittel genauer zu beobachten, hat bisher in ihren Resultaten nicht zu unbedingt sicherer Entscheidung geführt, jedoch einige wohl bemerkenswerthe Thatsachen zu Tage gefordert.

Ein ausgezeichnetes Objekt für diese Untersuchungen bildet Vaucheria. Seit den Arbeiten von Hanstein ist es bekannt, dass zerschnittene Vaucheria-Fäden an der Wundfläche eine neue Cellulosekappe bilden, welche sich an die Seitenwände ansetzt und den normalen Zustand wieder herstellt (vergl. die auf S. 500 angegebene Litteratur). Strasburger 1) hat besonders an Schwärmsporen durch Drücken Neubildung von Zellhäuten erzeugt, in einem Falle sogar ineinander geschachtelte Membranen erhalten. Über den eigentlichen Vorgang dieser Neubildung wird nichts Ausführliches mitgetheilt und auch nicht von Schmitz und Berthold, welche an anderen Siphoneen die gleiche Erscheinung beobachtet haben. 2)

Die mir zur Untersuchung vorliegenden Vaucheria-Fäden gehörten zwei Arten an, der sessilis und geminata, wie die Oosporenbildung zeigte. Im vegetativen Zustand sind die Arten nicht zu unterscheiden und beide wachsen

¹⁾ STRASBURGER, Studien über Protoplasma. S. 53-54.

²⁾ PFEFFER, Pflanzen-Physiologie. II. S. 62, hat ebenfalls bei *Vaucheria* nach Abhebung des Protoplasmas von der Zellwand die Neubildung eines Zellwandstückes um den contrahirten Protoplasmakörper beobachtet.

auch auf feuchter Erde durcheinander. Zerschneidet man die Vaucheria-Schläuche im Wasser in zahlreiche Stücke, so treten zahlreiche Plasmaballen heraus, von denen aber weitaus die meisten zu Grunde gehen. Bei Anwendung verdünnter Zuckerlösung, welche schon Pfeffer¹) benutzte, um die Plasmatheile länger lebend zu erhalten, geht die Membranbildung um dieselben ungemein viel lebhafter vor sich, so dass man beliebige Quantitäten solcher membranumkleideter Theilstücke von Vaucheria erlangen kann. Denselben Vortheil wie 1 % Glycose oder R-Zucker gewähren (1 %) Lösungen von Milchzucker, Inosit, Dulcit, Glycerin, Leucin, Glycocoll; dagegen wirken Albuminlösung, 0,5 % Pepton, 0,5—1 % Salpeter, Chlornatrium schädlicher noch wie reines Wasser.

Bei sehr starker Zerstückelung der Vaucheria-Fäden mit Hülfe einer sehr feinen Schere kann man drei verschiedene Formen der Theilstücke unterscheiden: solche, welche noch ganz von der alten Zellwand umschlossen bleiben, infolge dessen meist cylindrisch gestaltet sind; solche, welche an den geöffneten Enden der Schläuche hervorquellen, aber mit denselben noch in Verbindung bleiben; schließlich solche, welche ganz frei als nackte Plasmaballen heraustreten. In den beiden letzteren Gruppen herrscht eine außerordentliche Mannigfaltigkeit nach Größe und äußerer Gestaltung. Die Theilstücke nehmen lebhaft Wasser in sich auf und schwellen zu großen Blasen an, welche eiförmig, wurstförmig, bohnenförmig, traubig u. s. w. sein können. An und für sich streben bekanntlich die Plasmaballen der Kugelform zu und eine Anzahl derselben erreicht dieselbe. Bei den meisten zeigen sich aber so bald Anfänge der Zellhautbildung und damit Veränderungen der Cohäsionsverhältnisse in der peripherischen Schicht, dass solche von der Kugelform abweichende Formen leicht erklärlich sind.

Die Bildung der neuen Zellhaut geht sehr schnell²) vor sich; an den Enden der im alten Schlauch bleibenden Theilstücke bisweilen schon nach wenigen Minuten, langsamer an der Oberfläche der hervorquellenden Enden. Unter den frei schwimmenden Plasmaballen giebt es dann immer eine Anzahl selbst ganz großer und inhaltsreicher, welche mehrere Tage leben, aber ohne Zellhaut bleiben. Die ersten Anfänge der Membranbildung lassen sich am besten beobachten, wenn man der Zuckerlösung etwas Congoroth zufügt (vergl. S. 502). Der Farbstoff dringt in lebendes Plasma von Vaucheria niemals ein, färbt todtes Plasma schmutzig gelbroth, die alte Zellwand schwach rosig, die in ihm entstehende neue Zellwand leuchtend roth. Infolge dessen heben sich alle diejenigen Stellen der Theilstücke, welche eine neue Zellhaut erhalten haben, in scharfem Contrast von den gar nicht oder von alter Zellhaut umkleideten Stellen ab, und dieser Gegen-

¹⁾ Preffer, Osmotische Untersuchungen. S. 127.

²⁾ Nach van Tieghem geht die Wundheilung bei Mucorineen in wenigen Minuten vor sich; l. c. S. 20.

satz steigert sich noch beim Auswaschen des Farbstoffes, da derselbe in der jungen Zellhaut und nur in ihr merkwürdigerweise vollständig fixirt ist.

Während in reiner Zuckerlösung die neue Zellhaut als eine dunne, zarte, aber beiderseits scharf begrenzte und stets homogene Schicht erscheint, nimmt dieselbe bei Gegenwart von Congoroth, abgesehen von der Farbung, meistens ein anderes Aussehen an. Die Zellhaut tritt als eine lockere, wasserreiche, oft wolkenartige Masse auf, so dass sie in der ersten Zeit als breite, mehr schleimartige rothe Hülle bemerkbar wird, die außerdem häufig an einzelnen Stellen sehr unregelmäßig ausgebreitet ist (Taf. V. 5, 6). Erst allmählich wird sie zu einer festeren, dunneren Zellhaut, was durch wasserentziehende Mittel sofort herbeigeführt werden kann. sehr langsamer Entstehung um die großen kugligen, frei schwimmenden Plasmaballen war die Peripherie besetzt mit einem roth gefärbten zarten, hin und her gebogenen Fädengeflecht, das in anderen Fällen sehr viel dichter ist. Sehr häufig beobachtet man nach Trennung der neuen Zellwand vom Protoplasten mit Hülfe der Plasmolyse eine sehr deutliche körnige Structur derselben, die aber möglicherweise auf Plasmakörnchen zurückzuführen ist, die an der Innenseite der Zellhaut festkleben.

Aus den zahlreichen Versuchen mit Vaucheria ergiebt sich als allgemeines Resultat, dass überall an jeder beliebigen Stelle, wo nur das Cytoplasma infolge der Verletzung von der alten Zellwand abgehoben ist, selbst wenn es an seiner Peripherie unverletzt ist, neue Zellwandsubstanz entsteht, welche sich dort an die alte Zellhaut ansetzt, wo die letztere in unmittelbarer und noch ungestörter Berührung mit dem Cytoplasma steht. So geschieht es nicht bloß an den Enden, wie Hanstein¹) schon beobachtete, sondern auch an den Seitenwänden, sowie und soweit eine Trennung geschehen ist. Die an den Enden herausquellenden Plasmaballen umgeben sich auch nur insoweit mit neuer Zellhaut, als sie die alte nicht berühren.

Die direkte Beobachtung der ersten Anfänge der Zellhautbildung lässt sich am besten an der aus dem geöffneten Schlauch sich hervorwölbenden Plasmamasse verfolgen. Dieselbe schwillt unter Aufnahme von Wasser auf, und enthält 2) je nach den Einzelfällen eine sehr verschiedene Quantität von Plasma, Chlorophyllkörpern u. s. w. Das ganze Plasma ist in sehr lebhafter wogender Hin- und Herbewegung begriffen; in der peripherischen Schicht sammelt sich eine größere Menge von Körnchen an; Plasmafäden und auch Plasmalamellen durchsetzen den Zellsaft, verändern sich aber fortwährend. An der Peripherie beginnt nun die Bildung einer rothen Zellhaut, aber durchaus nicht immer gleichmäßig, sondern nicht selten als ein zart rosiger

⁴⁾ Hanstein, Bolanische Abhandlg. IV, 2. S. 49; Strasburger, Studien etc. S. 26.

²⁾ Hanstein I. c. S. 49-50. Taf. 40. Fig. 5. Das von H. beobachtete Zurückziehen der Chlorophyllkörper von der verwundeten Stelle lässt sich bei der hervortretenden Plasmamasse nicht so beobachten, weil die Chlorophyllkörner in die peripherische Schicht durch den Druck des Zellsastes gedrängt werden.

Anflug an einer Stelle, oder gleichzeitig an mehreren, die nach und nach sich vergrößern und verschmelzen. Die zuerst bemerkbare rothe Substanz befindet sich anscheinend, soweit die optischen Hülfsmittel ein Urtheil erlauben, in der peripherischen Schicht und sondert sich erst allmählich davon ab. An diesen rothen Flecken lässt sich in diesem Stadium keine Trennung von Zellhaut und Gytoplasma durch Reagentien vollführen. Selbst wenn schon ringsum eine rothe Schicht sich gebildet hat, ist der Zusammenhang mit dem Plasma noch ein sehr inniger. Niemals gelang es mir, bei zahlreichen Versuchen, von den Plasmaballen ein Häutchen zu trennen, das sich noch nicht mit Congoroth färbte, oder sonst wie eine Hautschicht sich verhielt. Dort, wo keine Färbung vorhanden war, contrahirte sich der Plasmakörper nach Art aller nackten plasmatischen Körper, ohne die Spur einer Hülle zu hinterlassen.

Die Frage erscheint zunächst berechtigt, ob denn alles, was bei den beschriebenen Versuchen sich mit Congoroth färbt, auch wirklich echte Zellwandsubstanz vorstellt. In jedem Falle ist es keine plasmatische resp. hautschichtähnliche Substanz, da diese nicht einmal im Tode eine solche Färbung annimmt; aber mit Hülfe anderer Reagentien lässt sich der sichere Nachweis führen, dass die rothe Hülle aus celluloseähnlichen Stoffen bestehen muss. Vor allem spricht dafür das Verhalten gegenüber Chlorzinkjod, welches alte Zellwände von Vaucheria gar nicht oder nur ganz schwach, alle neu gebildete Zellhaut aber unzweifelhaft violett färbt, ein deutliches Zeichen für die Reinheit der jungen Membran. Auch das Verhalten gegen Alkalien, Säuren, gegenüber Jod und Schwefelsäure, ferner gegen das von Noll empfohlene Eau de Javelle weist auf die Cellulosenatur hin. Übrigens ist zu bemerken, dass für die Reactionen mit Säuren und auch mit Chlorzinkjod die in reinen Zuckerlösungen gebildeten farblosen jungen Zellhäute vorzugsweise benutzt wurden.

Aus den vorliegenden Beobachtungen lässt sich für die Hauptfrage nach der Entstehungsweise der Zellhaut, ob durch Ausscheidung oder Umbildung, noch kein sicherer Schluss ziehen. Dieselben lassen sich mit beiden Hypothesen vereinen. Sehr viel wahrscheinlicher tritt aber für den speciellen Fall von Vaucheria die von Strasburger vertretene hervor bei Berücksichtigung der folgenden Thatsache. In einzelnen Schläuchen zieht sich durch das Hervorquellen des Inhalts an beiden geöffneten Enden die Protoplasmamasse auseinander. Bisweilen bleiben aber die sich so theilenden Hälften noch durch verschieden lange und breite plasmatische Stränge in Verbindung. Bei beiden, oft sehr ungleichen Theilstücken geht dann die Zellhautbildung vor sich, sie schließen sich von einander ab; zugleich bildet aber auch das Mittelstück Zellwandmasse, entweder so, dass noch etwas Plasma übrig bleibt, oder, dass das ganze Plasmastück vollständig in Zell-

¹⁾ Noll, Botanisches Centralblatt. Bd. 21. 1885. S. 377.

haut umgewandelt wird (Taf. V, Fig. 4). So können zwei Theilstücke bala durch dickere, bald durch ganz dünne rothe Zellwandstränge verbunden bleiben. Dieses Verhalten spricht in der That sehr für die Umbildungshypothese, wenn auch die Möglichkeit zuzugeben ist, dass von den beiden Theilstücken die Zellhautsubstanz an die Verbindungsstränge hinbefördert und hier ausgeschieden worden ist, während diese nachher selbst eingezogen wurden.

Mit größerer Bestimmtheit kann man sich aber gegen jene Anschauung wenden, welche in der Hautschicht ein besonderes differenzirtes Organ, speciell wie DE VRIES 1) meint, für die Zellhautbildung erblickt. Die hauptsächlichste Stütze ruht in der früher von Strasburger 2) aufgestellten Behauptung, dass nur solche Plasmaballen von Vaucheria Zellhaut bilden sollten, welche von der ursprünglichen Hautschicht umgeben sind, während diejenigen, welche nur aus dem sog. Körnerplasma bestehen, zu Grunde gingen. Augenscheinlich war das Beobachtungsmaterial für diese Behauptung nicht ausreichend, schon aus dem einfachen Grunde nicht, weil STRAS-BURGER nicht angiebt, woran er denn überhaupt die alte Hautschicht erkannt hat, zum Unterschied von der an jedem Plasmaballen vorhandenen. sei es auch an solchen, die aus Körnerplasma herrühren. Dies ist auch in der That nicht möglich, weil es keine besonderen Kennzeichen von Hautschicht giebt, als dasjenige der scharfen Begrenzung nach außen. Denn die Körnchen reichen bis zu dieser äußersten peripherischen Schicht hinan; besonders nach der Verletzung ist es eine allgemeine Erscheinung, dass die vorher nur sehr zerstreut vorkommenden Körnchen, die Mikrosomen, gegen den Wundrand hin in großer Menge zuströmen und sich anhäufen, so dass eben bis zur peripherischen Linie alles Körnerplasma ist. Vor allem ist nun zu betonen, dass die Hanstein'sche Angabe, dass die Hautschichtränder an der Wunde sich zusammenneigend aneinander schließen, mindestens nicht für alle Fälle richtig ist und nothwendig gilt. In den mit Ölimmersion am sorgfältigsten beobachteten Beispielen findet an der Wundfläche des Protoplasten ein lebhafter Kampf zwischen dem eindringenden Wasser und dem Plasma statt; Vacuolen treten heraus, schnüren sich ab, zerreißen; allmählich dringt körniges Plasma in dichteren Massen heran und schließt sich zu einer nach außen scharf begrenzten Schicht zusammen. An dieser beginnt jetzt rothe Zellhaut sich zu bilden. Doch während dieses Prozesses kann durch erneute Wasseraufnahme die neue Hautschicht stark blasenformig hervorgewölbt werden, am Grunde der immer stärker vor-

¹⁾ DE VRIES, Plasmolytische Studien etc. S. 493.

²⁾ STRASBURGER, Studien etc. S. 54; übrigens hat in dieser Abhandlung S. aufmerksam gemacht (S. 54), dass in manchen Fällen, wie bei den Myxomyceten, die Hautschicht nichts anderes als die verdichtete Grundsubstanz des Protoplasmas ist, ja dass bei Pseudopodien der Rhizopoden und Radiolarien überhaupt keine Hautschicht sich nachweisen ließe (S. 35).

tretenden Blase sammelt sich neues Körnerplasma und bildet abermals eine neue Hautschicht (Taf. V, Fig. 3) und an dieser später Zellstoffsubstanz, welche mit der vorher erzeugten verschmilzt. Das lebhafte Herbeiströmen 1) der Körnchen zu den Stätten der Zellhautbildung weist darauf hin, dass Schmitz und Strasburger wohl Recht in der neuerdings ausgesprochenen Annahme baben können, dass solche Körnchen, die Mikrosomen, als Bildungsmaterial der Zellwand eine Bedeutung haben, wenn auch nicht näher anzugeben ist, worin dieselbe besteht. Jedenfalls kann man hier bei Vaucheria den Satz aufstellen, die Zellhaut geht aus Körnerplasma hervor. Ebenso klar geht aber die Bedeutungslosigkeit der Hautschicht als eines besonderen zellhautbildenden Organs auch aus folgender Beobachtung hervor. Wenn aus dem geöffneten Schlauchende das Plasma sich vorwölbt und sich zu einer großen Blase ausdehnt, deren Durchmesser das 3-5 fache desjenigen vom Schlauche beträgt, so muss bei der riesigen Oberslächenvergrößerung schon der größere Theil der die Blase umkleidenden Hautschicht aus neu hinzutretendem Körnerplasma herrühren. Eine solche Blase kann bei beginnender Zellhautbildung mit steigendem osmotischen Druck an einer Stelle reißen und aus dem inneren Plasma eine zweite Blase hervorwolben; ja diese kann wachsen und noch eine dritte Generation in derselben Weise bilden, so dass dadurch eine traubenförmige Ansammlung solcher Blasen entsteht, welche sämmtlich sich mit neuer Zellhaut umkleiden. Wenn man nicht zu ganz mystischen Vorstellungen greisen will, so muss man sagen, dass in den letzten Blasen-Generationen so gut wie keine Spur der ursprünglichen Hautschicht vorhanden ist, folglich dass jedes Cytoplasma die Fähigkeit hat, an seiner Peripherie in directer Berührung mit dem Außenmedium Hautschicht zu bilden, was schon Pfeffer?) betont hat, und ebenso neue Zellhaut, vorausgesetzt natürlich, dass die allgemeinen Bedingungen für Membranbildung, Nährstoffe, Sauerstoff etc., vorhanden sind.

Von diesem Standpunkt aus erscheint mir nun die Frage, ob die Zellhaut direkt in der Hautschicht oder in der ihr anliegenden, bei den Vaucheria-Blasen bisweilen kaum messbar dicken Plasmaschicht entsteht, erst von secundärer Bedeutung. Sicher entscheiden kann ich die Frage nicht, wegen früher angegebener Beobachtungen halte ich das erstere in der That für wahrscheinlicher.

Wie es sich bei anderen Pflanzen mit der Entstehung der Zellhaut verhält, lasse ich dahingestellt; die von mir angestellten Versuche über die künstliche Neubildung derselben sind nach dieser Richtung noch nicht genügend ausgenutzt und überlasse ich das ferneren Untersuchungen. Nur

⁴⁾ Vergl. auch die Schilderung bei Hanstein 1. c. S. 49. Berthold hat dagegen bei Beobachtung der Wundheilung von Vaucheria und Bryopsis diese Mikrosomen nicht gesehen. Studien etc. S. 208.

²⁾ Preffer, Physiologie. I. oder II. S. 32; id. Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Tübinger Untersuch. II. S. 349.

kurz erwähnen will ich, dass es mir an den Blattzellen von Elodea aufgefallen ist, wie nach 3 tägigem Aufenthalt in 15 % R-Zucker sich mehrfach durch erneute Plasmolyse ein äußerst zartes Häutchen vom Protoplasten abheben ließ, das nicht homogen wie die spätere Zellhaut war, sondern ohne Anwendung von sonstigen Reagentien ein Netzwerk von feinen Balken und hier und dort auch Körnchen, in anderen Fällen nur letztere zeigte. Noch deutlicher bemerkte ich eine entsprechende Erscheinung bei einigen Blattzellen von Funaria, welche in 20 % R-Zucker und 0,05 chromsaurem Kali neue Zellhaut bez. mehrere neue Zellhautkappen gebildet hatten, und bei denen bei erneuter Plasmolyse mit Salpeter zum Theil die Hautschicht sich vom übrigen Plasma trennte, als deutlich körnige Schicht der neuen Zellwand anliegend (Taf. VI, Fig. 29). Diese Beobachtungen weisen ebenso wie die von Strasburger 1) beschriebenen Fälle der Ablösung der Hautschicht vom Plasma vor der eigentlichen Zellhautbildung — allerdings hier bewirkt durch Tödtungsmittel — auf die Richtigkeit der Umbildungshypothese hin.

Zum Schluss möchte ich noch ganz kurz auf das Schicksal der behäuteten Plasmablasen von Vaucheria zurückkommen. Lässt man dieselben in der Lösung von Zucker-Congoroth, so nimmt merkwürdigerweise die Färbung der neuen Zellhaut nicht bloß zu, sondern verwandelt sich aus Roth in Braunviolett, bis schließlich in Schwarz, und diese Theilstücke gehen dann bald zu Grunde. Diese Veränderung der mit Congoroth gefärbten Membran, deren Ursachen unbekannt, ist von solcher Regelmäßigkeit bisher bei keiner anderen Alge beobachtet worden; so lassen sich doch z. B. die Zygnemen monatelang in Zucker-Congoroth cultiviren. Wäscht man dagegen den Farbstoff aus, so können die rothgefärbten Vaucheria-Stücke sowohl in Wasser wie in concentrirter Zuckerlösung wochenlang weiter cultivirt werden; es tritt auch Wachsthum ein, immer in der Weise, dass die rothe Zellhaut durch den neu sich bildenden Zweig durchsprengt wird.

4) Das Wachsthum der Zellhaut.

Die augenblickliche Sachlage bezüglich unserer Kenntnis des Zellhautwachsthums habe ich vorher dargelegt. Im Folgenden will ich versuchen, meine eigenen Beobachtungen und Anschauungen über diese Frage mitzutheilen. Sie betreffen zwei einfache Fälle bei den Algen, nämlich Vaucheria und Zygnema.

a) Das Zellhautwachsthum bei Vaucheria.

Ein Vaucheria-Faden wächst, wie seit langem bekannt, vorzugsweise an seiner Spitze; die Zellwand bewahrt im wesentlichen dabei überall ihre gleiche Dicke, erscheint als eine schmale, doppelt contourirte, einheitliche Haut ohne Schichtung. Abgesehen wird hier von den an älteren Theilen

¹⁾ Strasburger, Bau und Wachsthum etc. S. 102, 116, 124.

oder an den Enden bei Stillstand des Wachsthums auftretenden localen Zellwandverdickungen, die in mannigfachen Formen ausgebildet werden. 1) An der fortwachsenden Spitze sieht man nun die dunne Zellhaut sich fort und fort verlängern, anscheinend das beste Beispiel für ein Intussusceptionswachsthum. Schnitz²) hat für einen Fall mit ausgesprochenem Spitzenwachsthum an Bornetia secundiflora nachgewiesen, dass dasselbe durch Apposition sich erklären lasse. Die wachsende Spitze bildet wiederholt neue kappenförmige Membranlamellen, während die älteren Lamellen passiv gedehnt und zu einer zusammenhängenden Schicht verklebt werden. Diese Vorstellung beruht auf Präparaten von wachsenden Spitzen, an welchen ein ihr entsprechender Verlauf der Schichten in der relativ dicken Zellhaut zu beobachten ist (vergl. die Figur in dem Werk von Strasburger, Bau und Wachsthum etc. Taf. IV, Fig. 55). Dieselben Erscheinungen hat Berthold? auch bei einigen Griffithien beobachtet. Ein unumstößlicher Beweis für die Appositionstheorie kann allerdings nicht daraus entnommen werden, denn die Intussusception ist durchaus nicht ausgeschlossen, und es tritt auch noch das Bedenken auf, dass eine so starke passive Dehnung der alten Membranlamellen geradezu unwahrscheinlich und nicht bewiesen ist. Für Vaucheria, welche an ihrer Zellhaut keine solche Schichtung wie Bornetia aufweist, gelang es mir in anderer Weise, eine Erklärung der Wachsthumserscheinungen mit Hülfe der Appositionstheorie zu geben. Es kommt dafür einmal darauf an, die Neubildung von Zellhautkappen an der Spitze nachzuweisen, andererseits das Verhalten der älteren Lamellen bei der passiven Dehnung darzulegen. Beides gelingt in ausgezeichneter Weise bei Vaucheria unter bestimmten Bedingungen.

Die durch künstliche Zertheilung isolirten Vaucheria-Stücke, welche in der alten Zellhaut noch stecken und an den Enden neue roth gefärbte Zellwand sich gebildet haben, wurden in 40 % R-Zucker am Licht weiter cultivirt. Meistens trat eine schwache Plasmolyse und eine Neubildung einer Zellhaut rings um den Protoplasten ein. Bald zeigte sich auch ein erneutes Wachsthum, häufig in der Weise, dass der Protoplast die Querwand durchbrach und in Form eines viel schmäleren Fadens im alten Schlauch weiterwuchs. Bemerkenswerth war dabei, dass beide Enden eines solchen Theilstückes auszuwachsen fähig sind, so dass also kein Unterschied einer Spitze und Basis an einem Vaucheria-Faden vorhanden zu sein scheint. In andern Fällen bildete das Vaucheria-Stück einen Zweig, welcher seitlich die alte Schlauchwand durchbrach; an solchen Zweigen trat die Wachsthumsweise klar hervor. Anfänglich ist der junge Zweig von einer geschlossenen, dicken,

⁴⁾ Vergl. darüber Stahl, Über Ruhezustand der Vaucheria geminata. Bot. Zeitg. 4879. S. 434. Schaarschmidt, Über Zellhautverdickung bei Vaucheria. Bot. Centralblatt. Bd. 22. 4885. S. 4.

²⁾ Schmitz, Über Bildung etc. S. 8.

³⁾ BERTHOLD, Studien etc. S. 270.

514 G. Klebs.

deutlich geschichten Zellhaut umkleidet. Bei dem weiteren in allen Fällen sehr langsamen Wachsthum beginnt die Sprengung der äußersten Zellwandschichten an der Spitze; der Protoplasmakörper, mit einer jungeren Schicht bedeckt, wölbt sich nach außen, wächst weiter, bildet eine neue Kappenschicht, sprengt wieder die nächst ältere, und so gehen successive Neubildung und Sprengung fort, der Zweig ist von zahlreichen mit ihren Basen ineinandersteckenden Zellhautscheiden umgeben (Taf. V, Fig. 4). So verläuft in diesen Vaucheria-Zweigen das Wachsthum wesentlich, wie schon Nägell für Petalonema angegeben hat.

Es ist nun von vornherein unwahrscheinlich, dass in Wasser oder Luft das Längenwachsthum von Vaucheria anders als in der Zuckerlösung verläuft, da in derselben sonst alle Lebenserscheinungen normal vor sich gehen. Der Unterschied liegt nur darin, dass das Wachsthum verlangsamt, die Bildung neuer Zellhautschichten befördert ist. Indessen lässt sich auch ein genauerer Nachweis für das gleiche Verhalten normaler Fäden geben. An Schwärmsporenkeimlingen von Vaucheria sessilis, welche in Wasser zu langen Fäden auswuchsen, ließen sich an den Enden ganz unzweifelhafte Sprengungen der nächst älteren, die Hervorwölbung der jungeren Zellhautkappe feststellen (Taf. VI, Fig. 2), ebenso an einigen in Luft wachsenden Spitzen von Vaucheria geminata (Taf. VI, Fig. 3). An vielen Fäden lassen sich so scharf hervortretende Rissstellen an der Zellhaut nicht erkennen, jedoch sieht man bei genauerer Betrachtung, dass die Zellhaut an den Enden nicht gleichmäßig dick ist, sondern von Strecke zu Strecke kleine Verdickungen zeigt, die jenen Stellen entsprechen, wo die neue Zellhautkappe an die ältere sich angesetzt hat und mit ihr verschmolzen ist. Wenn die Sprengung, sowie dieser Ansatz und die Verschmelzung sehr allmählich vor sich gegangen ist, lässt sich die Rissstelle nicht mehr deutlich bemerken, wie es sich allgemein bei den älteren Theilen des Fadens verhält, aber auch an manchen ganz jungen wachsenden Enden stattfindet. Dann erscheint die Zellwand in der That als eine ganz einheitliche Haut, während aus den geschilderten Beobachtungen sich doch ergiebt, dass dieselbe aus einzelnen Stücken zusammengesetzt ist. Mit der ganzen Art und Weise des Wachsthums hängt es wohl auch zusammen, dass die wachsenden Fadenenden von Vaucheria fast nie gleichmäßig cylindrisch sind, sondern mit größerer oder geringerer Regelmäßigkeit abwechselndbreitere und schmälere Stellen unterscheiden lassen (Taf. VI, Fig. 3) oder wenigstens zart hin und her gebogen sind (Taf. VI, Fig. 2).

Es könnte sich nun noch fragen, ob die Sprengung der Zellhautkappe an der Spitze dann geschieht, wenn an ihrer Innenseite eine neue Kappe schon angelegt ist, oder aber zuerst stattfindet und in dem Maße, wie der dadurch freigelegte Plasmakörper sich vorwölbt, eine neue Zellwandkappe sich bildet. Man wurde wohl a priori das erstere für wahrscheinlicher halten; andererseits ist das letztere nicht unmöglich, ja denkbar. Denn bei Vaucheria tritt die Zellhautbildung in ihrer Abhängigkeit von der Berührung

des Plasma mit dem Außenmedium so scharf hervor, dass man auch für die Erzeugung der neuen Zellhautkappe an der Spitze an einen solchen unmittelbaren Contact wird denken müssen. Direkt entscheiden kann ich die Frage nicht, da die Versuche, das Wachsthum constant längere Zeit zu beobachten, wegen zu großer Langsamkeit desselben ohne Resultat blieben, vielleicht aber auch nur deshalb, weil sie nicht consequent genug verfolgt worden sind. Für die Anlegung der jungen Zellhautkappe an der Innenseite der noch ungesprengten älteren spricht dann allerdings noch folgende Beobachtung. Einzelne Zweigenden von Vaucheria-Fäden, welche theils in 40 % R-Zucker cultivirt wurden, theils auch im Wasser wuchsen, zeigten die Eigenthümlichkeit, dass das Längenwachsthum aus unbekannten Ursachen zum Stillstand kam. Dagegen blieben sie fähig, neue Zellhautkappen zu bilden, welche successive abgelagert wurden und eine sehr dicke, schön geschichtete Zellstoffmasse, die die Zweigenden ausfüllte, zusammensetzten Das weist in der That darauf hin, dass aus inneren Ur-(Taf. VI, Fig. 4). sachen allein das Vaucheria-Ende Zellhautkappen zu bilden vermag.

Für den Fall der Vaucheria lässt sich anscheinend das Zellhautwachsthum durch die Appositionstheorie einigermaßen erklären, da die Sprengungen so schnell aufeinander zu folgen scheinen, dass die Dehnbarkeit der jungen Zellhaut wohl ausreicht, wenn das letztere auch noch nicht bewiesen ist.

b) Das Zellhautwachsthum bei Zygnema.

Verwickeltere Verhältnisse als bei Vaucheria treten uns in den Wachsthumserscheinungen der Zygnema-Arten gegenüber, insosern hier neben ausgiebigem Flächenwachsthum stets auch Dickenwachsthum eine Rolle spielt und zugleich die Fäden aus gesonderten Zellen sich zusammensetzen. Aus früheren Beobachtungen¹) folgt, dass es möglich ist, an der Innenseite der Zellwand von lebender Zygnema schwarze Marken in Form körniger, vom Plasma ausgeschiedener Massen unverrückbar zu fixiren. Aus dem Verhalten dieser schwarzen Marken bei dem weiteren Wachsthum ergab sich die Thatsache, dass dieselben allmählich von innen nach außen durch die immer neu sich ihnen auflagernden Zellwandschichten gedrängt werden, bis sie schließlich auf die Außenfläche zu sitzen kommen.²) Hieraus folgte mit Nothwendigkeit, dass die innersten Schichten immer die jüngsten sind

⁴⁾ KLEBS 1. c. Tübinger Untersuch. II. S. 373.

²⁾ Besonders deutlich und klar sah ich das allmähliche Herausschieben der mit Marken versehenen Zellhautschicht im folgenden Versuch. Zygn. C. wurde 1 Tag in 1% Trbz. Ppt, cultivirt; es zeigte sich in sehr vielen Zellen, was ich in früheren Versuchen nur wenig bemerkt habe, ein Austreten von Gerbstoffbläschen an der Innenseite der Zellwand, wo sie rothbraune Klumpen bildeten. Dann wurden diese Zellen in frischem Wasser weiter cultivirt. Nach einigen Wochen sah man überall an den Fäden die Gerbstoffmarken mitsammt ihrer meist zersprengten Zellwandschicht an der Außenfläche der Zellen sitzend, vom Zellinhalt durch jüngere Schichten getrennt.

und auch mit größter Wahrscheinlichkeit durch Apposition entstehen. Durch einige neuere Beobachtungen ließ sich diese Art des Wachsthums noch auf anderem Wege nachweisen.

In Congoroth nehmen, wie schon mehrfach bemerkt, die Zellwände von Zugnema lebhaft den Farbstoff auf; dabei bleiben die Zellen selbst in der Lösung desselben (0,04-0,4 %) monatelang lebendig. Eine unmittelbare Folge der Farbstoffeinlagerung in die Zellhaut ist die Unfähigkeit der Zellen. in die Länge zu wachsen, und zwar nur wegen Veränderung der Eigenschaften der Zellhaut. Denn alle sonstigen Lebensprozesse gehen in diesen Farbstoffculturen ungestört vor sich und es lässt sich sogar zeigen, wie später nachgewiesen werden wird, dass selbst das Wachsthum des Protoplasten nicht durch das Congoroth an und für sich beeinträchtigt wird. Vom Standpunkt der Intussusceptionstheorie ist dieser Verlust an der Fähigkeit der Zellwand, in die Länge zu wachsen, infolge der Einlagerung des Farbstoffs sogar nothwendig gefordert; denn wenn infolge der Oberflächenanziehung Farbstofftheilchen die Cellulosetheilchen dicht umhüllen, so müssen diejenigen Anziehungskräfte der letzteren, durch welche neue Cellulosetheilchen zur Einlagerung bestimmt werden, dabei ganz wesentlich beeinträchtigt sein. Aber auch für die Appositionstheorie ist diese Erscheinung zu erklären, da infolge der Einlagerung augenscheinlich die Dehnbarkeit im hohen Grade vermindert worden ist.

Wie im Übrigen auch der Stillstand des Längenwachsthums begründet sei, eine weitere Folge davon ist ein anormal lebhaftes Dickenwachsthum. Die betreffenden in Congoroth cultivirten Zygnema-Zellen bilden neue intensiv roth gefärbte Zellhautmassen, welche die mannigfaltigsten Formen annehmen, da sie nicht gleichmäßig rings an der ganzen Peripherie erzeugt werden, sondern bald vorzugsweise an den Querwänden, bald wieder an den Seitenwänden. Sie dringen immer tiefer in das Protoplasma ein, das sich successive verkleinert (Taf. VI, Fig. 47). Aus dem oben angegebenen Grunde ist es nun höchst unwahrscheinlich, dass diese neuen Zellwandmassen durch Spaltung der überhaupt nicht mehr wachsthumsfähigen alten Zellwand entstanden sind. Sie müssen ihr aufgelagert sein, und das um so mehr, als sie auch qualitativ von ihr verschieden sind. Die ausgebildeten Zellwandmassen zeigen die typischen Cellulosereactionen, zeichnen sich aber durch eine sehr große Quellbarkeit aus, nicht bloß gegen verdünnte Säuren, Alkalien, sondern gegen reines Wasser. Denn hebt man durch Salpeter oder Zuckerlösung den Turgor auf, quillt die neue Zellwand in hohem Grade auf und erweist sich dann sehr deutlich aus zahlreichen zarten Schichten zusammengesetzt, welche nach innen sich vorwölben und häufig zart gerunzelt erscheinen. Jetzt tritt der scharfe Contrast zwischen ihnen und der alten unveränderten Zellwand auffallend hervor (Taf. VI, Fig. 49). Mir scheint sich mit Nothwendigkeit der Schluss aufzudrängen, dass diese neuen Zellwandschichten der alten

aufgelagert sind, und vergleicht man die oben angegebenen Beobachtungen bei ungehindertem Längenwachsthum, so kann man in der That den Satz aufstellen: die Zygnema-Zellen wachsen durch periodische Apposition neuer Schichten in die Dicke.

Die ganz besondere Quellungsfähigkeit derjenigen Zellhautmasse, welche bei Gegenwart von Congoroth entstanden ist, erinnert an das gleiche Verhalten der in Zucker-Congoroth gebildeten Zellhaut von Vaucheria. 1) Cultur der Zygnema in 1 % Duleit- oder Inosit-Congoroth war die erwähnte Eigenschaft der neu aufgelagerten Schichten noch stärker ausgeprägt. Eine Erklärung ließ sich vom Standpunkt der Nägell'schen Micellartheorie vielleicht geben. Wenn in statu nascendi der Zellhaut Congoroth vorhanden ist. so werden sofort die Cellulosemolecule ihre Anziehung auf dasselbe geltend machen, bevor sie noch sich zu größeren Gruppen der Micellen Nägell's vereinigt haben, und durch die Farbstoffumkleidung werden sie daran auch verhindert sein. Infolge dessen besteht die so entstandene Zellhaut gegenüber dem normalen Fall aus einer sehr viel größeren Masse isolirter Theilchen, sei es direct Molecülen oder sehr kleiner Micellen, weshalb nach den bekannten Erörterungen von Nägeli²) auch die Fähigkeit der Wassereinlagerung in hohem Grade gesteigert sein muss. Im Übrigen will ich nicht näher darauf eingehen und es als eine bloße Möglichkeit hinstellen.

Kurz möchte ich noch auf die mehrfach berührte und auch von früheren Beobachtern 3) wohl bemerkte Correlation zwischen Flächen- und Dickenwachsthum aufmerksam machen. Die Thatsache, dass das letztere um so lebhafter erfolgt, je mehr das erstere beschränkt ist, lässt sich vom Standpunkt der Appositionstheorie wenigstens eher verstehen, als von dem der Intussusceptionstheorie. Wenn das Flächenwachsthum verhindert ist aus einer Ursache, welche in der Veränderung der Zellhaut selbst beruht, z. B. in dem Verlust ihrer Dehnbarkeit, ist bei sonst ungestörtem Weiterleben der Zelle es sogar nothwendig, dass die Zellhaut dicker wird, weil die aus inneren Ursachen erfolgende Ablagerung neuer Schichten, die ebenfalls nicht gedehnt werden, immer weiter gehen muss. Der Verlust der Dehnbarkeit der äußersten Schicht kann durch die Zellen selbst herbeigeführt werden, z. B. durch Einlagerung von besondern anorganischen oder organischen Verbindungen; oder aber er kann durch äußere Umstände bewirkt werden, sei es im Gewebeverbande durch benachbarte Zellen etc., sei es durch solche, die der Experimentator in der Hand hat. Die Beispiele

¹⁾ Jedoch waltet auch gegenüber Congoroth ein Unterschied zwischen Vaucheria und Zygnema; in der bei seiner Gegenwart neu gebildeten Zellhaut von Vaucheria wird der Farbstoff zugleich fixirt, dagegen bei Zygnema nicht.

²⁾ Nägeli, Die Stärkekörner. S. 333, 345.

³⁾ Vergl. z.B. Hofmeister, Die Pflanzenzelle. S. 359; Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II. S. 64.

hierfür liefern die von mir früher wie in dieser Arbeit angeführten Beobachtungen bei Zygnema.

Sehr viel schwieriger als für die Frage nach dem Zustandekommen des Dickenwachsthums liegt die Untersuchung bezüglich der Art und Weise des Flächenwachsthums. Wenn aus einer einzelnen Zygnema-Zelle durch successive Theilung ein langer, aus hundert und mehr Zellen bestehender Faden entsteht, so müssen die äußersten ältesten Schichten eine enorme Flächenvergrößerung erfahren haben, sowie man namentlich berücksichtigt, dass der Faden von einer anscheinend ganz homogenen einheitlichen Zellwandschicht bedeckt ist. Dieselbe soll nach Strasburger durch Verschmelzung der fort und fort gedehnten Zellhautlamellen entstanden sein. Schon Schmitz 1) selbst hat sich gegen diese Auffassung gewendet und seine frühere Annahme der unbegrenzt fortdauernden Dehnung der Außenschicht aufgegeben. Es müssen — so betont er mit Recht — Sprengungen der Zellwandschichten stattfinden; indessen sind bisher keine näheren Nachweise bezüglich solcher Sprengungen, wenigstens für Zygnema, geliefert worden; sie sollen im Folgenden gegeben werden.

An einem Zygnema-Faden lassen sich experimentell Sprengungen der älteren Zellwandschichten veranlassen. Man kann drei Arten solcher Sprengungen unterscheiden. Die eine Form derselben besteht in einem Zerreißen der zwei benachbarte Zellen verbindenden Schicht an den Querwänden und der Spaltung dieser in die jeder der beiden Zellen angehörenden Schichten. Durch diese Art der Sprengung zerfallt der Faden in einzelne Stücke, resp. Zellen, eine Erscheinung, welche schon vielfach gerade bei den Zygnemen beobachtet worden ist. 2) Mannigfache äußere Verhältnisse spielen als Ursache dieses Zerfalles eine Rolle, indessen ist es bisher nicht gelungen, ein Mittel zu finden, welches stets denselben bei Zygnema C. herbeiführt. Am häufigsten habe ich es beobachtet 3) nach Einlagerung unlöslicher Verbindungen in die Gallertscheide, so in manchen Versuchen mit Berliner Blau, während in andern Experimenten die Zellen sich im Fadenzusammenhange erhielten. Wie ich schon in der früheren Arbeit bemerkt habe, findet häufig die Trennung der beiden Nachbarzellen mit einer gewissen Lebhaftigkeit statt, welche auf erhöhte Druckkräfte im Innern der

⁴⁾ SCHMITZ, Über das Flächenwachsthum der pflanzlichen Zellmembran. Ber. der 55. Vers. deutscher Naturf. 1882; Botanisches Centralblatt. XII. 1882. S. 109. SCHMITZ beschreibt in dieser kurzen Notiz eine feine Zeichnung auf der Außenfläche der Zellhaut von Zygnema, welche auf ein Vorhandensein sehr feiner Poren (?) zurückgeführt wird. Ich habe mich von dem Vorhandensein solcher Poren in der Zellwandschicht von Zygnema nicht überzeugen können.

²⁾ Z. B. für Spirogyra-Arten, vergl. Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung. 2. Aufl. S. 57; Bau und Wachsthum d. Zellhaut. S. 485; Pringsheim, Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunction; Pr.'s Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XII. 4884. S. 368. Bei einer zarten Mesocarpus-Art beobachtete ich den Zerfall der Fäden bei Zusatz von Methylviolett.

³⁾ Klebs, Über die Organisation der Gallerte etc. Tübinger Untersuch. II. S. 352.

Zellen hinweist, die sogar dahin führen können, dass die zarte Querwand zersprengt wird, die Zelle zu Grunde geht.

Die beiden anderen Formen der Zellwandsprengung bei Zygnema stimmen darin überein, dass dieselbe an der Längswand der Zelle geschieht. Hierbei kann nun entweder an ganz begrenzter Stelle ein Loch entstehen, durch welches die Zelle, mit neuer Zellhaut umkleidet, unter Bildung einer knieförmigen Biegung heraustritt, oder der Riss trennt in mehr oder weniger ringförmiger Weise die betreffende Zellhaut in zwei Hälften. Das knieförmige Hervortreten der Protoplasten aus der aufgesprengten alten Zellhaut ist eine häufige Erscheinung bei solchen Zygnemen, in deren Gallertscheide z. B. Catechubleioxyd eingelagert war, 1) und dasselbe ereignet sich auch vielfach bei jenen Zygnemenprotoplasten, welche, in concentrirten Zuckerlösungen mit neuen Zellwandschichten umhüllt, aus dem alten Zellraum ins Freie treten (Taf. VI, Fig. 24). In 40 % Glycose findet diese Form der Befreiung sehr viel häufiger statt, als in 16-20 % R-Zucker, kommt jedoch auch in letzterem vor. Es ist nun wahrscheinlich, dass bei diesem Durchbrechen der alten Zellwand nicht bloß ein rein mechanischer Druck des zu stark für den Raum gewachsenen Protoplasten wirksam ist, sondern wohl auch ein chemischer. Der Unterschied zwischen den Glycose- und Rohrzuckerculturen wäre sonst nicht zu verstehen, da auch in den letzteren so starkes Wachsthum stattfindet, dass ein mechanischer Druck auf die alte Zellwand ausgeübt wird und dennoch dieselbe meistens nicht reißt. Man kann aber auch nicht selten beobachten, dass in Glycoseculturen von Zygnema die alte Zellwand an der ganzen Längswand oder nur an einer begrenzten Stelle in der Mitte derselben auffallend dunn und weich wird, bevor noch der Protoplast sammt seiner neuen Zellhaut die alte berührt. Ferner ist das Verhalten gegenüber concentrirter Jod-Jodkaliumlösung bemerkenswerth, in welcher sich normale Zygnemen röthlich-violett färben. In den Glycoseculturen bleiben diejenigen alten Zellwände, welche lebhaft wachsende und mit neuer Zellhaut umgebene Protoplasten einschließen, vollkommen farblos oder färben sich schwach an den Querwänden, während diejenigen Zellen mit früh abgestorbenen Protoplasten noch röthlich-violett werden. Ganz besonders auffallend ist dann allerdings, dass solche todte Zellen, welche eine lebende begrenzen, bez. zwischen zwei solchen liegen, sehr intensiv mit Jod roth-violett werden, viel stärker als bei normalen Fäden. Eine nähere Erklärung dieser Erscheinung kann ich nicht geben; sie weist nur darauf hin, dass in den Zuckerculturen irgend ein Einfluss des lebenden Protoplasten auf die alte von ihm getrennte Zellwand ausgeübt wird.

Die andere Form der Seitentrennung zeigt sich in einem Riss, der rings um die ganze Zellwandschicht verläuft und sie so spaltet, dass der Protoplast ohne besondere Formveränderung seine Freiheit gewinnt. In dieser

⁴⁾ KLEBS l. c. S. 353. Taf. III. Figg. 45, 46, 20.

Weise ereignet es sich nicht selten in 10 % Rohrzuckerlösung, welche nur eine sehr schwache Plasmolyse bei den meisten Zygnema C.-Fäden hervorrund und doch bewirkt, dass die Protoplasten eine neue Zellhaut sich bilden. Bei ihrem Längenwachsthum sprengen sie die ältere Zellhaut, deren Hälften allmählich immer stärker auseinandergeschoben werden (Taf. VI, Fig. 4). Diese Form der Trennung hat für die vorliegende Frage große Bedeutung, weil sie diejenige ist, nach welcher die von der Appositionstheorie geforderten Sprengungen der alten Zellwandschichten stets vor sich gehen.

Es lässt sich zweifellos nachweisen, dass bei lebhaftem Längenwachsthum von Zygnema solche Sprengungen überhaupt stattfinden. Im Allgemeinen wachsen in Zimmerculturen die Zygnemen sehr langsam. Cultivirt man sie in 4—5 % Glycerin, so zeigt sich in den ersten Wochen ein sehr ausgiebiges Längenwachsthum bei relativ seltenen Theilungen, so dass die einzelnen Zellen das 3—4 fache ihrer normalen Länge erreichen können. An solchen Fäden erkennt man an den verschiedensten Stellen Spuren unzweifelhafter Sprengung. Seltener ist es allerdings, dass man noch eine regelmäßige ringförmige Rissstelle beobachtet; vielmehr sieht man die peripherische Schicht an der einen Stelle zerrissen, dann wieder an einer anderen. Bisweilen findet man, dass bei den aufeinanderfolgenden Schichten die Sprengungen an derselben Stelle erfolgt sind, so dass an der Rissstelle 3—4 Schichtenreste sich finden. Schließlich werden die Schichten in einzelne Fetzen zerrissen, welche isolirt den jüngeren Schichten aufsitzen.

Das Leben und das Wachsthum der Zygnema-Fäden in 1 % Glycerin ist ein so normales, dass man daraus auf ganz entsprechende Vorgänge in den gewöhnlichen Wasserculturen schließen muss. Auch in diesen lassen sich an den Fäden solche Sprengungen 1) beobachten, aber allerdings viel seltener, so dass man sogar solche Fäden findet, an denen man äußerlich nichts davon erkennen kann. An und für sich wäre es ebenso wie bei Vaucheria verständlich, dass vorhandene Rissstellen nicht sichtbar sind, weil bei sehr allmählichem Ausziehen infolge der Dehnung die Zellwandschichten sehr dunn werden und die zerrissenen Theile der Schicht mit der nächst jüngeren zu sehr verklebt sind. Auf die Richtigkeit dieser Annahme weist die bei Zygnema A. früher geschilderte 2) Beobachtung hin, dass an den die Fäden von Zeit zu Zeit unterbrechenden, sehr dicken Querwänden sich durch Färbung die Zusammensetzung derselben aus zahlreichen Lamellen ergab, welche frei gegen die Seitenwand hin endigten und jedenfalls von den ihnen zugehörigen Längswänden abgetrennt worden waren. Bei Zygnema C. trat eine ähnliche Structur auch an den dicken Querwänden

^{. 1)} Sehr deutlich sah man die Sprengungen der älteren Zellwandschichten in der auf S. 545 Anmerk. erwähnten Cultur.

²⁾ KLEBS I. C. S. 375. Taf. III. Fig. 21.

nach Behandlung mit Kalilauge hervor, während bei andern bisher nichts davon gesehen wurde. Nach sehr starker Fäulnis trennen sich nicht selten die Zellwände von Zygnema in deutlich gesonderte Schichten und man sieht dann auch bisweilen deutliche abgerissene, vorher stark verklebte Fetzen alter Schichten sich abheben.

Mit dem Nachweis solcher Sprengungen sind aber die Hauptschwierigkeiten, welche einer genügenden Erklärung der Wachsthumserscheinungen bei Zygnemen sich entgegensetzen, nicht aus dem Wege geräumt. Vor allem nothwendig wäre für eine Begründung der Appositionstheorie eine experimentelle Untersuchung der Frage, wie groß eigentlich die Dehnbarkeit der Zellhautschichten bei Zygnema-Fäden ist. Denn erst auf Grund einer solchen Untersuchung lässt sich klar stellen, ob überhaupt diese Dehnbarkeit ausreicht, die thatsächlich beobachtete Flächenvergrößerung der Zellhaut zu erklären. Abgesehen davon, dass wegen der technischen Schwierigkeiten bisher solche Versuche nicht mit Erfolg ausgeführt werden konnten, ist es auch nicht einmal möglich gewesen, genau anzugeben, welche Ausdehnung eine Zellwandschicht von ihrer Entstehung an bis zu ihrer Sprengung aushält. Die von mir beobachteten Sprengungen waren zu unregelmäßig an den Faden vertheilt, als dass daraus irgend wie eine genauere Angabe sich entnehmen ließ. Dazu kommt, dass schon aus diesen Beobachtungen sich große Verschiedenheiten, je nach der Species, der Fäden derselben Art, ja der Zellen desselben Fadens sich ergaben. Jedoch auf einem anderen Wege ließen sich wenigstens einige Anhaltspunkte gewinnen für die Beurtheilung der Frage, ob die bloße Dehnbarkeit der Zellhaut zur Erklärung des Flächenwachsthums ausreicht. .

Die Zygnemen, welche mehrere Wochen in concentrirten Zuckerlösungen gelebt und neue Zellhäute gebildet hatten, wurden allmählich wieder an reines Wasser gewöhnt. Das geschah dadurch, dass dieselben in kleine Thoncylinder mit ihrer Lösung gebracht und diese in größere Gefäße gestellt wurden, welche zuerst mit nur wenig verdünnter Zuckerlösung, dann mit immer schwächeren Lösungen, schließlich mit reinem Wasser erfüllt wurden. Ganz allmählich nahm durch Diffusion die Flüssigkeit, in der die Zygnemen sich befanden, Wasser auf, die Algen konnten schließlich in Wasser weiter cultivirt werden. Sowie in der Thonzelle die Zuckerlösung so weit verdünnt war, dass sie auf normale Fäden nicht mehr plasmolytisch wirkte, nahmen die Protoplasten der Zygnemen Wasser auf, wurden turgescent und zugleich wurden die neu gebildeten Zellhautschichten zu einer normalen, relativ dunnen, dafur aber festen und scharf begrenzten Zellhaut. Während des Wachsthums in der Zuckerlösung haben die Protoplasten die mannigfachsten Gestaltungen angenommen; nach der Gewöhnung an Wasser im Volumen vergrößert, erfüllen sie in verschiedener Weise den alten Zellraum und üben durch erneutes Wachsthumsstreben einen starken Zug auf die alte Zellhaut aus. Bei solchen Faden, bei welchen in 12, selbst in

46 % R-Zucker die Plasmolyse in relativ schwachem Grade eingetreten war. erschien nach dem Übergang in Wasser die neue Zellhaut nicht selten fast vollständig an die alte so angepresst, dass sie wie die innerste Schicht derselben aussah. Es fragte sich nun, wie solche Zygnema-Fäden bei dem weiteren Wachsthum sich verhielten; der einzige Unterschied gegenüber normalen Fäden bestand nur darin, dass zwischen der alten äußeren Zellwand und dem Protoplasten eine neue aufgelagert war. Wenn es bei der Flächenvergrößerung der Zellhaut nur auf die rein physikalische Eigenschaft der Dehnbarkeit ankäme, so müssten solche Fäden mit doppelter Zellhaut wie die normalen Fäden wachsen. Nun zeigten sich in dem Verhalten der ersteren Fäden sehr große Verschiedenheiten. Eine Anzahl blieb selbst nach mehrwöchentlichem Aufenthalt in reinem Wasser unverändert. so dass anscheinend kein Unterschied gegenüber normalen Fäden bemerkbar war. Indessen lehrte die nähere Betrachtung, dass solche Fäden, wie das bei Zygnemen sehr häufig der Fall ist, nicht wuchsen, und das ließ sich leicht feststellen, da nie mehr als eine Theilung jedes Protoplasten zu beobachten war. Bei den lebhaster wachsenden Fäden bemerkte man sehr bald eine deutliche Dehnung der alten Zellhaut, welche aber niemals, so weit es sich feststellen ließ, mehr als um die Hälfte der ursprünglichen Länge dadurch verlängert wurde, meist deutlich weniger. Es erfolgte dann die Sprengung. Häufig trat in den Fäden überhaupt lebhafte Querwandtrennung ein, die Fäden zerfielen in einzelne Zellen, welche die alte Zellhaut dann noch absprengten. Bei anderen Protoplasten wurde die alte Seitenwand zerrissen, die Protoplasten mit ihrer neuen Zellhaut brachen sich einen Weg ins Freie. Nun kann dieser Sprengungsprozess sehr regelmäßig vor sich gehen, indem die alte Zellwand ringformig zerreißt, ihre Theile mit der jungen Zellwand verkleben, so dass trotz der Sprengung der Zusammenhalt des wachsenden Fadens bewahrt bleibt, genau so, wie es auch in 10% R-Zuckerlösung stattfinden kann. Diese Fälle sind höchst instructiv, insofern sie klar veranschaulichen, wie ein Zygnema-Faden in die Länge wachsen kann durch zweifellose Apposition neuer Zellwandschichten und bloße Dehnung, schließlich Sprengung der alten,

Indessen zeigt sich doch bei dem Wachsthum solcher Zygnema-Fäden gegenüber den normalen Erscheinungen ein Unterschied, der wohl zu berücksichtigen ist. Bei den aus Zuckerculturen herrührenden Fäden erfolgt eine Sprengung der alten Zellwand auch nach jeder Theilung, bez. jeder bemerkbaren Streckung der Protoplasten, und das entspricht auch dem, was wir über die ganz begrenzte Dehnungsfähigkeit der Zellwand wissen. Bei den normalen Fäden muss diese Dehnbarkeit bei Richtigkeit der Appositionstheorie sehr viel größer sein; sonst kann man nicht verstehen, dass im Verhältnis zu den so leicht zu beobachtenden Sprengungen an einem wachsenden Zygnema-Faden doch so wenig davon zu sehen ist, und die Annahme, dass man sie nicht sieht (S. 520), bleibt immer ein schwacher

Punkt, um so mehr hier, wo die Sprengungen an den in Zucker cultivirten Fäden jedesmal so leicht zu beobachten sind. Man wird eher zu der Auffassung sich genöthigt sehen, dass die Zellwand in directer Beziehung mit dem Protoplasma dehnbarer ist, als von demselben getrennt, mögen auch die sonstigen Bedingungen für Wachsthum erfüllt sein. Werden dann durch Neuauflagerung jüngerer Schichten die älteren immer weiter vom Protoplasma entfernt, so werden sie schließlich zerrissen.

Es ergiebt sich dieselbe Anschauung aus dem Verhalten jener Zygnemen, welche in Cultur mit 1% Zucker-Congoroth auf die ursprüngliche Zellwand neue sehr wasserreiche Celluloseschichten gelagert haben (vergl. S. 546, Taf. VI, Fig. 47). Bringt man diese Fäden wieder in reines Wasser. so treten im wesentlichen dieselben Erscheinungen ein wie bei den aus concentrirten Zuckerlösungen herstammenden Fäden mit den oben beschriebenen Variationen. Die Dehnfähigkeit der alten Zellwand ist eine noch beschränktere, die Protoplasten mit der neuen Zellhaut zersprengen die alte, um frei auswachsen zu können. Allerdings kann bei dieser geringen Dehnfähigkeit der Zellhaut das Congoroth eine besondere Rolle spielen. Es wurde schon betont, dass bei Einlagerung des Farbstoffes das Längenwachsthum der Zygnema-Zellen aufhört (S. 516), und zwar geschieht dies nur deshalb, weil es die Dehnfähigkeit der Zellhaut fast ganz beschränkt, während die anderen Eigenschaften unberührt bleiben. Das geht sogar so weit, dass eine länger dauernde Einlagerung dahin wirkt, dass selbst nach Auslaugen des Farbstoffs die frühere Dehnfähigkeit nicht mehr wiederkehrt. Wenigstens kann ich mir nicht anders folgende Erscheinung Jene Zygnemen, welche in 20 % R-Zucker und Congoroth wochenlang cultivirt wurden, besitzen Protoplasten mit dicken, neuen Zellwandschichten (S. 503). Wenn man diese Zygnemen allmählich an reines Wasser gewöhnt, und den Farbstoff auswäscht, so dass die alten Zellwände vollkommen normal farblos aussehen, so beginnen die eingeschlossenen Protoplasten zu wachsen. Es gelingt ihnen aber nicht die alte Zellhaut zu dehnen, was an der unveränderten Dicke derselben deutlich ist. Infolge des Widerstandes, andererseits des Wachsthumsstrebens der Protoplasten tritt hohe Spannung ein, die schließlich zu einer plötzlichen Zerreißung der alten Zellwand führt, wobei der Protoplast ein Stück durch das Loch herausgepresst wird, aber in den weitaus meisten Fällen zugleich platzt und zu Grunde geht.

Die Annahme, dass für das gewöhnliche Flächenwachsthum, z. B. bei den Zygnema-Faden, eine specifische Wirkung des die Wand berührenden Cytoplasmas nothwendig sei, hat Strasburger 1) zur Erklärung einiger besonderer Wachsthumserscheinungen bei alten Zellen, z. B. bei Cladophora, bereits herangezogen. Sehr instructiv ist in der That in dieser Rich-

⁴⁾ STRASBURGER, Bau und Wachsthum. S. 479.

tung das Wachsthum von Cladophora fracta in concentrirten Zuckerlösungen, und der Hinweis darauf möge hier gleich gemacht werden. Zellen von Cladophora fracta werden in 20-25% R-Zucker größtentheils plasmolysirt; die Protoplasten bilden neue Zellhautschichten, beginnen zu wachsen, so dass sie nicht selten schließlich wieder den alten Zellraum ausfüllen. Der frühere Zustand ist mit Ausnahme der neu eingeschobenen Zellhautschichten .normal erreicht. Selbst ganz alte Zellen eines Zweigsystems werden durch den Aufenthalt in der Zuckerlösung angereizt, neue Zweige zu bilden, welche auch am vorderen Ende in der bekannten Weise als Ausstülpungen hervortreten. Die Erwartung, dass hierbei die alten Zellwandschichten gesprengt wurden, wurde nicht verwirklicht, vielmehr sah man, dass an diesen alten Zellen mit an und für sich schon sehr dicken Zellwänden der junge Zweig dieselben vor sich ausdehnte, ebenso wie die nach der Plasmolyse neugebildeten 1). Es ist hier, wo von einem Wachsthum der alten peripherischen Schichten keine Rede sein kann, nur die Möglichkeit offen, dass vom Protoplasten des jungen Zweiges aus eine Veränderung der alten Schichten bewirkt wird, infolge deren sie dehnbarer werden. In der That lässt sich auch die Veränderung beobachten, die alten Zellschichten werden an der Verzweigungsstelle weicher, quellbarer, und zerfallen in einzelnen Fällen bei dem weiteren Vordringen der Zweige in kugelige Tropfen von wasserreicher Substanz. Wenn sich nun bei den weiteren Untersuchungen allgemeiner die Nothwendigkeit der Annahme herausstellen würde, dass das Cytoplasma für ein ausgiebiges Flächenwachsthum auf die Dehnbarkeit der Zellhaut einwirkt, so führen wir damit in die Theorie einen Factor ein, der nach Quantität und Qualität seiner Wirkung unbekannt ist und noch lange bleiben wird, weil er in dem Protoplasma wurzelt. Infolgedessen wird die Erfüllung jener Hoffnung in weitere Ferne gerückt, alle Wachsthumserscheinungen der Zellhaut durch eine exakt begründete Theorie zu erklären. Das ist um so mehr der Fall, als wir auf ebenso dunkle Probleme stoßen bei der Frage nach den eigentlichen Ursachen des Wachsthums überhaupt, von denen ein einzelnes Moment, der Turgor der Zelle, bisher ausschließlich berücksichtigt worden ist, welches, wie wir weiter unten sehen werden, jedenfalls allein nicht ausreicht für die Erklärung.

Die Vertheidigung der Annahme von dem Einfluss des Protoplasten auf Eigenschaften der Zellhaut könnte vielleicht als eine Bestätigung der Wiesner'schen²) Anschauung aufgefasst werden, nach welcher die pflanzliche Zellhaut ein lebendes Organ der Zelle sei. Diese Ansicht hat Wiesner nicht aus Beobachtungen gewonnen, nach welchen die Zellhaut im todten

⁴⁾ Vergl. auch STRASBURGER I. c. Taf. IV. Fig. 54.

²⁾ Wiesner, Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. 1886. S. 62.

Zustande der Zelle wesentlich andere Eigenschaften besitzt als bei dem Leben derselben, denn seine Arbeit liefert dafür keinen Anhaltspunkt. Vielmehr ist die Ansicht eine Folgerung der Voraussetzung, dass die Zellhaut Protoplasma besitzt, welches dann auch ihr Wachsthum in nicht näher aufgeklärter Weise bewirken soll. Schon an anderer Stelle 1) ist von mir darauf hingewiesen worden, dass diese Voraussetzung auf sehr schwachen Fußen steht. Jetzt muss ich noch hervorheben, dass alles, was ich über Neubildung von Zellhaut speciell bei Vaucheria und Zygnema beobachtet habe, diese Voraussetzung als unwahrscheinlich, mindestens sehr unbegründet erscheinen lässt. Schon die jüngsten Zellhäute, welche nach Wies-NER fast größtentheils aus lebendem Eiweiß bestehen sollen, zeigen sich als die reinsten Cellulosehäute, die eben erst später durch Einlagerungen verschiedenartiger Substanzen ihre Qualität in mancher Beziehung ändern; für die Annahme eines Protoplasmagehaltes liegt kein Grund vor. Ferner ist zu betonen, dass alle diejenigen Eigenschaften, welche wir für Charaktere des Lebens zum Unterschiede vom todten Zustande ansehen, welche wir aus den Beobachtungen an Protoplasma, Kern, Chromatophoren erschlossen haben, für die Zellhaut keine Bedeutung haben. Sie bewahrt, ob bei todten oder lebendigen Zellen, dieselben chemischen Eigenschaften, dasselbe Verhalten zu Farbstoffen, Quellungsmitteln etc. Nun allerdings scheint sich herauszustellen, dass in Bezug auf die Dehnbarkeit der Zellhaut sich Unterschiede zwischen todten und lebenden Zellen vorfinden und von großer Wichtigkeit sind. Deshalb aber in jedem solchen Falle ein lebendes Protoplasma in der Zellhaut anzunehmen, würde zu in jedem Falle sehr hypothetischen Vorstellungen führen, die außerdem auch nichts erklären, weil dann doch dieselbe Frage, wie macht es das in der Zellhaut lebende Protoplasma, wieder sich aufdrängt und Antwort fordert.

II. Über Wachsthum und Theilung.

Die mitzutheilenden Beobachtungen beziehen sich ausschließlich auf das Wachsthum und die Theilung von Zellen unter der bestimmten Bedingung, dass durch Plasmolyse der Protoplast von seiner ursprünglichen Zellhaut getrennt ist. Wir haben gesehen, wie bei den verschiedensten Pflanzen eine Neubildung von Zellhaut um die plasmolytischen Zellkörper erfolgt; es fragt sich, in welchem Umfange und in welcher Art und Weise die eben genannten Lebensprozesse dabei zur Erscheinung kommen.

Im Gegensatz zu der Zellhautbildung zeigt sich nach meinen bisherigen Erfahrungen das Wachsthum unter den bezeichneten Umständen viel sel-

¹⁾ Klebs, Einige kritische Bemerkungen zu der Arbeit von Wiesner etc. Biologisches Centralblatt, IV. 1886. No. 15.

tener und beschränkter; eigentlich nur bei einigen Algen. Die genauere Untersuchung der stattfindenden Vorgänge geschah hauptsächlich an den Zygnemen, welche für die Frage das beste Material lieferten. In 16% R-Zucker oder 10% Glycose tritt bei Zygnema C. in allen Zellen Plasmolyse ein, bei den kurzzelligen breiteren Fäden in schwächerem Grade als bei den langzelligen schmäleren. Nach Erreichung des Gleichgewichtszustandes sind die Protoplasten entweder kugelig oder in den schmalen Zellen auch wohl ellipsoidisch. Nach 3-4 Tagen machen sich in den am Licht stehenden Zuckerculturen Formveränderungen der contrahirten Protoplasten bemerkbar, welche im Allgemeinen in einer Längsstreckung bestehen, während die einmal nach Plasmolyse gewonnene Breite resp. Dicke kaum verändert, höchstens in der Mitte oft noch verringert wird. Diese Ausdehnung, constant in der Richtung der ursprünglichen Längsaxe der Zelle, kann nicht anders als der Anfang eines wirklichen Längenwachsthums aufgefasst werden, da die Annahme, dass bloß ein höherer osmotischer Druck im Zellsaft entstanden ist, zur Erklärung der bestimmten Längsstreckung nicht genügt. Ein solcher Druck würde gleichmäßig den Protoplasten nach allen Richtungen des Raumes ausdehnen, wie die Wasseraufnahme nach Verdünnung der Zuckerlösung auch sehr anschaulich beweist. Es ist hier gleich voraus zu nehmen, dass ein Eindringen von Zucker in den Zellsaft bei sonst normalen Verhältnissen nicht festzustellen ist, dass bei Behinderung des Wachsthums durch Dunkelheit der contrahirte Protoplast im Zucker wochenlang unverändert bleibt.

In dem ersten Stadium des Längenwachsthums ist in vielen Fällen bei Zygnema C. noch keine neue Zellhaut gebildet worden. Da diese Thatsache für die Theorie des Wachsthums von großer Bedeutung ist, so kommt es darauf an, sie möglichst sorgfältig zu prüfen, da der Einwand berechtigt ist, dass das erste sehr zarte Häutchen leicht übersehen werden könnte.

Für den Mangel einer Zellhaut spricht die nicht seltene Erscheinung, dass bei dem Beginn des Längenwachsthums an den Enden die dabei mitwirkenden Druckkräfte Plasmamassen aus der zerreißenden Hautschicht nach außen pressen (Taf. VI, Fig. 5). Diese Plasmatheile können von verschiedenster Größe sein, können sich isoliren, bleiben aber sehr häufig mit dem Protoplasten in Verbindung und werden später von Zellhaut umkleidet. Sowie nun diese entstanden ist, der Protoplast an ihr trotzihrer anfänglichen Weichheit eine gewisse Widerlage gewinnen kann, geschieht ein solches Hervorpressen von Plasmatheilen nicht mehr. Häufiger als in reiner Zuckerlösung zeigte sich übrigens die Erscheinung, wenn ein Zusatz von 0,05 Knop'scher Nährlösung, 0,05 saurem weinsaurem Kali der Cultur gegeben wurde.

Wichtig für den Nachweis des Mangels einer Zellhaut im ersten Stadium des Längenwachsthums ist die Einwirkung von Salpeterlösung (gesättigt angewandt), welche den Protoplasten stärker plasmolytisch macht und im Falle des Vorhandenseins einer Zellhaut dieselbe deutlicher hervortreten lässt. Bei allen solchen plasmolytischen Versuchen macht sich eine Erscheinung bemerkbar, welche die Folge einer sehr allgemeinen Eigenschaft lebender Protoplasmakörper ist, und die darin besteht, dass derselbe bei Contraction infolge Wasserverlustes dicke oder dünne Plasmafäden an seiner Peripherie bildet. Schon Pringsheim 1) und Nägeli 1) haben bei der Plasmolvse von Pflanzenzellen diese Plasmafäden gesehen; Bower?) hat bei sehr verschiedenen höheren Pflanzen dieselben nachgewiesen. Während für alle diese Fälle angenommen wird, dass die Fäden, welche ich im Folgenden als Pseudopodien bezeichnen will, dadurch zu Stande kommen, dass das Plasma an gewissen Stellen der Zellwand stärker adhärirt, fällt diese Erklärung fort für alle nackten, frei schwimmenden Plasmamassen, die dasselbe Ver-Es wäre möglich, dass auch hierfür der von Berthold halten aufweisen. neuerdings gegebene Erklärungsversuch richtig wäre, welcher für die Pseudopodienbildung der Amöben gelten soll. Jedenfalls hat Berthold 3) wohl in der Behauptung Recht, dass die meisten Pseudopodien nicht ausgestreckt, sondern ausgezogen werden. Bei der ersten Plasmolyse von Zygnema-Zellen in concentrirten Zuckerlösungen sind sehr zahlreiche zarte Pseudopodien vorhanden, welche bis zur Zellwand gehen. Schon nach 24 Stunden sind sie verschwunden, augenscheinlich eingezogen, weil keine Spur von Plasmatheilchen oder Körnchen sich später vorfindet; bisweilen allerdings können die Pseudopodien sich mehrere Tage erhalten.

Wenn man nun auf die vollständig glatt abgerundete Kugel des contrahirten Protoplasten concentrirte Salpeterlösung einwirken lässt, so erfolgt eine stärkere Contraction und wieder eine Neubildung von Pseudopodien, welche diesmal aber frei endigen (Taf. VI, Fig. 18). Dabei werden häufig außerdem Inhaltsbestandtheile der Protoplasten herausgepresst, besonders kleine Gerbstoffbläschen, welche entweder an den Fäden sitzen bleiben, oder frei umher tanzen. Gerade durch die freie Bewegung solcher Bläschen wie die freie Endigung der Pseudopodien lässt sich nachweisen, dass bei schon beginnender Längsstreckung häufig noch keine Zellhaut vorhanden ist.

Am beweisendsten aber für das Wachsthum der nackten Zygnema-Protoplasten sind Culturen in Rohrzucker-Congoroth. Sowie nur das erste Zellhäutchen ins Dasein tritt, wird es roth gefärbt und hebt sich scharf von dem grünen Zellkörper ab. Eine besondere Eigenthümlichkeit, welche für die vorliegende Frage bedeutungsvoll ist, macht sich bemerkbar. Bei denjenigen Protoplasten, welche in die Länge zu wachsen beginnen, werden

⁴⁾ Pringsheim, Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle. 4854. S. 42-43; Nägeli in Nägeli und Cramer, Pflanzenphysiolog. Untersuch. I. S. 2.

²⁾ Bower, On Plasmolysis and its bearing upon the Relations between Cell Wall and Protoplasm. Quart. Journ. of microsc. Sc. XXIII. 1885; vergl. auch mein Referat darüber Bot. Zeitg. 1885. S. 588.

³⁾ BERTHOLD, Studien etc. S. 103.

G. KLEBS.

die ersten Zellhautschichten zuerst und allein an den Seitenwänden gebildet, während gerade die wachsenden Enden vollkommen zellhautfrei sind (Taf. V, Fig. 45). Dieses lässt sich noch klarer nachweisen durch erneute Plasmolyse, bei welcher die freien Enden deutliche Pseudopodien bilden, während die rothen Zellhautschichten im engsten Zusammenhange mit dem Cytoplasma verharren (Taf. V, Fig. 44). Schon während dieser Wachsthumsanfänge kann bei manchen Protoplasten eine seitliche Einschnurung derselben stattfinden, welche durch neue Zellhautschichten ausgefüllt wird, die aber noch nicht die beiden Enden einschließen. Erst allmählich werden auch diese mit Zellwänden umkleidet, welche an die Seitenwandschichten sich ansetzen. Gewöhnlich wird in den Zucker-Congoroth-Culturen damit das Wachsthum sehr bald verlangsamt, schließlich ganz verhindert.

Aus allen den geschilderten Beobachtungen lässt sich wohl mit Recht folgern, dass bei Zygnema ein Längenwachsthum möglich ist, ohne dass der Protoplasmakörper von einer Zellhaut umschlossen ist, d. h. ohne dass Turgor besteht, wenn wir darunter mit Sacus die Spannung zwischen dem hydrostatischen Druck der Zellsäfte und der Elastizität der gedehnten Zellwand verstehen. Bevor aber auf die Wachsthumstheorie näher einzugehen ist, möge zuerst das weitere Verhalten der Zygnema-Protoplasten in Betracht gezogen werden. Nachdem die Zellhaut in wechselnder Dicke neugebildet worden ist, geht das Längenwachsthum lebhaft fort. Eine regelmäßige cylindrische Form wie bei der normalen Zelle ist relativ selten das Resultat der Veränderungen; sie trifft dann besonders zu, wenn die Plasmolyse nur gering war, so dass der Protoplast mit seinen neuen Zellwandschichten ganz oder größtentheils der alten Zellhaut anliegt. Nach stärker vorangegangener Plasmolyse nehmen dagegen die wachsenden Protoplasten abnorme und sehr mannigfache Gestaltungen an, von denen aber eine vorzugsweise häufig ist, nämlich die spiralig gedrehte (Taf. VI, Fig. 12). Einestheils sind diese Formen die unmittelbare Folge davon, dass der von der alten Zellwand umschlossene Raum für den wachsenden Protoplasten zu enge wird, derselbe an beide Querwände anstößt, welche an und für sich schon seinem Weiterdringen Widerstand entgegensetzen können, selbst wenn die Nachbarzellen abgestorben sind, um so mehr aber, wenn dieselben gleichfalls lebende Zellkörper besitzen. Dazu kommt, dass wegen der geringeren Breite des Protoplasten noch Raum genug ist für ein Wachsthum, wenn er eben sich demselben anzupassen versteht. Schließlich füllt er dann den ganzen früheren Zellraum aus und sucht nun durch Wirkung auf die alte Zellwand ins Freie zu treten, wobei es zweifelhaft ist, ob die leicht zu beobachtende Thatsache der starken Verdünnung dieser Zellwand auf mechanische Dehnung oder chemische Wirkung bez. auf beides zurück zu führen ist (S. 519; Taf. VI, Fig. 20, eine Zelle mit lebendem Protoplasten neben je einer Nachbarzelle mit todtem). Indessen müssen bei den abnormen Gestaltungen der in Zuckerlösung verlängerten Protoplasten noch innere unbekannte Ursachen eine Rolle spielen. Denn das Streben nach schraubenförmigem Wachsthum prägt sich bisweilen ganz früh in einem Stadium aus, in welchem noch keine deutliche Zellhaut sich nachweisen lässt (Taf. VI, Fig. 23), und wird selbst sehr lebhaft, wenn auch die Protoplasten noch keinen erheblichen Widerstand durch die alten Zellwände erfahren (Taf. VI, Fig. 25).

Abweichende Formen kommen bei den Zygnemen noch auf eine dritte Art und Weise zu Stande. Es wurde vorhin betont, wie vielfach am Anfang des Längenwachsthums Plasmablasen herausgedrückt werden, welche aber mit der Hauptmasse des Zellkörpers in Verbindung bleiben. Bei der Zellhautbildung entsteht, entsprechend der dem Außenmedium zugewendeten Oberfläche, Zellhaut auch an diesen verschieden gestalteten Plasmablasen, welche bei dem weiteren Wachsthum durch den Widerstand der alten Zellwand stark gedrückt und als besondere zellhautumgebene Kammern der Protoplasten erscheinen, da man die Verbindungsstelle mit dem Hauptkörper nicht sieht (Taf. VI, Fig. 24, die alte Zellwand ist nicht mitgezeichnet, ferner Taf. VI, Fig. 12, vergl. die Fig.-Erklärung).

Wenn man versucht, für die mancherlei abweichenden Gestalten, welche Zygnema-Zellen in concentrirten Zuckerlösungen annehmen, eine Erklärung zu finden, so wird man immer auf die Hauptfrage hingeführt, wie geht denn im normalen Leben das Wachsthum vor sich? Da offenbart es sich nun, dass wir von einer Erkenntnis der Wachsthumsursachen noch sehr weit entfernt sind. Die scharfsinnigen Untersuchungen Nägell's über die Wachsthumsmechanik von Stärkekörnern geben keinen direkten Aufschluss über das Wachsthum des Protoplasmas, abgesehen davon, dass die Grundlagen seiner Theorie selbst für die Stärke doch sehr erschüttert sind. Auf Nägeli aufbauend, hat Sachs eine Theorie des Längenwachsthums geschaffen, welche bisher die herrschende gewesen ist, welche im wesentlichen sich beschränkt auf den Versuch, das Flächenwachsthum der Zellhaut zu erklären unter der Voraussetzung der Intussusceptionstheorie. Nach Sacus 1) ist die Turgescenz der Zelle, wenn auch nicht die einzige, doch eine der wesentlichsten Wachsthumsursachen. Die durch den osmotischen Druck des Zellsaftes gedehnte elastische Zellhaut gleicht durch Einlagerung neuer fester Cellulosetheile die Spannung aus, infolge dessen eine Erhöhung des Druckes und eine neue Dehnung, damit eine erneute Spannungsausgleichung und so fort möglich wird. Besonders hat de Vries 2) in mehreren Arbeiten die Theorie von Sachs weiter ausgearbeitet, die Ur-

⁴⁾ SACHS, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. 1874. S. 762; id. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1882. S. 689.

²⁾ DE VRIES, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig 4877; id. Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Physiologischer Theil. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XIV. 4884.

sachen der Turgescenz näher zu erforschen gesucht und den allgemeinen Satz ausgesprochen 1): »das Längenwachsthum beruht auf einer stetigen Production osmotisch wirksamer Stoffe im Safte der Zellen«. Der einzige. welcher bisher die Theorie schärfer angegriffen hat, ist Krabbe 2), der jedenfalls mit Recht auf das geringe Beweismaterial hinweist, welches der Anschauung von Sachs-de Vries zu Grunde liegt. Er behauptet sogar, dass die Theorie unhaltbar sei, wobei er sich z. B. auf das Wachsthum der jungen Gefäße beruft, bei welchen ein höherer Druck als in den Nachbarzellen sich nicht nachweisen ließe, obwohl sie viel lebhafter als diese wachsen. Unter der Voraussetzung ferner, dass die Zellmembranen der Gefäßwände überall die gleichen Eigenschaften, speciell die gleiche Dehnbarkeit besitzen, kann es in der That für unmöglich gehalten werden, die verschiedenen Gefäßformen zu erklären. Indessen geht Krabbe dabei wohl zu einseitig vor, denn aus dem bloßen Anschauen kann man doch nicht auf Gleichheit oder Ungleichheit der Eigenschaften schließen, und es lässt sich nicht einsehen, wie überhaupt eine Zellenform zu erklären ist ohne Annahme verschiedener Dehnbarkeit der Zellhaut an den einzelnen Stellen. je nach ihren verschiedenen Richtungen im Raum. Krabbe spricht von einem activen Flächenwachsthum der Zellhaut, ohne aber vorläufig eine Vorstellung, wie dasselbe erfolgen soll, anzugeben.

Aus meinen oben mitgetheilten Beobachtungen (S. 526) lässt sich zunachst der Schluss ziehen, dass Wachsthum überhaupt ohne Turgor möglich sein muss, da eine nackte Protoplasmamasse aus der kugligen Form in eine langgestreckte aus inneren Ursachen übergeht, von einem Zustand aus, in welchem ein Gleichgewicht der Druckkräfte des Außenmediums und des Protoplasmas herrscht. Eine Zunahme des osmotischen Druckes im Zellsaft kann nicht die Hauptursache davon sein, da durch dieselbe nur eine gleichmäßige Volumvergrößerung, aber keine Formveränderung herbeigeführt wird, wie es sich auch thatsächlich bei künstlicher Erhöhung des Druckes durch Verdünnung der Zuckerlösung zeigt. Es mussen ganz specifische, vorzugsweise an den Polenden der ursprünglichen Längsaxe des Protoplasten wirksame Prozesse sich abspielen, damit die Längsstreckung erfolgt. Man kann sich natürlich vorstellen, dass hierbei die Erhöhung des Zellsaftdruckes mitwirkt, ja man wird es für wahrscheinlich halten, weil man das Hervorpressen der Plasmablasen beobachtet, aber es ist auch denkbar, dass allein in dem Protoplasma an den Enden locale Druckwirkungen hervorgerufen werden, und auch im ersteren Falle müsste noch eine besondere Veränderung des Plasma, speciell an der Oberfläche der Enden, stattfinden,

⁴⁾ DE VRIES, Über die inneren Vorgänge bei den Wachsthumsvorgängen mehrzelliger Organe. Bot. Zeitg. 1879. S. 837.

²⁾ Krabbe, Das gleitende Wachsthum bei der Gewebebildung der Gefäßpflanzen. Berlin 1886. S. 66-73.

um zu erklären, dass es nur hier sich nach außen streckt. Was für Prozesse nun thätig sind, darüber können wir uns keine Vorstellung machen; nur darf man nicht vergessen, dass es sich hier, bei dem Wachsthum der Zygnema-Protoplasten, um sehr geringe Kräfte handelt; eine minimale Druckkraft muss bei dem Gleichgewichtszustande zwischen Zellsaft und Protoplasma einerseits und andrerseits dem ganzen Protoplasten und dem Außenmedium schon zu Formveränderungen der ersteren führen. 1)

Wenn der Protoplast von Zygnema sich in der Zuckerlösung mit Zellwand umkleidet, so wird man eher geneigt sein, dem Turgor eine größere Bedeutung zuzuschreiben. Indessen ist doch im wesentlichen nicht viel geandert, eine hohe Spannung zwischen Zellhaut und Zellsaft existirt nicht. Die neuen Zellwandschichten sind weich, wasserreich, erscheinen vielmehr schleimartig, so dass nur eine geringe Erhöhung des Druckes im Protoplasten nothwendig ist, um den gegenüber der Zuckerlösung etwas größeren Widerstand ebenso leicht zu überwinden, und das aus inneren Ursachen an den Polenden des Protoplasten sich geltend machende Streben nach Verlängerung ungehindert zur Ausführung gelangt. Wenn wir jetzt die Zygnemen aus der Zuckerlösung an reines Wasser durch allmähliche Anpassung gewöhnen, so betrifft die Hauptveränderung wohl zunächst den Zellsaft, der durch Wasseraufnahme einen stärkeren Druck auszuüben im Stande ist. Theils infolge dieses Druckes, theils aber auch aus in ihr selbst liegenden Ursachen 2) wird die Zellhaut im Wasser dichter, fester, weniger leicht dehnbar und kann deshalb dem höheren Druck das Gleichgewicht halten. Sie wird, entsprechend der Höhe des Druckes, plastisch gedehnt, bis ein Gleichgewichtszustand erreicht ist. Es ist wichtig hier zu betonen, dass die elastische Dehnung einer wachsenden Zellhaut wenigstens bei Zygnema eine sehr geringe sein muss. 3) Fehlen auch genauere experimentelle Untersuchungen, so folgt das schon daraus, dass nach Aufhebung des Turgors es mir nicht gelang, eine messbare Verkürzung der Zellhaut nachzuweisen.3) Will die Zelle sich weiter verlängern, so müssen genau wie bei dem nackten Protoplasten in Zucker die specifischen Wachsthumsprozesse in den Enden thätig sein, um das Gleichgewicht zwischen Zellhaut und Zellsaft zu stören, indem das Protoplasma sich zu verlängern sucht, und damit eine Druckwirkung ausübt. Dieselbe wird eine Verlängerung der ganzen Zelle, damit eine Dehnung der Zellhaut dann zu Stande bringen, wenn gleichzeitig auch der osmotische Druck des Zellsaftes um die gleiche Größe wie im Plasma erhöht würde. Diese Annahme wäre aber nicht einmal nothwendig, wenn die aus anderen Grunden sich aufdrängende Ansicht richtig ist, dass

⁴⁾ Vergl. darüber auch Prefrer, Osmotische Untersuchungen. S. 172.

²⁾ Ich schließe dies daraus, dass die neuen Zellwände abgestorbener Protoplasten in Wasser eine so scharfe Begrenzung und ein dichteres Aussehen annehmen.

³⁾ Darauf hat übrigens schon Nägeli hingewiesen in: Nägeli und Cramer, Pflanzenphysiologische Untersuch. I. S. 22.

das Cytoplasma noch die specifische Fähigkeit besitzt, die Zellhaut dehnbarer zu machen infolge einer chemischen Wirkung.

Nach meiner Anschauung hat allerdings der Turgor eine große Bedeutung für das Wachsthum, so dass unter normalen Verhältnissen ohne ihn eine Zygnema-Zelle nicht wachsen kann. Er ist nothwendig, um den Widerstand der Zellhaut gegen eine Zugkraft überwinden zu helfen, welcher für die im Protoplasma thätigen Kräfte viel zu groß ist, um demselben eine Verlängerung zu gestatten. Die im Verhältnis zum Plasma geringe Dehnbarkeit der Zellhaut hängt mit der Hauptrolle derselben als schützende Hulle um das Protoplasma aufs engste zusammen. Man kann geradezu sagen. dass der höhere Druck im Zellsaft zum Theil deshalb nothwendig wurde. um die aus anderen Gründen geforderte Festigkeit in ihren sonstigen schädlichen Einflüssen zu compensiren. Der Turgor ist keine Ursache des Wachsthums; sie liegt vorzugsweise in dem Protoplasma. Er ist nur eine Bedingung zum Zustandekommen desselben, ebenso wie Nahrungszufuhr. Sauerstoff, Temperatur etc.; ja er ist nicht einmal so bedeutungsvoll, wie diese Verhältnisse, weil er nur für den speciellen, wenn auch sehr verbreiteten Fall gilt, dass die Zelle mit einer Zellhaut umkleidet ist, und vor allem auch deshalb, weil es selbst bei normal behäuteten Zellen, wie denjenigen von Zygnema, gelingt, ihn zu eliminiren, ohne dass das Wachsthum deshalb unmöglich wäre. So muss man auch behaupten, dass die wahren Wachsthumsursachen dem Wesen nach dieselben sind, ob es sich um das Wachsthum einer mit Cellulosehaut umgebenen Pflanzenzelle oder um das Wachsthum eines Myxomycetenplasmodiums oder einer Amobe handelt. Wenn wir nun diese Ursachen in das Protoplasma verlegen, so heißt das nichts anderes, als dass wir über dieselben nichts wissen; für eine Wachsthumstheorie sind noch nicht die ersten Anfänge vorhanden. Bevor wir uns in ausführliche Speculationen über die Wachsthumsmechanik einlassen, wird es nothig sein, einen gewissen Einblick in diese Ursachen zu gewinnen, vor allem zu versuchen, Angriffspunkte für die experimentelle Entscheidung der hier auftauchenden Probleme zu gewinnen.

Kehren wir jetzt zu der weiteren Entwickelung zurück, welche die Zygnema-Protoplasten in der concentrirten Zuckerlösung durchmachen, so ist noch hervorzuheben, dass gegenüber dem ausgesprochenen Längenwachsthum ein Dickenwachsthum des Protoplasten selbst in viel geringerem Maße, wenn überhaupt, stattfindet. Je nach dem Grade, in welchem die Plasmolyse bei den einzelnen Zellen eingetreten ist, haben die Protoplasten verschiedene Dicke; die einmal erreichte bewahren sie im ganzen bei, kleinere Abweichungen abgerechnet und abgesehen von dem lebhaften Dickenwachsthum der Zellhaut. Nicht selten scheint sogar eine Verringerung der Dickendimension sich bemerklich zu machen, denn manche lebhaft gewachsene Protoplasten machten mehr den Eindruck von bandartigen, als cylindrischen Körpern. Doch ist die Sache bisher nicht näher untersucht.

Allmählich hört in der Zuckerlösung das Wachsthum überhaupt auf; in Glycose, wie früher beschrieben, findet vorher häufiger als in Rohrzucker ein Herausbrechen der Protoplasten aus der alten Zellwand statt. Die ins Freie tretenden Zellen gleichen häufig die schraubenförmige Drehung aus (Taf. VI, Fig. 6) oder bleiben mannigfach gekrümmt, können auch noch ein wenig wachsen und anormal lange schmale Zellen mit breiter geschichteter Zellhaut bilden. Die frei gewordenen wie die noch eingeschlossenen gehen dann mit der Zeit in einen Ruhezustand über und häufen in sich fettartige Substanzen auf. Ich habe Zygnemen bis zu einem Jahr in der ursprünglichen Zuckerlösung gehalten; die Protoplasten bestanden schließlich der Hauptmasse nach aus farblosem Öl. Wenn man dagegen die Zygnemen aus der Zuckerlösung in Wasser überführt, so beginnt ein erneutes Wachsthum, wie früher geschildert wurde. Bei den ursprünglich in 20 % R-Zucker stark plasmolytischen Protoplasten bildeten sich einzelne kurze Zellfäden aus, welche nur die Hälfte des normalen Breitendurchmessers besaßen.

Der Wachsthumsstillstand in der Zuckerlösung ist erklärlich, weil in den meisten Versuchen nichts anderes zugesetzt wurde, so dass schließlich auch wohl Mangel an Nährsalzen, speciell an stickstoffhaltigen Verbindungen sich bemerkbar machte. In 46 % R-Zucker, 0,2 Asparagin, 0,2 Salicin konnte ich allerdings keinen wesentlichen Unterschied gegenüber reinen Zuckerculturen beobachten. Bei den Versuchen mit Zucker und Knop'scher Nährlösung, in denen anfangs sehr lebhaftes Längenwachsthum eintrat, hörte dasselbe dort auch auf, weil das beigefügte chromsaure Kali bei längerer Versuchsdauer etwas schädlich eingreift.

Was die Theilungsfähigkeit anbetrifft, so ist dieselbe bei der Cultur in Zucker sehr viel beschränkter als in Wasser. Bei Zygnema C. habe ich eine lebhafte Theilungsfähigkeit in 16—20 % R-Zucker nie beobachtet; es sind vereinzelte Fälle, wo eine Zweitheilung bemerkbar wird. Häufiger findet sich dieselbe nach schwächerer Plasmolyse, z. B. in 10 % Zucker (vergl. Taf. VI, Fig. 4). Ziemlich regelmäßige Theilung sah ich auch an einer sehr schmalen Zygnema-Art, deren stark gewachsene schraubig gedrehte Protoplasten lebhaft sich theilten (Taf. V, Fig. 41).

Eine besondere Eigenthümlichkeit bot sich in einer Cultur der Zygnema C. in 16 % R-Zucker und Gongoroth dar, indem hier der mir sonst
im Pflanzenreich 1) überhaupt nicht bekannte Fall eintrat, dass eine Zelle
sich ohne directe außere Eingriffe und ohne eine wahre, mit Kerntheilung

⁴⁾ Bei Infusorien, besonders Opalina, ist eine lebhafte Zertheilung beobachtet worden, die bis zu einer starken Zersplitterung der ursprünglichen Zelle führte; indessen enthielten die Splitter gewöhnlich noch einen Kern und waren lebensfähig; vergl. Zeller, Untersuchungen über die Fortpflanzung und Entwickelung der Opalinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 29. Wir haben es hier also mit einer normalen Fortpflanzungsweise zu thun.

verbundene Zweitheilung in mehrere Stücke fragmentirte (Taf. V, Fig. 10). Wie die Färbungsmethode zeigte, besitzt nur ein einziges dieser Stücke den Kern, die andern enthalten keinen. Die kernlosen Stücke erhielten sich eine Zeit lang lebend, gingen aber meistens früher zu Grunde, als das kernhaltige, jedes für sich, unabhängig von einander. Wie früher bemerkt (S. 523), hört in Zucker-Congoroth das anfängliche Längenwachsthum auf, und die Protoplasten nehmen verschiedene Formen an, ubrigens niemals deutlich schraubenförmig gedrehte. Es wurde ferner darauf aufmerksam gemacht, dass sehr häufig an den Längswänden eine Einschnürung des Protoplasten erfolgt (Taf. VI, Fig. 45). In einer von solchen Culturen ging dieser Einschnürungsprozess ungemein lebhaft vor sich, so dass der Protoplast in der That in 2 Hälften zerfiel oder noch häufiger in 3, ja 4 Stucke. Es macht vollkommen den Eindruck, als wenn entsprechend wie in den wachsenden, so auch in diesen nicht wachsenden Protoplasten in den Enden Zugkräfte erzeugt werden, welche dahin führen. nach beiden Seiten das Plasma auszudehnen. So strebt jedes Ende des Protoplasten nach seiner Seite vorwärts und rückt thatsächlich vor, aber die Folge dieser nach entgegengesetzten Seiten gerichteten Zugkräfte ist das allmähliche Ausziehen des Protoplasten in der Mitte, die Einschnürung bis zur Zertheilung. In dem Maße, als durch dieselbe der Protoplast von der innersten Zellhautschicht sich zurückzieht, bildet er neue Zellwandschichten und zwar bis zum letzten Moment an der Verdunnungsstelle, so lange noch ein Plasmafaden vorhanden ist, so dass nach dem Reißen desselben die Zellhautschichten gegenüberliegender Seiten sich berühren (Taf. V, Fig. 40). In der betreffenden Cultur war diese Zertheilung bei sehr vielen Zygnema-Fäden an den meisten Protoplasten eingetreten; die näheren Ursachen hierfür sind mir nicht bekannt; allerdings müssen besondere Umstände hier stattgefunden haben, da eine Zersetzung des Congoroth geschehen, die Culturflüssigkeit schwarz-violett gefärbt war. Doch weiß ich nicht, ob das in irgend einem Zusammenhang mit der Zertheilung gestanden hat.

Von anderen Algen, welche in plasmolytisch wirkenden Zuckerlösungen noch Wachsthum zeigen, sind noch einige Spirogyra- und Mesocarpus-Arten hervorzuheben, welche im wesentlichen sich wie Zygnema verhalten. Die Spirogyra-Arten weisen übrigens mancherlei Variationen auf, die ich aber nicht näher in Betracht ziehen will, weil die Arten nicht sicher bestimmt wurden. Bei mehreren sah ich in 46 % Rohrzucker sehr lebhaftes schraubenförmiges Wachsthum, dann auch Heraustreten der Protoplasten aus der aufgesprengten alten Zellhaut. Bei schwächerer Plasmolyse, z. B. in 40 % R-Zucker, erfüllt sich der Raum zwischen der alten Zellwand und dem Protoplasten mit weicher, lichtbrechender Zellhautmasse; durch das Wachsthum werden die mannigfachsten Hin- und Herkrümmungen herbeigeführt. Dasselbe geschah auch bei zarten Mesocarpus-Arten (vergl. Taf. VI, Fig. 40). Die letzteren wachsen nach Plasmolyse überhaupt sehr schnell

und leicht, nehmen ebenfalls spiralige Drehung an und zeichnen sich ferner dadurch aus, dass sie sich lebhaft theilen (Taf. VI, Fig. 44).

Abweichender von den Conjugaten haben sich die Oedogonium-Arten gezeigt. Ein deutlich ausgesprochenes Wachsthum habe ich bisher in reinen Zuckerculturen bei keiner Art beobachtet. Die contrahirten Protoplasten bilden lebhaft Zellhaut (S. 503); anfangs muss selbst eine Erhöhung des Zellsaftdruckes stattfinden, so dass gar nicht selten Plasmablasen hervorgepresst werden (Taf.VI, Fig. 34, 37). Hin und wieder haben auch manche Protoplasten eine abweichende Gestalt angenommen. Jedoch ein ausgiebiges, zweifelloses Längenwachsthum konnte bisher nicht festgestellt werden. Um so auffallender ist es, dass Theilungen nicht so selten sind, wenigstens bei einigen nicht näher bestimmten Arten. Dieselbe verläuft gegenüber den normalen Erscheinungen 1) in vereinfachter Weise, insofern sich statt der Ringbildung, der Aufsprengung der Zellwand eine einfache Querwand (Taf. VI, Fig. 31, 33) ausbildet, welche, wie Zwischenstadien darlegen, allmählich, wie etwa bei Cladophora, von der Peripherie nach innen vordringt (Taf. VI, Fig. 34). Bemerkenswerth ist aber, dass der sich theilende Protoplast doch wenigstens Versuche macht, den seine Gattung beherrschenden Typus zur Geltung zu bringen. Man sieht solche Versuche der Ringbildung an der der Fadenspitze zugewendeten oberen Zelle, indem hier häufig eine Einschnürung des Protoplasten mit entsprechender Neubildung von Zellhaut deutlich ist (Taf. VI, Fig. 37). Ferner ist es auch nicht selten, dass durch die neue Querwand ungleich große Zellen abgetrennt werden, wobei dann die kleinere meist die obere Stelle einnimmt. Bald hört auch bei Oedogonium die Theilung auf, und die Protoplasten gehen in einen richtigen Ruhezustand über, verdicken noch ihre Zellhaut, füllen sich mit Stärke, Öl und färben sich bisweilen sogar roth. Bringt man solche Oedogonium-Fäden wieder in reines Wasser, so beginnt eine neue Lebensthätigkeit, die in sehr vielen Fällen in einer Bildung von Schwärmsporen besteht. Dieselben können aus der alten Zelle nicht heraus und kommen zur Ruhe; der Zellkörper wandelt sich von Neuem in eine Schwärmspore um, welche wieder in Ruhe übergeht. So kann dieselbe Zelle 4-5 mal den Prozess durchmachen (Taf. VI, Fig. 36) und geht dann zu Grunde. Andere Protoplasten wachsen in die Länge, theilen sich, sprengen die alte Zellhaut und wachsen zu typischen Oedogonium-Fäden heran, welche auch hier von den normalen Fäden derselben Species durch geringere Breite sich auszeichnen.

Eine Conferva-Spec. bildete in 16 % Rohrzucker eine neue, relativ dicke Zellhaut und streckte sich in die Länge, wobei vielfach die Zellhaut in

¹⁾ Vergl. Pringsheim, Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. I. S. 12—16; Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung. 3. Aufl. S. 188—194.

die schon mehrfach beschriebenen **I**-förmigen Stücke getrennt wurde, namentlich nach der nicht selten erfolgten Zweitheilung. 1)

Bei einer ganzen Anzahl Pflanzen findet nach Plasmolyse in concentrirten Zuckerlösungen weder Wachsthum noch Theilung statt. Hierzu gehören alle diejenigen, welche wie die Desmidiaceen, Diatomeen etc. überhaupt nicht einmal fähig sind, Zellhaut neu zu bilden, ferner auch solche, welche das letztere noch im Stande sind, wie Zellen von Prothallien, Funaria hygrometrica, Elodea canadensis.

Sehen wir nun, dass im allgemeinen durch stärkere Wasserentziehung die Ausübung wesentlicher Lebensprozesse bei vielen Pflanzen beschränkt resp. ganz verhindert wird, so giebt es andere Falle, in denen im Gegentheil dieselben Lebensprozesse selbst lebhafter als unter normalen Verhältnissen vor sich gehen können. So beobachtet man diese Erscheinung nach Plasmolyse der Zellen von der gemeinen Cladophora fracta. Diese Alge wachst vorzugsweise durch Theilung der oberen Zellen jedes Zweiges und verzweigt sich durch Neubildung von Ästen an denselben Zellen. Allerdings ist wohl bekannt, 2) dass neben einem geringen intercalaren Wachsthum auch ältere Zellen junge Zweige zu bilden vermögen; aber in jedem Falle tritt dieses erneute Wachsthum doch nur vereinzelt gegenüber der großen Masse der Zellen auf, und auch die Zweitheilung ist relativ selten. In 16 % Rohrzucker werden die meisten Zellen der Cladophora, wenn auch nicht in sehr hohem Grade plasmolytisch; in wenigen Tagen haben die Protoplasten sich mit neuen geschichteten Zellhäuten umgeben, und wachsen und füllen in vielen Zellen den alten Zellraum vollständig wieder aus. Nach Ausfüllung des alten Raumes kommt es zu einer Zweitheilung selbst in ganz alten, dicken, keulenformig angeschwollenen Zellen, nach dem bekannten Modus verlaufend. Ferner findet aber auch eine lebhafte Neubildung von Zweigen statt (vergl. S. 524), je einer am oberen Ende. Der Unterschied gegenüber normal cultivirten Fäden liegt häufig darin, dass der neue Zweig sich von der Mutterzelle nicht wie gewöhnlich nahe seiner Ursprungsstelle durch eine Zellwand abtrennt, sondern durch eine solche, welche noch das obere Stuck der Mutterzelle von derselben abtrennt und dem Zweige zuertheilt. Diese Tendenz zur Zweigbildung kann soweit gehen, dass eine ältere Zelle sich zuerst in zwei theilt, von denen dann noch jede einen neuen Zweig bildet. Allerdings hört das Wachsthum in der Zuckerlösung überhaupt bald auf, die Zweige bleiben kurz, besitzen übrigens durch mancherlei Biegungen

¹⁾ Vergl. Berthold, Studien etc. S. 275. Von früheren Arbeiten vergl. Famintzin, Die anorganischen Salze als Hülfsmittel zum Studium der Entwickelung niederer chlorophyllhaltiger Organismen. Mélang. biolog. 4874; Kolderup-Rosenvinge, Slaegt Ulothrix og Conferva. Botanisk Tidskrift. 3 R. 3. Bd. 4879; Wille, Om Hoileceller hos Conferva. Ofversigt af K. Vetens. Akad. Förhandl. 4884.

²⁾ Beathold, Untersuchungen über den Aufbau einiger Algen. Inaug.-Diss. 1878. S. 20; Strasburger, Bau und Wachsthum der Zellhaut. S. 179.

häufig unregelmäßige Gestaltungen. In 20 % verläuft der Vorgang nicht ganz in derselben Weise. In 25 % R-Zucker wird die Zweigbildung schon etwas seltener, doch kommt sie noch bei ganz alten Zellen vor. Häufiger dagegen ist die Zweitheilung, nur dass sie nicht selten dadurch in unregelmäßiger Weise verläuft, dass ganz kurze cubische Stücke abgetrennt werden, oder dass die Querwand nicht vollständig ausgebildet wird. Bei stärkerer Plasmolyse der Cladophora-Zellen muss übrigens vor der Zellhautbildung ziemlich viel Plasma ausgestoßen werden. Häufig sah man zwischen dem mit neuer Haut umkleideten Protoplasten und der alten Querwand eine körnige vacuolige Plasmamasse, welche mehrere Tage anscheinend sich lebend erhielt.

Zuckerlösung kann auch in anderen Fällen der Theilungsthätigkeit forderlich sein, in einer Concentration, welche an und für sich noch keine Desmidiaceen, darunter auch Euastrum deutliche Plasmolyse bewirkt. verrucosum, zeigen plasmolysirt weder Wachsthum noch Theilung. Die genannte Art cultivirte ich auf einem Objectträger in 40 % R-Zucker in einem feuchten Raum, aus dem die Zuckerlösung allmählich Wasser an sich zog und sich verdünnte. Eine Plasmolyse der Zellen von Euastrum kam nicht zu Stande; auffallenderweise fingen dieselben an sich zu theilen, und die Tendenz hierzu war so lebhaft, bez. das eigentliche Wachsthum behindert, dass bevor noch die Tochterhälfte ausgebildet war, die Tochterzellen sich weiter theilten, die dadurch entstehende Generation dasselbe ausführte. So entstanden ganz abnorme Zellen von Euastrum, welche von dem Arttypus sehr wesentlich abwichen, viel mehr als manche der andern Species; ja welche, wie das Beispiel auf Taf. VI, Fig. 43 a, überhaupt nicht mehr die Charaktere der Gattung aufwiesen. Als Endprodukte kamen schließlich Formen wie Fig. 43 b zum Vorschein, welche dann nicht lange lebensfähig waren.

Eine entsprechende Beschleunigung der Theilung bei verzögertem Wachsthum zeigte auch eine sehr schmale zarte Spirogyra in 40 % R-Zucker-Congoroth, wobei wahrscheinlich das letztere die Ursache der Wachsthumsbehinderung war. Die Zellen bewahrten ihre ursprüngliche Länge, theilten sich aber mehrmals, so dass abnorm kurze Tochterzellen entstanden, bei welchen bisweilen die neugebildeten Querwände ganz schief gerichtet waren (Taf. VI, Fig. 9 nach erneuter Plasmolyse).

III. Über die Abhängigkeit der Zellhaut-Stärkebildung und des Wachsthums vom Licht und von äußeren Culturbedingungen.

Von den äußeren Einflüssen, welche in das Leben der Zelle eingreifen und ihre Lebensthätigkeiten oft in bestimmte Richtungen lenken können, wird im Folgenden vorzugsweise die Bedeutung des Lichtes für die in den vorigen Abschnitten mitgetheilten Lebenserscheinungen hier näher in Betracht gezogen werden. Die naheliegende Frage nach dem Einfluss der Temperatur habe ich bei Seite gelassen; denn Vorversuche zeigten, dass dieselbe in der aus zahlreichen anderen Arbeiten bekannten Weise auf die Lebensprozesse, die nach Plasmolyse in Zuckerlösung sich abspielen, einwirkt. Für die Algen, z. B. für Zygnema, sind die Temperaturgrenzen zwischen Minimum und Maximum ziemlich weit gesteckt; noch bei 40 über dem Gefrierpunkt, ja bei diesem selbst, wachsen die Zygnemen in den Zuckerculturen. Dagegen gelten alle bisher geschilderten Beobachtungen über Zellhautbildung, Wachsthum, Theilung nur für den Fall, dass die Zuckerculturen im Licht stehen.

Wenn Zygnemen in Wasser im Dunkeln¹) cultivirt werden, so findet anfangs Wachsthum statt, sehr spärlich, soweit es sich beurtheilen lässt, Theilung. Beides hört bald ganz auf, die Zellen begnügen sich, das vorhandene Nahrungsmaterial langsam zu verzehren. Allmählich schwindet sämmtliche Stärke, bei der Mehrzahl der Fäden nach 7—8 Tagen, langsamer bei den breiten kurzzelligen Fäden; das Protoplasma vermindert sich bis auf eine ganz dünne peripherische Schicht, die Chlorophyllkörper verlieren ihre normale Gestalt, vereinigen sich zu einer in der Peripherie liegenden Platte (Taf. VI, Fig. 22). So allmählich aushungernd, können sich Zygnemen zur Winterszeit²) 14 Tage bis 3 Wochen lebend erhalten; nur einige widerstandsfähige Fäden bleiben selbst 4 Wochen lebendig.

In Zuckerlösungen gewinnen nun die Zygnemen sehr bedeutend an Lebenszähigkeit gegenüber den schädlichen Einflüssen der Dunkelheit. In Rohrzucker von 45 % hält die Mehrzahl der Fäden 3 Monate aus, einige kräftigere sogar 4 Monate. Ein wesentlicher Grund für diese lange Lebensdauer chlorophyllhaltiger Zellen nach Entziehung des Lichtes liegt wohl darin, dass infolge der Wasserentziehung die Stoffwechselprozesse, speciell die Athmung, verlangsamt sind, der Verbrauch des Nahrungsmaterials daher ein sehr allmählicher ist. Während sich die meisten Fäden von Zyg-

⁴⁾ Es ist seit lange bekannt, dass Wachsthum und Theilung im Dunkeln vor sich gehen kann; vergl. z. B. Braun, Erscheinungen der Verjüngung. S. 244; Sachs, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. S. 47. Sachs meinte sogar, dass diese Lebensprozesse vorzugsweise bei Lichtabschluss erfolgen. Das ist nicht allgemein richtig, wie Famintzin für Spirogyra nachwies. Zygnema scheint sich wie diese zu verhalten, zeigt anfänglich noch Wachsthum und Theilung, hört dann mit beiden bald auf, trotz vorhandener Nährstoffe, so dass noch andere, vom Licht abhängige Verhältnisse für dieselben nothwendig sind. Famintzin, Die Wirkung des Lichtes auf Algen. Pringsheim's Jahrb. Bd. VI; id. Die Wirkung des Lichtes auf die Zelltheilung. Mélanges biologiques de l'Acad. de Pétersbourg. T. IX. 1875. Vergl. ferner auch Kny, Das Wachsthum des Thallus von Coleochaete scutata in seinen Beziehungen zur Schwerkraft und zum Licht. Ber. d. bot. Gesellsch. II. 1884.

¹⁾ Zur Sommerzeit bei der höheren täglichen Durchschnittstemperatur halten die Zygnemen kürzere Zeit den Lichtabschluss aus, gehen meist schon nach 6—8 Tagen vollständig zu Grunde. Wesentlich mitwirken dabei Bacterien, Amöben, Flagellaten.

nema C. in 8 Tagen in Wasser entstärken, verlieren sie in Zuckerlösung ihre Stärke erst nach 4 Wochen. Indessen kann diese Verlangsamung des Stoffwechsels nicht die einzige Ursache sein; denn schon eine 1 % R-Zuckerlösung mit einer sehr geringen wasserentziehenden Kraft wirkt sehr lebenserhaltend, so dass z. B. Zygnema-Fäden, welche bereits 12 Tage im Dunkeln in Wasser cultivirt waren, in 4 % R-Zucker noch 7 weitere Wochen bei Lichtabschluss lebend blieben. Der erste Gedanke, dieses Verhalten zu erklären, wäre die Annahme, dass die Zygnemen den Zucker aufnehmen und mit seiner Hülfe sich eine Zeit lang ernähren. Dieser Gedanke erscheint um so berechtigter, als durch Böhm¹), Schimper, Meyer und Pfeffer nachgewiesen ist. dass Blätter von Moosen, selbst Blüthenpflanzen vermögen, R-Zucker bez. Glycose aufzunehmen und auch daraus Stärke zu bilden. Merkwürdigerweise besitzen entstärkte Zygnemen unter sonst normalen Verhältnissen nicht diese Fähigkeit. Wegen des unerwartet sich einstellenden Resultates sind sehr zahlreiche Versuche nach dieser Richtung veranstaltet worden und zwar mit verschiedenen Concentrationen von 4, 5, 40, 45, 20 % R-Zucker.² Eine unzweifelhafte Stärkebildung konnte in den vorher entstärkten Zygnemen nicht festgestellt werden. Die oben mitgetheilten Beobachtungen über die Entstärkung von Zygnemen in Zuckerlösung beweisen ebenfalls, dass diese Algen nicht den Zucker aufnehmen, wenigstens nicht zu Stärke verarbeiten können.

Aus den sorgfältigen und sehr ausführlichen Untersuchungen von der Vries³) ergab sich nicht bloß für Zucker, sondern auch andere organische wie unorganische Stoffe die Unmöglichkeit, ihr Eindringen in das Protoplasma bez. den Zellsaft nachzuweisen⁴), und doch kann nicht der geringste Zweifel darüber herrschen, dass diese Stoffe, wie Zucker, Salpeter, von den Zellen aufgenommen werden und von einer Zelle zur andern wandern.

⁴⁾ Böhm, Über Stärkebildung aus Zucker. Bot. Zeitg. 1883; Schmper, Über Bildung und Wanderung etc. Bot. Zeitg. 1885; Mexer, Bildung der Stärkekörner in den Laubblättern aus Zuckerarten. Bot. Zeitg. 1886; Pfeffer, Über Aufnahme von Anilinfarben etc. Tübinger Unters. II. S. 310.

²⁾ Bei allen diesen Versuchen über Entstehung von Stärke im Dunkeln muss man mit möglichst viel Material arbeiten; aus in einzelnen Zellen vorhandenen Stärke-ansammlungen darf man nie etwas folgern. Es giebt bei Zygnemen, wie auch bei Funaria und Elodea, immer Zellen, welche nach mehreren Wochen Dunkelheit noch ihre Stärke besitzen, und ebenso sterben andere früh ab und behalten dieselbe. Der Stärkenachweis geschah stets mit der von Schimper empfohlenen Jodchlorallösung, vergl. Schimper, Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Bot. Zeitg. 1885. S. 739. Der Jodchloral erwies sich auch gut dafür, um die eben berührte Fehlerquelle zu vermeiden. Die abgestorbenen Zellen verquellen in der ersten Stunde, vielfach auch nach 24 Stunden nicht, während die noch lebenden vollständig durchsichtig werden.

³⁾ DE VRIES, Sur la perméabilité du protoplasme des Betteraves rouges. Archiv. Néerl. Bd. VI. 1871; id. Plasmolytische Studien. Pringsheim's Jahrb. XVI. 1885.

⁴⁾ Vergl. auch Pfeffer, Pflanzenphysiologie. I. S. 44.

Eine Lösung dieses anscheinenden Widerspruches ist hisher nicht gelungen herbeizuführen. Allerdings giebt es Substanzen 1), welche sofort in die lebende Zelle eindringen, wie z. B. Alkalien, Säuren; aber dieselben üben eine direct schädliche Wirkung aus, verändern, wie de Vries gezeigt hat 2). die Molekularstructur der Hautschicht, so dass sie überhaupt viel leichter permeabel wird, nicht bloß für diese Stoffe selbst, sondern auch für andere. die vorher nicht in die Zelle gelangen. Die ersten Beobachtungen über das Eintreten von Substanzen in lebende Zellen ohne direkte Schädigung derselben verdanken wir Pfeffer, 3) der nachwies, dass gewisse Anilinfarben, wie Methylenblau, Methylviolett, theils den Zellsaft, theils bestimmte Körper im Protoplasma intensiv färben, indem sie von denselben allmählich aufgespeichert werden. Ein Stoff, dessen Eindringen in die Zelle sich nicht bloß aufs sicherste nachweisen lässt, sondern welcher auch von derselben verarbeitet wird, ist nach meinen Untersuchungen das Glycerin, von dem übrigens schon Meyer4) und Laurent zeigten, dass es von gewissen höheren Pflanzen zur Stärkebildung benutzt werden kann. Zygnemen 5), in eine Lösung von 10 % wasserfreiem Glycerin gebracht, werden sofort plasmolytisch; ganz allmählich innerhalb der ersten Stunde beobachtet man eine Wiederausdehnung der Protoplasten, bis schließlich dieselben sich wieder an die Zellwand anlegen, der normale Zustand erreicht ist. nate lang lassen sich nun die Zygnemen in der Glycerinlösung weiter cultiviren. Wenn man die Zygnemen aus 10% in 20% Glycerin überführt, so tritt wieder Plasmolyse ein, später Zurückgang derselben, und selbst in einer zwanzigprocentigen Lösung leben die Zygnemen viele Wochen. aus diesen Beobachtungen, dass Glycerin in den Zellsaft der Zygnemen durch die Hautschicht eindringen kann, und zwar geschieht es in einem solchen Maße, dass dieser Glyceringehalt im Zellsaft und im Außenmedium der gleiche ist, die absolute Größe des Turgors nicht verändert wird. Gegenüber anderen wasserentziehenden Mitteln, wie Salpeter, Zucker, verhalten sich die glycerinhaltigen Zygnemen wie normale, d. h. zeigen Plasmolyse je nach dem Grade der Wasserentziehung.

Das Glycerin wird aber auch unstreitig von den Zygnemen verarbeitet. In 5% Glycerin, welches anfänglich schwach plasmolytisch wirkt, beginnen später, nach Erreichung des normalen Zustandes, die Zygnemen sehr leb-

⁴⁾ PFEFFER, Osmotische Untersuchungen. S. 440. Übrigens hat PF. neuerdings gezeigt, dass eine sehr verdünnte Citronensäure in die lebende Zelle eindringen kann, ohne bleibenden Schaden hervorzurufen. Tübinger Unters. H. S. 261.

²⁾ DE VRIES, Plasmolyt. Studien. S. 562.

³⁾ Pesseer, Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Tübinger Unters. II.

⁴⁾ MEYER, Bot. Zeitg. 1886. S. 132; LAURENT, Stärkebildung aus Glycerin. Bot. Zeitg. 1886. S. 151.

⁵⁾ Andere Algen verhalten sich dem Glycerin gegenüber durchaus nicht gleich; doch will ich an anderer Stelle darauf zurückkommen.

haft zu wachsen, wie sonst nicht in den gewöhnlichen Wasserculturen. Wird die Glycerincultur im Dunkeln gehalten, so zeigt sich hier ebenfalls das lebhafte Wachsthum; die früher geschilderten Veränderungen, welche durch den Lichtabschluss veranlasst werden, machen sich nicht bemerkbar. Nach 6 Wochen noch sahen in der Cultur von 5 % Glycerin die dem Licht entzogenen Zygnemen vollkommen frisch und normal aus, ja ihre Chlorophyllkörper hatten eine so schön und reich ausgebildete sternförmige Gestalt, wie ich sie sonst in Wasserculturen überhaupt noch nie gesehen habe, und waren dabei an ihren Pyrenoiden dicht mit Stärkekörnern versehen. Die in Jodchloral hervortretenden Stärkemassen waren häufig nicht kuglig, wie sonst bei den Zygnemen, sondern oft langgestreckt. Aus allen diesen Erscheinungen folgt schon, dass die Zelle das aufgenommene Glycerin verarbeiten muss, sich von ihm zu ernähren fähig ist. Der beste Beweis hierfür wurde ebenfalls geliefert, d. h. entstärkte Zygnemen bildeten in 5 % Glycerin große Mengen von Stärke.

Wachsthum und Stärkebildung sind bei Gegenwart des Glycerins bis zu einer gewissen Grenze unabhängig vom Licht. In den Zuckerlösungen dagegen sind überhaupt sämmtliche nach Plasmolyse noch eintretenden Lebensprozesse, wie Starke- und Zellhautbildung, Wachsthum, Theilung yom Licht anscheinend durchaus nothwendig bedingt. Obwohl die Protoplasten von Zygnema in 16-20 % R-Zucker monatelang im Dunkeln sich lebend erhalten, bleiben sie in ihrer Form und ihrem Bau unverändert, so wie sie gleich nach Eintritt der Plasmolyse sich gestaltet haben, abgesehen von der allmählichen Verzehrung des Nährmaterials in ihnen. Schließlich, bei sehr langem Aufenthalt, machen sich pathologische Veränderungen bemerkbar, welche zum Tode führen; es scheint, dass eine gewisse stärkere Contraction sich vorher häufig zeigt, ohne dass aber genauere Angaben sich darüber gewinnen ließen. Allerdings giebt es Ausnahmefälle, in denen z. B. eine Zellhautbildung um den kugligen Protoplasten stattfindet. reinen Zuckerculturen habe ich dieselbe sehr selten beobachtet, während dagegen in Zucker-Gongoroth in jeder größeren Cultur von Zygnema C. eine Anzahl Protoplasten mit rother Zellhaut umgeben waren. Dabei muss abgesehen werden von der nicht seltenen Erscheinung in den Dunkelculturen, dass manche Protoplasten eine eigenthümliche, sehr unregelmäßig geformte und abstehende weiße, oft etwas körnige Hülle um sich ausscheiden, welche nicht aus Cellulose besteht, sondern möglicherweise von ausgeschiedenen verquollenen Gerbstoffbläschen herrührt (vergl. weiter unten S. 564). Man findet ferner auch Formveränderungen der Protoplasten, Abweichungen von der kugligen oder cylindrischen Gestalt, wie solche übrigens nach jeder Plasmolyse auftreten; es mögen auch hier und dort wirklich erste Anfange von Längenwachsthum sein, ohne dass sich Sicheres darüber entscheiden lässt. In allen Fallen bleibt der Unterschied zwischen einer sonst vollkommen gleich behandelten Lichtcultur und Dunkelcultur der Zygmenen in Zucker schon nach 8 Tagen ein in so hohem Grade auffallender, dass eine wesentliche Ursache ihm zu Grunde liegen muss.

Worauf beruht nun der mächtige Einfluss des Lichtes? Wir wissen, dass dasselbe in mannigfacher Weise die Lebensvorgänge der Pflanzen beeinflusst, dass vor allem dasselbe für die Ernährung der chlorophyllhaltigen Zellen nothwendig ist. Es liegt daher auch zunächst die Frage, ob Zellhautbildung und Wachsthum plasmolytischer Zygnemen in irgend welcher Beziehung zu dem vom Licht angeregten Assimilationsprozess steht. In der That lehrten die Versuche, dass die Wachsthumsvorgänge der Zygnemen im Zucker nur dann stattfinden, wenn dieselben assimiliren, und um so lebhafter, je stärker der Ernährungsprozess vor sich geht. In einem diffusen sehr schwachen Licht, in welchem Rapskeimlinge sich zwar noch heliotropisch krümmen, aber nicht zu assimiliren fähig sind und zu Grunde gehen, ist ein sehr langsames Wachsthum der Zygnema-Protoplasten im Zucker noch möglich, aber, wie vorher entstärkte Fäden darlegten, auch eine schwache Assimilation. Der sicherste Weg, den Zusammenhang nachzuweisen, besteht darin, die Assimilation auszuschließen und dennoch Licht zu den Culturen dringen zu lassen. Die gewöhnliche Methode hierfür 1), die Cultur im kohlensäurefreien Raume, lieferte für die Zygnemen keine prägnanten Resultate. 2) Besser gelang es auf die Weise, dass die Zuckerlösung (16%) einen Zusatz von c. 0,006 Kalkhydrat erhielt, welcher, wie Vorversuche zeigten, unschädlich ist, und dass dann nur Luft zu dem Culturgefäß treten konnte, welche vorher durch ein Kalirohr gegangen war. In einer solchen am Licht gehaltenen Cultur entstärkten sich die plasmolytischen Zygnemen in 8 Tagen, ein deutlicher Beweis für den Mangel jedweder Assimilation. Im Zusammenhange damit blieben auch die Protoplasten unverändert contrahirt, bildeten auch keine Zellhaut. Bei längerer Cultur trat Zellhautbildung und Wachsthum allerdings ein, deshalb weil, wie auch das Vorhandensein von Stärke bewies, Assimilation sich einstellte. Durch die Athmung der lebenden Zellen, den Zersetzungsprozess der abgestorbenen wird das Kalkhydrat mehr und mehr in kohlensauren Kalk umgewandelt, hieraus das saure Salz gebildet, aus welchem dann am Tage die Zygnemen einen Theil der Kohlensäure entziehen und in sich verarbeiten können,

⁴⁾ Vergl. Preffer, Pflanzenphysiologie. I. S. 494.

²⁾ Ebensowenig die Versuche, in welchen die Zuckerculturen unter sonst ganz gleichen Bedingungen unter blauer, rother und weißer Glocke gleichzeitig am Südfenster gehalten wurden. Der Unterschied bestand nur darin, dass der Wachsthumsvorgang im weißen Licht am schnellsten, dann wenig langsamer im rothen Licht, am langsamsten im blauen Licht erfolgte; doch ließ sich Genaueres nicht daraus entnehmen, nur soviel feststellen, dass die Zygnemen in der Zuckerlösung im blauen Licht 3½ Monate aushielten, gewachsen waren und reichlich Stärke enthielten, ebenso wie die gleichaltrigen Culturen in reinem Wasser. Die Behauptung von Famintzin, dass Spirogyren im blauen Licht nicht assimiliren, hat jedenfalls für Zygnema keine Richtigkeit. Famintzin, Die Wirkung des Lichtes auf die Algen. Pringsheim's Jahrb. VI. S. 36.

während in der Nacht wieder Regeneration der sauren Verbindung statt hatte. Das allmähliche Schwinden der alkalischen Reaction wurde dadurch sehr sichtbar, dass die Zucker-Kalkcultur durch Phenolphtalein beim Beginn der Versuche intensiv roth gefärbt worden war, und diese Färbung mehr und mehr verblasste.

Dasselbe Resultat wurde erhalten in entsprechenden Versuchen, in denen statt des Kalkes Magnesiumoxyd angewandt wurde, welches seiner geringen Schädlichkeit wegen bis zur Sättigung in der Zuckercultur gelöst wurde. Auch hier fand in der ersten Woche bei einem solchen Versuche im Licht Entstärkung statt, und es zeigte sich der Mangel der Zellhautbildung und des deutlichen Längenwachsthums. Noch schneller als beim Kalk beginnt aber die Assimilation, und bringt man zur Vermeidung derselben überschüssiges Magnesiumoxyd, das die jedesmal frei werdende Kohlensäure sofort bindet, in die Cultur, so tritt, wenn auch sehr langsam, eine Schädigung ein. Augenscheinlich muss Magnesiumoxyd etwas in die Zelle eindringen können, weil selbst in 20 % R-Zucker bei seiner Gegenwart, wenigstens bei vielen Protoplasten, die Plasmolyse vollständig zurückging. Solche Zellen können sich übrigens bis zu einem Monat in der betreffenden Cultur halten, ohne Stärkebildung zu zeigen. Die meisten Fäden gehen früher zu Grunde.

Aus den Versuchen ergibt sich so viel, dass bei den in Zucker cultivirten Zygnemen die Wachsthumsvorgänge von der Assimilation abhängen. Nun ist es von vornherein klar, dass diese Abhängigkeit nicht an dem Ernährungsprozess bez. der Stärkebildung an und für sich liegen kann. Denn Nahrungsmaterial ist in den ins Dunkle gebrachten Zygnemen anfangs überreichlich vorhanden, wie auch die lange Lebensdauer unter solchen Um-Überhaupt ist unter normalen Verhältnissen im Wasser ständen beweist. sowohl Zellhautbildung und Wachsthum wenigstens in der ersten Zeit vom Licht, speciell von der Assimilation, zweifelles unabhängig. Wenn also nach Plasmolyse in Zuckerlösung eine Abhängigkeit vom Licht sich bemerkbar macht, so kann das nur darin seinen Grund finden, dass insolge der Wasserentziehung in den Protoplasten gewisse Veränderungen hervorgerufen worden sind, die einen Stillstand des Wachsthums herbeiführen, und dass dann infolge der Assimilation im Lichte diese Veränderungen wieder rückgängig gemacht werden, so dass der normale, für das Wachsthum nothwendige Zustand wieder erreicht ist. Es fragt sich, worin diese Veranderungen bestehen? Denkbar ware es, dass bei der Assimilation neben dem Kohlehydrat noch etwa specifische Stoffe erzeugt würden, welche infolge der Plasmolyse unwirksam geworden waren. An und für sich schon unwahrscheinlich, lässt diese Ansicht sich auch als unberechtigt erweisen. Man wird doch jedenfalls behaupten können, dass, wenn Zygnemen 8-10 Wochen plasmolysirt im Dunkeln gelebt haben, die fraglichen Stoffe vollständig zerstört sein müssten. Jetzt versucht man dieselben Zygnemen langsam wieder

an reines Wasser zu gewöhnen. Allerdings konnte es trotz aller Sorgfalt nicht vermieden werden, dass die meisten Protoplasten dabei zu Grunde Indessen blieb immerhin eine Anzahl lebendig, und dieselben bildeten bei dem sehr allmählichen Rückgang ihrer Plasmolyse in verdünnterer Zuckerlösung im Dunkeln nicht selten eine neue Zellhaut, bevor sie ihre alte erreicht hatten. Es liegt also augenscheinlich an dem Grade der Wasserentziehung, oh die Wachsthumsvorgänge stattfinden oder nicht, und wir werden uns vorstellen müssen, dass durch die Assimilation die unmittelbare Folge der Plasmolyse, der Mangel an Wasser in dem Protoplasten. wieder gut gemacht wird. Ist diese Vorstellung richtig, so muss es auch - folgerte ich - möglich sein, diesen indirecten Einfluss des Lichtes durch andere Mittel zu ersetzen und die plasmolytischen Zygnemen auch im Dunkeln zum Wachsthum zu bringen. Unter dem Einfluss der Sachs-de Vries'schen Theorie vom Längenwachsthum suchte ich meine Absicht dadurch zu erreichen, dass ich den Zuckerculturen die verschiedensten Stoffe zufügte in der Hoffnung, einen zu finden, der eindringt und den Zellsaft osmotisch wirksamer macht. Solche Versuche wurden z. B. angestellt mit 16 % R-Zucker und Asparagin (0,4 %), Leucin, Tyrosin (0,2 %), Quercitrin, salpeters. Strychnin, chlorsaurem Cocain, Coffein (0,05 %), weinsaurem Ammoniak (0,1%), Chinasaure (0,1%), Knop'scher Nährlösung (0,05%), Eisenweinstein.

Ohne weiter hier auf den Einfluss dieser Substanzen einzugehen, will ich nur hervorheben, dass es mir gelang, in dem Eisenweinstein, welcher schon in früheren Arbeiten mir gute Dienste gethan hatte, den gesuchten Stoff zu finden. In 46 oder 20 % Rohrzucker mit 0,05-0,4 % des Eisenweinsteins verhielten sich die Zygnemen in den ersten Wochen nicht anders, als in reinen Zuckerculturen, wenn auch eine größere Anzahl Zellen zu Grunde ging und sich schwarz färbte. Allmählich wurde es aber unzweifelhaft, dass die Protoplasten sich in die Länge streckten, mit einer meist sehr zarten Zellhaut umgaben und, was mir immer für das beweisendste galt, auch die schraubenförmige Drehung wie bei Lichtculturen zeigten. höchste Lebensdauer, welche überhaupt bisher bei Zygnemen nach Abschluss des Lichtes beobachtet wurde, besaß eine kleine Anzahl Protoplasten in Zucker-Eisenweinstein, indem sie noch nach 5 Monaten lebten, frisch grun aussahen, Stärke besaßen und nicht einmal als Ruhezustände zu bezeichnen waren. Dabei war der betreffenden Cultur keine weitere Sorgfalt gewidmet; die Fäden waren die ersten 4 Monate unverändert in derselben Flüssigkeit geblieben. Es ist kaum zweifelhaft, dass es gelingen muss, bei geeigneter Ausarbeitung der Culturmethoden die chlorophyllhaltigen Zygnemen überhaupt vom Licht vollständig zu entwöhnen und sie zu saprophytischer Lebensweise zu gewöhnen 1).

¹⁾ Die ersten Versuche nach dieser Richtung, allerdings ohne bestimmten Erfolg,

Die Wirkung des Eisenweinsteins zu erklären ist eine sehr schwierige und vorläufig nicht gelöste Frage. Zu den Versuchen wurde der officinelle Eisenweinstein benutzt, dessen genaue chemische Natur¹) noch nicht ganz klar ist, der aber wahrscheinlich weinsaures Eisenoxydulkalium ist. Sehr möglich ist es, dass seine Wirksamkeit erst dann zu Tage tritt, wenn seine Zersetzung erfolgt ist, welche im Licht sehr viel schneller als im Dunkeln, aber schließlich auch hier geschieht. Dabei spielen augenscheinlich die lebenden Zellen eine Rolle, weil krystallinische Ausscheidungen²) an der Innenseite der Zellhaut, sogar in dieser selbst, bei den plasmolysirten Zygnemen auftreten, in Lichtculturen in größerer Menge als im Dunkeln. Was für Stoffe aber entstehen, welche von denselben für das Wachsthum im Dunkeln thätig sind, bin ich nicht im Stande anzugeben.

Bezüglich der Frage nach der Art der Wirksamkeit des Eisenweinsteins könnte man annehmen, dass die Substanz in geringer Menge in den Protoplasten eindringt und hier auf unbekanntem Wege die durch die Wasserentziehung hervorgerufene Veränderung, sei es in den Imbibitionsverhältnissen des Cytoplasmas, sei es hinsichtlich der endosmotischen Kraft des Zellsaftes, wieder rückgängig macht. Indessen die Beobachtung, dass nach mehrmonatlichem Aufenthalt im Dunkeln die lebenden Protoplasten noch Stärke besitzen, führt auf eine andere Annahme hin, welche überhaupt für das ganze Problem der Stoffwanderung vielleicht noch von Bedeutung sein wird. Der Eisenweinstein könnte eine Veränderung in der Permeabilität des Cytoplasmas bez. seiner Hautschicht bewirken, infolgedessen die vorher nicht diffusionsfähigen Stoffe in den Protoplasten gelangen können, also für unsern speciellen Fall der Zucker. De Vries 3) beobachtete an den isolirten Plasmavacuolen, dass nach Einwirkung von schädlichen Substanzen, z. B. Salzsäure, Ammoniak, Jod etc., die Vacuolenwände für andere vorher nicht eindringende Verbindungen, wie z. B. Salpeter, permeabel wurden. In diesen Versuchen handelt es sich nun ohne Zweifel, wie schon DE VRIES betont, um eine Giftwirkung, welche mit dem Tode endigt, und bei Anwendung des hier interessirenden Zuckers ist aus näher bei DE VRIES ausgeführten Gründen sogar eine Zunahme der Contraction beobachtet worden. Man könnte sich aber vorstellen, dass die pathologische Veränderung der Hautschicht zwar in ähnlicher Weise stattfindet, dass aber das Protoplasma nicht gleich abstirbt, sondern die eindringenden Substanzen noch verarbeiten kann. Auf diese Art erkläre ich mir die folgende Beobachtung. In

haben Loew und Boronv angestellt; vergl. die Arbeit »Die chemischen Kraftquellen im lebenden Protoplasma«. 2. Aufl. 4882. S. 56.

⁴⁾ BEILSTEIN, Organische Chemie. S. 637.

²⁾ Besonders enorme Massen davon zeigten sich in Spirogyren- und Cladophora-Zellen bei ihrer Cultur in 20% R-Zucker und 0,4 Eisenweinstein im Dunkeln.

³⁾ DE VRIES, Plasmolytische Studien. S. 566.

einer R-Zuckercultur (15%), welche im Dunkeln stand, waren nach 4 Wochen die Zygnemen entstärkt; nach 12 Wochen jedoch fanden sich eine ganze Anzahl Fäden, deren Protoplasten dicht voller Stärke waren. Hier musste Zucker eingedrungen sein, was auch daraus hervorging, dass an den betreffenden Zellen die Plasmolyse zurückgegangen war, übrigens ein klarer Beweis dafür, dass eine einfache Erhöhung des osmotischen Druckes im Zellsaft noch nicht nothwendig zum Wachsthum führt, wie es in Zucker-Eisenweinstein erfolgt war. Gegenüber allen anderen Versuchen mit reinen Zuckerlösungen musste bei jenen Zygnemen eine krankhafte Veränderung der Hautschicht angenommen werden, welche aber noch die Stärkebildung gestattete. In kurzer Zeit ging die ganze Cultur überhaupt zu Grunde. Die mitgetheilte Beobachtung in Verbindung mit der über den Einfluss des Eisenweinsteins veranlasste nun eine Untersuchung der angeregten Frage. ob es nicht möglich ist, den Eintritt von Zucker in den Protoplasten durch gewisse Substanzen zu bewirken und dabei das Leben selbst ungeschädigt zu erhalten. Zu den Versuchen wurden entstärkte Zygnemen benutzt. So wurde festgestellt, dass dieselben in 20 % R-Zucker und 0,4 Eisenweinstein in der That Stärke bildeten, während in reiner Zuckerlösung, ebenso in 0,4 Eisenweinstein dasselbe nicht geschah. Ferner wurde beobachtet, dass entstärkte Zygnemen in 20 % R-Zucker und 0,05 Knor'scher Nährlösung (außerdem 0,05 chromsaures Kali) eine große Anzahl Protoplasten viel Stärke erzeugten und auch Wachsthumserscheinungen darboten. Diese Versuche sind noch nicht abgeschlossen, und die gewonnenen Resultate entbehren der wünschenswerthen Sicherheit. Denn es zeigte sich hierbei eine so große Verschiedenheit bei den einzelnen Versuchen, in demselben Versuche bei den einzelnen Fäden, dass man nur sagen darf, es kann Zucker mit Hülfe anderer Stoffe in die Zellen eintreten, aber zugleich hängt der Eintritt noch von anderen unbekannten Verhältnissen ab. Die Zygnemen sind für die Entscheidung dieser Frage wohl nicht das beste Object; sie entstärken sich langsam, so dass man sie 10-12 Tage im Dunkeln halten muss. Dadurch werden sie kranklich und empfindlich und gehen leicht zu Grunde. Diese Verschiedenheit der Fäden war auch in dem Verhalten dem Glycerin gegenüber sehr merkbar. Bisher geht ausnahmslos diese Substanz in die Zellen, wie der Rückgang der Plasmolyse beweist. Zweifellos sind die Fäden fähig, aus dem Glycerin Stärke zu bilden, und trotzdem findet man in einem Versuch mit entstärkten Zygnemen in 5 % Glycerin nach 5 Wochen im Dunkeln neben Fäden mit riesigen Stärkemassen eine große Anzahl ohne Spuren davon. Ebenso war es in Versuchen mit Eisenweinstein, Knop'scher Nährlösung, und in einem Versuch mit entstärkten Zygnemen in 40 % R-Zucker und 0,05 Nührlösung habe ich nach einem Monat noch keine Neubildung von Stärke gesehen. Es muss also weiteren Untersuchungen überlassen werden, nachzuweisen, in welchem Umfang die Beeinflussung der Permeabilität des lebenden Plasmakörpers durch gewisse

Substanzen möglich ist, und welche Bedeutung dieser Vorgang für die Prozesse des Stoffwechsels und der Stoffwanderung gewinnen wird.

Diejenige Frage, von der wir ausgingen, wovon es herrührt, dass Zygnema C. nach Plasmolyse vorzugsweise nur im Licht, nicht im Dunkeln Wachsthumserscheinungen zeigt, lässt sich nun dahin beantworten, dass infolge der Assimilation, vielleicht mit Hülfe der dabei entstehenden Glycose 1), der durch die Plasmolyse hervorgerufene Wasserverlust wieder ersetzt wird und dadurch ein normaler Zustand in dem Protoplasten wiederhergestellt wird, welcher für das Wachsthum nothwendig ist. Denselben Einfluss wie der Assimilationsprozess hat verdünnter Eisenweinstein. Sicher entscheiden lässt es sich dagegen nicht, ob im Cytoplasma oder im Zellsaft der Wasserverlust bez. der Wasserersatz die Hauptrolle spielt. Der Zellsaft allein kann aus mehrfach angegebenen Gründen nicht dabei betheiligt sein; wir werden am einfachsten annehmen, dass gleichzeitig beide Theile des Protoplasten in Mitleidenschaft gezogen werden.

Während Mesocarpus und Spirogyra-Arten nach wenigen Versuchen sich wie Zygnema C. verhalten, sind andere unabhängiger vom Licht, d. h. der Wasserentziehung. Schon eine schmale, leicht contrahirbare Zygnema (D.) bildete im Dunkeln in 40 % R-Zucker reichlich neue Zellhaut. Ebenso entstand im Licht wie im Dunkeln die Zellhaut um die plasmolytischen Zellen von Cladophora, von Prothallien, Funaria, Elodea; während ein Wachsthum nicht beobachtet wurde, was aber nur für Cladophora allein bemerkenswerth ist, da die andern Pflanzen plasmolytisch überhaupt nicht wachsen.

Eine mittlere Stellung nehmen die Oedogonium-Arten ein. Einige derselben bilden im Dunkeln ebenso wie im Licht die neue Zellhaut, andere nur im Licht. Am eigenartigsten verhielt sich eine leider nicht bestimmte Art, bei welcher in 40 % Glycose im Dunkeln die meisten Protoplasten keine Zellhaut erzeugten, mit Ausnahme solcher, welche vorher in Schwärmsporen sich umwandelten. Dieser Prozess geht anscheinend in derselben Weise vor sich, wie bei normalen Zellen. Der plasmolytische Plasmakörper contrahirt sich noch ein wenig stärker, wird dunkelgrün, bildet einen farblosen, lichtbrechenden Mundfleck, der sich schnabelförmig verlängert, und an dem der wohl ausgebildete Cilienkranz sitzt. Indessen vermag die Schwärmspore in der Glycose nicht aus dem Zellraum herauszutreten, sie begnügt sich, eine Zeit lang sehr langsam auf der Stelle ein wenig hin und her zu schwanken und kommt bald zur Ruhe. Dabei stößt sie ihren Cilienkranz ab, der noch lange erhalten bleibt²), umhüllt sich mit

¹⁾ Dass die Glycose höchst wahrscheinlich überall im Pflanzenreich bei der Assimilation entsteht und aus ihr erst die Stärke, darauf hat Schimper hingewiesen; vergl. Bot. Zeitg. 1885. S. 787.

²⁾ Bei Vaucheria-Schwärmsporen sollen nach Strasburger die Cilien eingezogen werden; Zellbildung und Zelltheilung. 8. Aufl. S. 87.

einer Zellhaut und treibt auch an der Basis rhizoidähnliche Auswüchse. Ein weiteres Längenwachsthum trat aber nicht ein; vielmehr contrahirte sich die Zelle und bildete dementsprechend mehrere ineinander geschachtelte Zellhäute.

Nach der Darlegung der Erscheinungen, welche dieselben Zellen in den Zuckerlösungen bei sonst wechselnden äußeren Verhältnissen, andererseits verschiedene Pflanzenzellen bei den gleichen Umständen darbieten, erscheint es nothwendig, noch einen Blick auf den Einfluss der Zuckerlösung selbst zu werfen. Es wurde schon darauf hingewiesen, dass durch die Wasserentziehung von Seiten des Zuckers der Stoffwechselprozess, der osmotische Austausch zwischen Zellinnerem und Außenmedium, verlangsamt wird, dass jedoch dieses Moment wohl nicht allein genügt, den günstigen Einfluss der Zuckerlösung zu erklären, welcher selbst bei geringer Concentration von ihr ausgeübt wird, was schon von anderen Forschern 1) mehrfach benutzt worden ist. Der andere Gedanke, dass der Zucker zugleich als Nahrungsmaterial dient, konnte bisher nicht für normale Fälle sicher festgestellt werden, wenn auch die Annahme, dass trotzdem Zucker, wenn auch in äußerst geringer Menge, von der Zelle aufgenommen wird, nicht unwahrscheinlich ist. Vielleicht ließe sich die Frage auf einem andern Wege entscheiden, indem man nämlich sehr differente chemische Substanzen als äußeres Medium für die Pflanzenzellen anwendet. Meine eigenen Erfahrungen sind noch zu wenig ausgedehnt, um ein bestimmtes Urtheil zu gestatten. Am häufigsten wurde Rohrzucker und Glycose benutzt, beide wesentlich gleich wirkend mit kleinen Unterschieden (S. 549); im allgemeinen treten nach Plasmolyse die Wachsthumsvorgänge in Glycose etwas rascher und lebhafter ein, als im Rohrzucker, andererseits gehen in ersterer die Culturen leichter zu Grunde als in letzterem. Wie Rohrzucker verhalten sich Milchzucker (45 %) und Mannit (42 %); in beiden wurde Zellhautbildung und Wachsthum der contrahirten Zygnema-Protoplasten festgestellt. Von anderen organischen Stoffen ist nur noch Glycocoll (42 %) versucht, in welchem die Zygnemen, stark plasmolytisch, sich 3-4 Wochen am Licht lebend erhielten, aber weder Zellhäute bildeten, noch wuchsen. In Substanzen wie 20 % arabischem Gummi leben die Zygnemen beliebig lange, ohne überhaupt plasmolytisch zu werden. In allen Versuchen mit Salpeter, Chlornatrium gehen nach wenigen Tagen die Zygnemen zu Grunde, und das Gleiche hat auch de Vries bei seinen zahlreichen Versuchen beobachtet.

⁴⁾ Vergl. z. B. Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung. S. 101, 110; Lundström, Zelltheilung an lebendem Material. Just, Jahresbericht. 1880. VIII, 1. S. 18. Eine noch nicht gelöste Frage ist auch die Bedeutung der Zuckerlösung für das Wachsthum der Pollenschläuche, welche je nach der Pflanzenspecies eine so sehr verschiedene Concentration nöthig haben; Strasburger, Botanisches Practicum. 1884. S. 511.

Aus diesen, wenn auch spärlichen Thatsachen scheint hervorzugehen, dass nur in solchen Substanzen, welche zugleich einen Nährwerth besitzen, nach Plasmolyse die Wachsthumsvorgänge möglich sind, obwohl besonders in Lichtculturen derselbe eigentlich keine große Bedeutung haben kann. Möglicherweise spielen ganz andere noch unbekannte Einwirkungen des außeren Mediums eine Rolle.

In jedem Falle beruht die wesentlichste Wirkung der Zuckerlösung auf der Wasserentziehung des Cytoplasmakörpers. Dieser Eingriff ist ein verhältnismäßig sehr einfacher Prozess, von dem es aber ohne weiteres zu erwarten ist, dass seine Folgen verschieden sein werden, je nach dem Grade, in welchem er erfolgt. Wenn wir das Verhalten einer einzigen Form, wie der Zygnema C. ins Auge fassen, so sehen wir, dass, je nach der wechselnden Höhe der Concentration der Zuckerlösung, nicht bloß die Intensität der gesammten Lebenserscheinungen einer Zelle eine ungleiche ist. sondern dass auch die einzelnen Lebensfunctionen für sich durch denselben Grad der Concentration in verschiedenem Maße beeinflusst werden. Die allgemeinste, so zu sagen von äußeren Bedingungen unabhängigste Lebensfunction ist die Athmung, von der wir annehmen müssen, wenigstens es zu thun pflegen, dass sie stattfindet, so lange überhaupt noch Merkmale So wird sie, wenn auch nur äußerst des Lebens vorhanden sind. schwach, in jenen Zygnema-Zellen sich abspielen, welche 3-4 Tage in 50 % Rohrzucker sich noch lebend erhalten. Diejenige Function, welche in Bezug auf die Unabhängigkeit von der Concentration am nächsten der Athmung steht, ist die Stärkebildung, resp. die Assimilation, welche an ersterer allein bemessen wurde. Noch in 40 % R-Zucker muss dieselbe stattfinden, weil Zygnemen, die vorher in 20, dann in 40 % gebracht wurden, im Licht besonders massenhaft große Stärkekörner bildeten. Im Übrigen waren die Protoplasten vielfach eigenartig geformt, sie folgten nicht mehr dem Abrundungsstreben halbflüssiger Plasmamassen, sondern sahen aus wie erstarrte Amöben, welche aber unzweifelhaft lebend waren, wie das Aussehen der Gerbstoffbläschen, und die Fähigkeit, bei stärkerer Salzlösung sich noch etwas zu contrahiren, bewiesen. Erst bei 30 % R-Zucker treten deutliche Anfänge von Zellhautbildung und auch von Längenwachsthum auf. Bisher haben sich bei Zygnema C. diese beiden Functionen nicht sehr scharf trennen lassen, denn bei den einen Zellen ist die Zellhautbildung das erste, bei den anderen das Wachsthum. Doch fehlen speciellere Versuche, welche vielleicht auch zwischen den beiden Functionen eine verschiedene Abhängigkeit von der Wasserentziehung nachweisen. Bei 20 % schien mir die Zellhautbildung stets dem Wachsthum vorauszugehen. Je mehr wir von 30 %zu geringeren Goncentrationen herabgehen, desto lebhafter wird die Intensität iller der genannten Lebensprozesse sein. Erst bei 16 % finden sich, wenn auch sehr spärlich, die ersten Spuren der Theilung, welche bei 40 % schon näufiger, aber jedenfalls diejenige Function ist, welche am abhängigsten von G. KLEBS.

Concentration des äußeren Mediums so wie von anderen äußeren Bedingungen. wie z. B. dem Licht etc. erscheint. So entfaltet sich das Bild einer Stufenleiter der verschiedenen Lebensfunctionen, wenn wir sie ordnen nach ihrer Abhängigkeit von dem Grade der Wasserentziehung bez. des Wassergehaltes des Cytoplasmas. Während alle Versuche, morphologisch gesonderte Glieder in demselben zu erkennen, abgesehen von den Kern- und Chlorophyllkörpern, gescheitert sind, so können wir jetzt doch die physiologische Einheit, als welche eine lebende Zelle uns entgegentritt, zerlegen in die sie zusammensetzenden Theile, die einzelnen von einander gleichsam loslösen, und wir können einen Blick in das Raderwerk des Zellorganismus thun, dessen geheimste Triebfedern uns wohl noch lange verschlossen bleiben werden. Vergleichen wir nun die verschiedenartigsten Pflanzenzellen in ihrem Verhältnis zu einem ungefähr gleichen Grade der Concentration der Zuckerlösung, z. B. zu 20 %, so erhalten wir in gewisser Weise ein gleiches Resultat, d. h. es gelingt, die einzelnen Lebensfunctionen dadurch zu trennen, dass die Zellen je nach ihren Speciescharakteren nur die einen Functionen zeigen, die anderen dagegen nicht.

Eine Zelle aus dem Fruchtsleisch von Symphoricarpus lebt mehrere Wochen in der Zuckerlösung plasmolysirt, ohne weitere Veränderung als dass gewisse Stoffwechselprozesse, vorzugsweise Athmung, in ihr vor sich Eine Zelle eines Vallisneria-Blattes zeigt neben der Athmung im plasmolytischen Zustand auch Assimilation und Stärkebildung. Zu diesen Functionen tritt Zellhautbildung bei den Blattzellen von Elodea, von Funaria, es kommt hinzu Längenwachsthum bei Zygnema, schließlich Theilung bei Mesocarpus, bei Cladophora, ja bei letzteren auch Zweigbildung, während bei Oedogonium zwar kein Wachsthum, aber Theilung und Schwärmsporenbildung sich ereignen kann. Zugleich scheint aus dieser Mannigfaltigkeit in dem Verhalten der Pflanzenarten die allgemeine Regel hervorzugehen, dass, eine je höhere Stelle dieselben im Entwickelungsgange des Pflanzenreiches einnehmen, um so mehr die nach der Plasmolyse sich noch abspielenden Lebensfunctionen sich verringern, bis vielleicht bei den höchsten Pflanzen nur die Athmung übrig bleibt. Reihenfolge, in welcher die Functionen nach einander schwinden, entspricht im wesentlichen jener Reihenfolge, in welcher sie bei derselben Pflanze wie Zygnema mit Zunahme der Wasserentziehung ebenfalls schwinden. Bei den niedrigen Pflanzen sind die einzelnen Functionen der Zelle schärfer von einander geschieden und gesondert, man kann sogar von einem gewissen Standpunkt aus sagen, dass sie sehr hoch organisirt sind, wenn man die Höhe nach dem Maßstabe der Gliederung bemisst. Je höher wir im Pflanzensystem uns erheben, desto inniger wird der Zusammenhang aller Functionen, ebenso wie derjenige aller Zellen ein und derselben Pflanze; das Einzelne verliert an Individualität, um einem höheren Ganzen zu dienen.

Das bisher vorliegende Beobachtungsmaterial ist noch ein zu spärliches, um auf diese Betrachtungen, so verlockend es auch erscheint, sich ihnen hinzugeben, schon näher einzugehen. Es sollte hiermit nur der Hinweis gemacht werden, dass ein großes Gebiet für weitere Untersuchungen sich eröffnet. Denn es wird sich nicht bloß darum handeln, möglichst verschiedene Pflanzen auf ihr Verhalten nach Eintritt der Plasmolyse und nach dem Grade derselben zu prüfen, sondern, was wichtiger ist, die Ursachen aufzudecken, warum bei derselben Pflanze die eine Function möglich, die andere es nicht ist, und experimentell die Bedingungen herzustellen, mit welchen die Pflanzenzellen gezwungen werden, auch die anscheinend nicht möglichen Functionen zur Ausführung zu bringen.

IV. Über den Einfluss des Kernes in der Zelle. 1)

Die moderne Histologie in Botanik und Zoologie hat sich mit sehr großem Eifer der Erforschung des Zellkernes gewidmet, und zahllose Arbeiten sind darüber erschienen. Als das Hauptergebnis dieser Forschungen können wir die Thatsache ansehen, dass abgesehen von einigen niederen Organismen überall in den pflanzlichen und thierischen Zellen mindestens ein Zellkern vorhanden ist, und ferner, dass dieser bei der Theilung bestimmte, wesentlich gleich verlaufende Formveränderungen durchmacht. Zugleich hat sich die durch zahlreiche Beobachtungen gestützte Anschauung entwickelt, sogar schon als eine Art Dogma geltend gemacht, dass der Kern niemals durch Neubildung, sondern nur durch Theilung eines schon vorhandenen Mutterkernes hervorgehe.²)

Die Frage dagegen nach der physiologischen Function des Kernes ist völlig ungelöst, überhaupt kaum in Angriff genommen, und nur unbestimmte Vermuthungen sind aufgestellt worden. Auch die neueren Untersuchungen über die bedeutungsvolle Rolle des Zellkerns für die geschlechtliche Befruchtung im Thier- und Pflanzenreich haben mehr zu geistreichen anregenden Speculationen, als zu einer wirklichen Aufklärung geführt, und die letztere ist nur möglich auf physiologischem Wege. Den ersten Anfang zu einer experimentellen Behandlung der Frage haben die

⁴⁾ Dieses Capitel ist in wenig veränderter Form bereits im Biologischen Centralblatt 1887 erschienen.

²⁾ Henking hat von zoologischer Seite sich gegen die Gültigkeit dieses Dogmas gewendet und behauptet, dass eine Neubildung von Kernen besonders bei thierischen Eiern eine allgemeinere Erscheinung sei. Indessen kann die von ihm angewandte Methode nie einen direkten unwiderleglichen Beweis liefern, und ein solcher wäre doch gegenüber so zahlreichen Beobachtungen über die Theilung des Kernes zum Sturze des Dogmas nothwendig. Henking, Untersuchungen über die Entwickelung der Phalangiden. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. XLV. 4886.

Zoologen Nussbaum¹) und gleich darauf Gruner²) gemacht, indem sie künstliche Theilungsversuche bei Infusorien anstellten. Ihre Beobachtungen stimmen der Hauptsache nach darin überein, dass nur diejenigen Theilstücke der Infusorienzelle, welche einen Kern oder wenigstens ein Stück eines solchen besitzen, fähig sind, sich zu einer normalen Zelle zu regeneriren, während die kernlosen Stücke das nicht vermögen, wohl sich noch bewegen können, aber nach wenigen Tagen zu Grunde gehen. Schon früher hatte Grußer übrigens eine Mittheilung gemacht, welche die Rolle des Kernes viel weniger bedeutungsvoll erscheinen ließ, insofern aus derselben hervorging, dass kernlose Exemplare von Actinophrys Sol vorkommen, welche trotz des Kernmangels sich bewegen, ernähren, sogar wachsen. Eine ausführlichere Bestätigung dieser sehr auffallenden Beobachtung würde wohl nicht unerwünscht sein. ³)

Auf botanischem Gebiete liegt nur eine kurze Notiz von Schmitz 4) vor. welche angiebt, dass diejenigen herausgedrückten Plasmaballen von Valonia und Siphonocladus, welche eine Zellhaut gebildet hatten, mindestens einen Kern besaßen, während die kernlosen Stücke stets zu Grunde So gunstig die Siphoneen, speciell die Vaucheria-Arten wegen ihrer großen Regenerationsfähigkeit für künstliche Theilungsversuche sind. so bietet für die Frage nach der Rolle des Kerns sich die große Schwierigkeit dar wegen der außerordentlichen Kleinheit derselben, infolge dessen ein negativer Befund keinen sicheren Schluss erlaubt. Nach dieser Hinsicht erwiesen sich Zygnemen und Spirogyren als ausgezeichnete Objekte, weil der Kern ganz leicht jeden Augenblick sichtbar gemacht werden kann, und derselbe überdies in der Zelle nur in der Einzahl vorhanden ist. Zygnema-Arten ist es mir bisher nie gelungen, in einer Zelle mehr als einen Kern zu beobachten, selbst in jenen nicht, welche in 5 % Glycerin oder 6 % R-Zucker eine anormale Länge erreicht hatten, während Zellen von Spirogyra orthospira nicht selten 2 Kerne enthalten 5). Unter dem Faden-

⁴⁾ Nussbaum, Über spontane und künstliche Theilung. Sitzber. d. Niederrhein. Ges. Bonn 4884; ausführlicher in: Über die Theilbarkeit der lebendigen Materie. Archiv f. mikrosk. Anat. XXVI. 4886.

²⁾ GRUBER, Über künstliche Theilung bei Infusorien. I. Biolog. Centralblatt. IV. 1885; II. ebenda. V. 1886; id. Zur Physiologie und Biologie der Protozoen. Ber. d. naturf. Gesellsch. Freiburg. I, 2. 1886.

³⁾ GRUBER, Über die Einflusslosigkeit des Kerns auf die Bewegung, die Ernährung und das Wachsthum einzelliger Thiere. Biolog. Centralblatt. III. S. 584. Die Behauptung GRUBER'S, dass das kernlose Individuum auch wächst, ist nicht direct nachgewiesen, sondern nur aus dem Dasein eines einzigen auffallend großen kernlosen Stückes erschlossen worden, und das genügt wohl nicht für eine so wichtige Behauptung.

⁴⁾ SCHMITZ, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschrift. Halle 1879. S. 305.

⁵⁾ Schon Nägeli hat an dieser Art bisweilen 2 Zellkerne in einer Zelle beobachtet, in: Nägeli und Cramer, Pflanzenphysiol. Unters. I. 1885. S. 43.

gemenge von Zygnema C. an einer einzigen Localität fanden sich besonders langgestreckte schmälere Fäden, die vielleicht eine besondere Art vorstellen, und eben solche zeigten sich bei einer selbständigen Form, welche der Zygnema C. sehr nahe stand, deren Fäden aber viel schmäler und länger waren und durch eigenthümliche, von sehr dicken Querwänden herrührende Zellstoffringe von Strecke zu Strecke unterbrochen waren; ich will sie als Zyanema C. 1 kurz bezeichnen. Bei diesen Zygnemen geschah es nun häufig, dass infolge der Wasserentziehung in concentrirter Zuckerlösung (16-20 %) der lang cylindrische Protoplast in zwei Hälften zerfiel, eine schon häufiger bei anderen Zellen beschriebene Erscheinung, welche Berthold 1) treffend erklärt hat. Diese Hälften (vgl. Taf. VI, Fig. 32) sind anscheinend an Größe und Aussehen einander vollkommen gleich und zeigen nur den bedeutungsvollen Unterschied, dass die eine Hälfte den einzigen Zellkern, die andere keinen solchen besitzt. In dem weiteren Verhalten der Zygnemen, welche in den Zuckerculturen am Licht standen, ergab sich sehr bald eine vollständig durchgreifende Verschiedenheit beider Zell-Das kernhaltige Stück umgab sich mit neuer Zellhaut, theilte seinen Chlorophyllkörper, und fing dann auch an, in die Länge zu wachsen, und nahm bisweilen dabei eine spiralige Form an (Taf. VI, Fig. 26). Allerdings ist das Wachsthum nicht ein so ausgiebiges wie das der ungetheilten Protoplasten; bisweilen hörte es bald ganz auf, und das Protoplasma contrahirte sich successive und bildete theils ringsum, theils an bevorzugten Stellen neue Zellwandschichten (Taf. V, Fig. 12 n).

Diese Beobachtungen stimmen also in ihrem Resultat mit den von Nussbaum und Gruber gemachten darin überein, dass ein kernhaltiges Theilstück die ganze Zelle wieder herstellen kann. Wichtiger erscheint vorläufig für die Frage nach der Rolle des Kernes das Verhalten der kernlosen Zellstücke. Denn aus der Regeneration des kernhaltigen ergiebt sich nichts weiter, als was sonst schon aus anderen Thatsachen erschlossen war, dass nämlich der Kern ein höchst wichtiges Glied des Zellorganismus ist; andererseits bleiben die Verhältnisse in der regenerirten Zelle so verwickelt und unauflöslich, dass wir nicht vorwarts dringen Die kernlosen Stücke müssen uns dagegen zeigen, welche Lebensfunktionen in jedem Falle von dem Zellkern unabhängig sind. Bei den bisherigen Versuchen mit Infusorien sind die kernlosen Stücke in wenigen Tagen zu Grunde gegangen. Bei den Zygnemen erhalten sich dieselben bis zu 6 Wochen lebendig. Es ist zweifellos, dass während dieser Zeit gewisse Stoffwechselprozesse vor sich gehen, vor allem Athmung. Am klarsten bewiesen wurde es durch zarte Spirogyren (wahrscheinlich Weberi), welche bei Plasmolyse in 3 - 6 Stücke zerfielen, die während des Aufenthalts im Dunkeln sich alle entstärkten, gleichviel ob sie einen Kern be-

⁴⁾ BERTHOLD, Studien etc. S. 89.

saßen oder nicht. Vor allem bedeutungsvoll ist aber die Thatsache, dass die kernlosen Zellstücke fähig sind, im Licht zu assimiliren und Stärke zu bilden. Die vorher entstärkten Spirogyren, die durch Zucker plasmolytisch gemacht worden waren, wurden ans Licht gestellt. Selbst die kleinsten Theilstücke, welche von dem einzigen Chlorophyllband nur einen Fetzen miterhalten hatten, erfüllten sich im Licht mit Stärke. Es trat sogar eine bemerkenswerthe Correlationserscheinung auf, insofern die kernlosen Stücke sehr viel reichlicher Stärke bildeten als die von der gleichen Zelle abstammenden kernhaltigen Stücke. Bei den Zygnemen bestand schließlich die kernlose Zellhälfte fast ganz aus sehr großen Stärkekörnern, wie sie sich sonst bei den Zygnemen nur im Ruhezustande einfinden. Bei den Spirogyren wurde das ganze Chlorophyllband der kernlosen Hälfte dicht von Stärke durchlagert (Taf. VI, Fig. 9 0).

Diese Aufsammlung des Nährmaterials von Seiten der kernlosen Zellstücke ist von vornherein sehr verständlich, da dieselben außer für den geringen Bedarf, den die Erhaltung des Lebens, die Athmung fordert, in ihren sonstigen Lebensfunctionen sehr beschränkt sind. Denn bisher gelang es niemals nachzuweisen, dass die kernlosen Zellstücke eine Zellhaut um sich zu bilden fähig sind, weder bei Zygnema, noch Spirogyra, noch Oedogonium. Die Abhängigkeit der Zellhautbildung von dem Vorhandensein des Zellkernes ging auch sehr klar aus jenen Fällen hervor, in denen der Protoplast sich nicht vollständig in zwei Hälften trennte, diese vielmehr durch ein ganz schmales kurzes Verbindungstück im Zusammenhange blieben. Sowie dasselbe vorhanden war, bildete sich um die kernlose Hälfte genau ebenso Zellhaut, wie um die kernhaltige, und beide wurden an dem Isthmus durch Zellhaut verbunden (Taf. VI, Fig. 7; die Zelle rechts, während die links liegende Zelle vollständig zertheilt war, und infolge dessen nur um die eine Hälfte sich Zellhaut ausgebildet hatte). Ebenso auffallend war dieselbe Erscheinung auch bei den Oedogonien zu sehen, bei welchen, wie früher bemerkt, anfänglich nach Eintritt der Plasmolyse Plasmablasen ausgestoßen wurden. Trennten sich dieselben ganzlich von dem Protoplasten, so erhielten sie sich wohl noch einige Zeit, gingen schließlich stets zu Grunde. Diejenigen, welche mit dem Plasmakörper in Verbindung blieben und sei es auch nur mit einem ganz engen Loche, umkleideten sich dagegen mit einer Zellhaut (Taf. VI, Fig. 37). Es konnte dann allerdings sich ereignen, dass bei der Anlage der nächsten Zellwandschicht von Seiten des Protoplasten das Loch verschlossen wurde, so dass die Blase isolirt und zu Grunde gerichtet wurde (Taf. VI, Fig. 34).

Wie die Zellhautbildung, so hängt auch das Wachsthum von dem Dasein des Kernes ab. Die kernlosen Zellstücke zeigten niemals eine Andeutung von Längenwachsthum, sondern blieben bei Zygnema vollständig kuglig, und wenn sie vielleicht ein wenig an Gesammtvolumen zuzunehmen schienen, so erklärt sich das wohl ausreichend durch das große in ihnen aufgespei-

cherte Stärkematerial. Wenn der Zuckerlösung Congoroth zugefügt worden war, so traten die geschilderten Unterschiede der kernlosen und kernhaltigen Zellhälften überraschend hervor, die ersteren kuglig, dunkelgrün, grobkörnig, nackt, die letzteren in die Länge gestreckt, hellgrün, mit rother Zellhaut umkleidet (Taf. V, Fig. 12). Bisher ist es nicht gelungen, die kernlosen Stücke länger als 4—6 Wochen am Licht lebend zu erhalten, aber es ist auch noch nicht speciell versucht worden. Die Ueberführung aus Zucker in reines Wasser gelang nicht, weil in diesem Falle das kernhaltige Stück so lebhaft zu wachsen begann, dass es die kernlose Schwesterhälfte, selbst wenn sie sich lebend erhielt, einfach zerdrückte.

Wenn man den Zellkern mit einem analogen Zellorgan von bekannter physiologischer Function, den Chlorophyllkörpern, vergleicht und beachtet, dass von den niedersten bis höchsten Pflanzenklassen die Function dieselbe bleibt, so wird man von vornherein der Ansicht zuneigen, dass auch der Kern überall ein und dieselbe Bedeutung im Leben der Zelle besitze. Indessen selbst bei meinen noch sehr eng begrenzten Beobachtungen bestätigte sich nicht diese Voraussetzung. Genauer geprüft wurden außer den genannten Algen die Blattzellen von Funaria hygrometrica. Die basalen Zellen des Moosblattes sind lang gestreckt, so dass der Protoplast bei Plasmolyse in 20-25 % R-Zucker in zwei, häufig sehr ungleich große Stücke zerfällt. Nur die kernhaltigen umgeben sich mit neuer Zellhaut, sie allein auch vermögen im Licht zu assimiliren und Stärke zu bilden. Die kernlosen Zellstücke sind dagegen nicht mehr dessen fähig. Vielmehr verathmen sie auch im Licht die in ihren Chlorophyllkörpern vor der Plasmolyse abgelagerte Stärke und werden ganz hellgrün, homogen, während der kernhaltige Schwestertheil sich mit den Stärkekörnern anfüllt (Taf. V, Fig. 43). Auch erscheinen die kernlosen Zellstücke in dem Cytoplasma etwas verändert, insofern dasselbe heller, durchsichtiger, freier an Körnchen geworden ist; im übrigen halten sie sich bis 6 Wochen lang vollständig lebend, und es wäre wohl möglich, dass doch eine schwache Assimilation stattfindet, welche nur zu keiner Stärkebildung führt. Das Vorhandensein bez. der Mangel des Kerns lässt sich leicht durch Reagentien, meistens schon durch Jod nachweisen.

Bei Funaria steht also auch die Stärkebildung in irgend einem Zusammenhange mit der Existenz des Zellkernes, und diese Thatsache stützt die von Schimper 1) für die höheren Pflanzen ausgesprochene Anschauung, dass die Chlorophyllkörper derselben eine engere Beziehung zu dem Zellkern haben. Bei dem Vergleich des Verhaltens von Zygnemen, Spirogyren, andererseits von Funaria drängt sich der Gedanke auf, dass die bei den

⁴⁾ Schimper, Untersuchungen über die Chlorophyllkörper. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. XVI. 1885. S. 206; Sch. beschränkt vorzugsweise diese Abhüngigkeit der Stärkebildung vom Kern auf die nicht assimilirenden Zellen.

ersteren vorhandenen Pyrenoide die Wirkung des Zellkernes bei der letzteren Pflanze zu ersetzen fähig wären, so dass die von Schmitz¹) erwähnte Ansicht, nach welcher eine gewisse chemische Analogie zwischen Pyrenoiden und Zellkernen herrsche, möglicherweise einen richtigen Gedanken enthält. Für die Entscheidung der Fragen müsste man andere Algen ohne Pyrenoide untersuchen, was bisher nicht geschehen ist; die zunächst liegende Vaucheria ist wegen des Mangels eines kenntlichen Assimilationsproduktes und der schwierigen Sichtbarkeit der Zellkerne kaum als Versuchsmaterial zu gebrauchen.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen ergiebt sich vorläufig nichts, was das Dunkel, welches über der physiologischen Rolle des Kerns schwebt, erhellte, da die bloße Thatsache, dass nur bei seiner Gegenwart das Ganze einer Zelle aus einem ihrer Theilstücke wieder hergestellt werden kann, dass ferner Zellhautbildung, Wachsthum davon abhängig ist, nicht weiter zu erklären ist, da die verbindende Kette von Erscheinungen zwischen Kernthätigkeit und Cytoplasmathätigkeit unbekannt ist. Aus der relativ langen Lebensdauer der kernlosen Theilstücke, aus ihrer Fähigkeit, bei Zygnemen, Spirogyren zu assimiliren, Stärke zu bilden, folgt aber, dass jene in neuerer Zeit mehrfach aufgetauchte Meinung nicht allgemein richtig sein kann, dass der Kern den nothwendigen Mittelpunkt darstellt, von dem aus alle Lebensprozesse geleitet werden, wie von einem Gehirn aus. Der Kern wird eine ganz specifisch physiologische Function spielen, und dieselbe braucht nicht einmal in allen Zellen die gleiche zu sein, wie schon der Unterschied von Algen und dem Moose klar genug beweist.

Wenn die Gruber'sche Beobachtung richtig ist, dass die kernlosen Individuen von Actinophrys Sol. selbst wachsthumsfähig sind, so offenbart sich auch in der Abhängigkeit der einzelnen Lebensfunctionen vom Kern wie in derjenigen von dem Grade der Wasserentziehung nach Plasmolyse eine immer enger werdende Verknüpfung aller Lebensprozesse, wenn wir von den niedrig organisirten Wesen zu den höheren heraufsteigen. Für die weitere Forschung wird es auch hier nöthig sein, solche künstliche Theilungsversuche an andern Pflanzenzellen zu machen, besonders bei den kernlosen Zellstücken den Einfluss des Kernes durch bekannte Bedingungen zu ersetzen und dadurch einen Einblick in seine Thätigkeit zu gewinnen.

⁴⁾ Schmitz, Die Chromatophoren der Algen. 1882. S. 169; Schimper 1. c. S. 84 spricht sich gegen die Ansicht von Schmitz aus, dass die Pyrenoide in chemischer Beziehung der Chromatinsubstanz vergleichbar wären, und hat darin wohl Recht, weil wir von beiden noch sehr wenig wissen, um einen solchen Vergleich fruchtbringend zu machen.

V. Über Chlorophyllkörper und Gerbstoffbläschen.

Bei Gelegenheit der vorhergehenden Untersuchungen sind mehr beiläufig einige wenige Beobachtungen über die Clorophyllkörper und die Gerbstoffbläschen gemacht worden, welche hier angefügt werden mögen.

Die Chlorophyllkörper sind durch die Arbeiten von Schimper 1), Schmitz, MEYER wieder in den Vordergrund des Interesses getreten, da sie sich als dem Kern analoge, selbständige Zellorgane erweisen, sich wie dieser durch Zweitheilung vermehren. Auf Bau und Function gehe ich nicht weiter ein, es soll nur auf einige Veränderungen aufmerksam gemacht werden, die an den Chlorophyllkörpern infolge bestimmter äußerer Verhältnisse bemerkbar werden. Im allgemeinen sind die beiden bekannten sternförmigen Chlorophyllkörper von Zygnema um so reicher und schöner ausgebildet, je lebhafter alle Lebensthätigkeiten im Gange sind, so besonders in 5% Glycerin. sei es im Licht, sei es im Dunkeln (vergl. S. 544). Hier sprossen zahllose grune Strahlen nach allen Richtungen von dem Mittelstück ab, einzelne schwellen an der Spitze an zu rundlichen, bisweilen sternförmigen Stücken, welche selbständig neue Stärkeheerde erzeugen²). Je ungünstiger die außeren Verhältnisse sind, um so compacter, weniger gegliedert erscheinen die Chlorophyllkörper; sie werden zu rundlichen dicken Massen in der ersten Zeit nach Plasmolyse und später wieder nach Aufhören der Wachsthumserscheinungen in der Zuckerlösung. Schließlich kann jeder Chlorophyllkörper zu einer Kugel werden, welche größtentheils nur aus Stärke besteht, so z. B. in Cultur von R-Zucker und 0,05 chromsaurem Kali. Die größte Veränderung erleiden sie aber bei langsamer Verhungerung nach Lichtabschluss; sie fließen schließlich beide zusammen zu einer dunnen peripherischen rundlichen Scheibe (Taf. VI, Fig. 22). Sehr starke Veränderungen gehen auch an den Spiralbändern von Spirogyra orthospira3) vor sich, welche sich im Dunkeln sehr stark verkurzen zu ganz unregelmäßig geformten, fein runzlig aussehenden Klumpen, an welchen aber, soweit ich bisher gesehen, bis zum letzten Moment des Lebens durch Reagentien die Pyrenoide sich nachweisen lassen. Besondere Formveränderungen sind blasenförmige Anschwellungen, die vereinzelt bei den Chlorophyllkörpern von Zygnemen in Culturen von 0,4 saurem chromsaurem Kali, bei Spirogyren4) in 10 % R-Zucker und 0,05 Knop'scher Nährlösung sich zeigen. Eine bemerkenswerthe Lageänderung

¹⁾ Vergl. die ausführliche Monographie von Schimper, Untersuchungen über die Chlorophyllkörper. Pringsmeim's Jahrb. XVI. 1885.

²⁾ SCHMITZ, Über die Chromatophoren. S. 74.

³⁾ Vergl. darüber auch Famintzin, Wirkung des Lichtes. Pringsheim's Jahrb. Bd.VI. S. 39; Loew und Bokorny, Die Kraftquelle des Lebens. S. 64; Pringsheim, Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunction. Pringsheim's Jahrb. XII. S. 357.

⁴⁾ Ähnliche blasige Bildungen an den Chlorophyllbändern hat Pringsheim beobachtet; 1. c. S. 306. Taf. XXII, Fig. 4.

der Chlorophyllkörper bei Zygnema beobachtet man bei verschiedenen Culturen, z. B. in 40 % Glycerin, bei sehr langem Aufenthalt in 0,4 Congoroth. Die beiden Chlorophyllkörper wandern aus der Längsachse in die Diagonale der Zelle, den Kern mit sich ziehend.

In den Dunkelculturen von Zygnema erhält sich selbst nach 5 Monaten der Chlorophyllfarbstoff frisch, so lange überhaupt das Leben währt. Anders verhalten sich die scheibenförmigen Chlorophyllkörper von Elodea canadensis. Junge, etwas etiolirte Triebe wurden bei einer durchschnittlichen Temperatur von 28° im Dunkeln in Wasser cultivirt. Neben der sehr starken Verringerung des Protoplasmas war die auffälligste Erscheinung, dass die Chlorophyllkörper degenerirten, indem sie kleiner und kleiner wurden, ihre gelblichgrüne Farbe verloren und schließlich zu ganz kleinen rothen Punktchen sich veränderten, welche gewöhnlich zu kleinen Häufchen in dem noch lebhafte Bewegung zeigenden Plasma sich ansammelten. Der Kern solcher Zellen war anscheinend unverändert.

Eine ganz entsprechende Degeneration der Chlorophyllkörper wird in Zuckerlösung von 46—20 % erreicht mit Zusatz von 0,05 chromsaurem Kali bei gewöhnlicher Zimmertemperatur. Schon in den ersten Wochen der Cultur beginnt die Verkleinerung der grünen Scheiben und die Umwandlung ihrer Farbe, so dass auch hier die Chlorophyllkörper zu ganz kleinen rothen Partikelchen werden, welche meist noch ein Stärkekorn mit sich schleppen (vergl. Taf. V, Fig. 46, a normale Chlorophyllkörper, b degenerirte nach 6 Wochen der Cultur). Sonst ist die Zelle normal; sie hat eine neue zarte Zellhaut gebildet, besitzt reichliches, strömendes, körniges Protoplasma und einen durch seine Lichtbrechung auffallenden Kern, welcher in manchen Fällen unzweifelhaft anormal angeschwollen erscheint. Diese Veränderungen der plasmolytischen Blattzellen von Elodea gehen im Licht ebenso wie im Dunkeln vor sich, im ersteren höchstens etwas schneller.

Sehr ähnliche Vorgänge ereignen sich auch in den Blattzellen von Funaria hygrometrica, wenn sie in 20-25 % R-Zucker und 0,05 chromsaurem Kali cultivirt werden. Die normalen Blattzellen besitzen scheibenförmige Chlorophyllkörper und, um das hier gleich anzufügen, auch eine eigenartige Struktur des Protoplasmas, insofern stark lichtbrechende, in verschiedener Weise hin und her gebogene Plasmastränge den Zellsaft durchziehen, welche von den gewohnlichen Plasmafaden wohl zu unterscheiden sind; sie bilden manchmal einen verwickelten Knäuel. Culturen mit Zucker-chromsaurem Kali gehen sehr bald Veränderungen in dem Protoplasma vor sich. Die Chlorophyllkorper verkleinern sich und werden zu kleinen röthlichen Punkten (vergl. Taf. VI, Fig. 29, Taf. V, Fig. 8), die Plasmastränge treten mit großer Schärfe hervor, entweder den Zellsaft durchsetzend und zu einem sehr regelmäßigen Netzwerk vereinigt (Taf. VI, Fig. 27), oder im peripherischen Plasma zu einem dichten Streifensystem zusammengedrängt. An den Strängen sitzen Körner, welche, je länger die Cultur andauert, immer mehr und mehr an Zahl zunehmen und schließlich die ganze Zelle erfüllen, so dass sie ein tief bräunliches Aussehen gewinnt. Eine sehr häufige Erscheinung ist die intensiv rothbraune Färbung der Zellhaut, welche übrigens bei den verschiedenartigsten Culturen Platz greift.

Diese Umänderungen des Zellinhaltes bei Funaria sind die Folgen des Zusatzes des chromsauren Kalis, denn in reiner Zuckerlösung tritt vor allem die Degeneration der Chlorophyllkörper nach 8 Wochen nicht ein. Licht übt keinen Einfluss dabei aus. Wenn man nun solche Funaria-Blätter, deren Zellen stark reducirte Chlorophyllkörper besitzen, wieder allmählich an reines Wasser gewöhnt, so bleibt die größte Anzahl der Zellen lebend, an denen man gleichzeitig in demselben Blatt alle möglichen Grade der Rückbildung beobachten kann. In Zellen mit schon gelbroth gefärbten Chlorophyllkörpern wurden die letzteren wieder grün, und ohne zuvor ihre normale Größe erreicht zu haben, theilten sie sich, so dass der Unterschied gegenüber normalen Zellen noch immer ein sehr auffallender war, um so mehr, als auch das Plasma außerordentlich reich an Körnern war (Taf. V, Fig. 7). Dagegen in jenen Zellen, in denen die Chlorophyllkörper schon zu ganz kleinen rothen Pünktchen reducirt waren, habe ich bisher eine Regeneration 1) nicht mehr beobachtet; diese Zellen hielten sich jedoch, ebenso wie in Zuckerlösung, so auch in Wasser mehrere Wochen lebendig. Einzelne Zellen übrigens machen den geschilderten Degenerationsprozess in Zucker-Kalichromat nicht durch; die Chlorophyllkörper gestalten sich zu ölartig glänzenden grünen Kugeln. Besonders häufig, aber nicht ausnahmslos, trat eine solche Veränderung in den kernlosen Stücken hervor, während in den kernhaltigen derselben Zelle die Chlorophyllkörper roth und sehr klein geworden waren.

Die Beobachtungen bei Elodea und Funaria weisen darauf hin, dass es möglich ist, gewisse Zellen ihrer wichtigen Ernährungsorgane so gut wie vollständig zu berauben, ohne dass das Leben zunächst gefährdet erscheint. Es wird darauf ankommen, ausgedehntere Versuche anzustellen, um solche Zellen weiter lebensfähig und lebensthätig zu erhalten und so auf einem anderen Wege den schon früher angeregten Gedanken zur Ausführung zu bringen, die chlorophyllhaltigen Zellen zu saprophytischer Lebensweise zu zwingen.

Ein Zellbestandtheil, der speciell für einige Conjugaten, namentlich die Zygnema-Arten charakteristisch ist, besteht in den Gerbstoffblüschen, welche von Pringsheim²) als solche für Mesocarpus erkannt, deren nähere Beschaffen-

¹⁾ Pringsheim hat durch intensives Sonnenlicht in lebenden Zellen einzelne Chlorophyllkörper vollständig entfärbt und beobachtete keine Regeneration des Farbstoffes. Allerdings war aber wohl die Grundmasse dabei abgestorben; 1. c. S. 347.

²⁾ Pringsheim 1. c. S. 355; er nimmt eine direkte Erzeugung der Bläschen durch das Chlorophyllband an, was jedenfalls nicht bewiesen und überhaupt unwahrscheinlich ist.

heit von Pfeffer 1) behandelt wurde. Nach den Untersuchungen des Letzteren finden sich in den Bläschen zweierlei Bestandtheile, Gerbstoff²) und ein schleimartiger, möglicherweise auch eiweißartiger Stoff, auf dessen Eigenschaft wohl die Verquellungserscheinungen beruhen, welche bei dem Tode der Zelle sich einstellen. Bei den Zygnemen sind solche Gerbstoffbläschen in sehr großer Menge vorhanden im peripherischen Plasmaschlauch rings um den Kern auf der ganzen Obersläche der Chlorophyllkörper 3). Was für eine physiologische Bedeutung diese Bläschen besitzen, hat sich bisher leider nicht erkennen lassen. Schon Pfeffer beobachtete, dass sie jedenfalls in den Stoffwechsel nicht eingreifen, da sie sich im Dunkeln bis zuletzt erhalten. Jedoch scheint die Menge der Bläschen bei langsamer Verhungerung etwas abzunehmen; vor allem aber zeigt sich die charakteristische Erscheinung, dass sie sich immer in einzelnen Gruppen anordnen, welche weit von einander getrennt sind (Taf. VI, Fig. 22). Das auffälligste Verhalten der Gerbstoffbläschen besteht in ihrem Heraustreten aus dem Plasma bei Einwirkung äußerer Bedingungen. In meiner früheren Arbeit4) habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass bei Cultur der Zygnema C. in Eisenweinstein an der Innenseite der Zellhaut körnige schwarze Massen hervortreten. Ich möchte jetzt die damals ausgesprochene Meinung, dass der Eisenweinstein die Ursache der Ausscheidung ist, nicht als bewiesen ansehen deshalb, weil auch bei Zygnema C. wie bei Spirogyra aus unbekannten Gründen solche Ausscheidung auch in gewöhnlichen Wasserculturen Dagegen ist es unzweifelhaft, dass durch die Einlagerung von Eisen-, Blei-, Aluminiumverbindungen in die Gallertscheide eine sehr vermehrte Ausscheidung bewirkt wird. Auch noch auf anderem Wege lässt sich eine solche veranlassen. Bei der Cultur von Zygnema in 12 % Glycocoll trat bei einer Anzahl der contrahirten und sich sonst nicht weiter verändernden Protoplasten eine massenhafte Auswanderung der Gerbstoffbläschen ein, so dass das Cytoplasma fast vollständig frei davon wurde und um dasselbe eine körnige, verquollene, schleimartige Hülle entstand. Hier folgte bald darauf der Tod des Protoplasten.

Ein ähnliches sehr intensives Austreten der Bläschen ohne direkt schädlichen Einfluss gelingt sehr häufig, wenn auch nicht ausnahmslos, bei Zygnema C. zu veranlassen. Die Zygnemen, welche mehrere Wochen resp. Monate in 12 % Rohrzucker cultivirt waren, wurden sehr schnell aus ihrer Lösung an reines Wasser gewöhnt, oder auch direkt darin übertragen. In beiden Fällen erfolgte bei den zahlreichen Zellen, welche den Uebergang

⁴⁾ Preffer, Über Aufnahme von Anilinfarben. Tübinger Unters. II. S. 235.

²⁾ Über den Gerbstoffgehalt von Zygnemen vergl. auch Loew und Bokorny, Die chemische Kraftquelle. S. 42; Zygnema enthält danach einen eisenbläuenden Gerbstoff und einen andern dem Morin nahestehenden.

³⁾ Prefren 1. c. Taf. II, Fig. 9, 40.

⁴⁾ Kless I. c. Tübinger Unters. II. S. 372.

erlebten, die massenhafte Ausscheidung der Gerbstoffbläschen, welche zu einzelnen rothbraunen Klumpen sich an der Innenseite der neuen Zellhaut ansetzten (vergl. Taf. VI, Fig. 16 nach erneuter Plasmolyse). In Eisenweinstein wurden diese Klumpen ganz schwarz. Unzweifelhaft muss bei dem Heraustreten der Bläschen eine chemische Veränderung vor sich gehen, da sie in unlösliche Verbindungen übergeführt werden; doch ist nicht klar einzusehen, warum sie sich so fest der Zellhaut anlegen. Ebenso sind auch die inneren Ursachen unbekannt, infolge deren auf bestimmte äußere Einwirkung hin die Ausscheidung erfolgt, und nur Möglichkeiten lassen sich angeben. Diese Gerbstoff bläschen befinden sich in der peripherischen Schicht des Plasmas jedenfalls dicht an der äußeren Begrenzung der Hautschicht. Nun ist es eine sehr allgemeine Erscheinung, dass in den Zuckerculturen von Zugnema bei erneuter Plasmolyse, besonders in dem ersten nackten Stadium der Protoplasten, so häufig schon Gerbstoffbläschen rein mechanisch herausgepresst werden. So könnte ja auch eine kleine Contraction des Zellkörpers im normalen Zustand, z. B. bei Anlage einer neuen Zellhautschicht, eine locale Ausscheidung der Gerbstoffbläschen nach sich ziehen. Im Ganzen wird man aber immer das Austreten als eine pathologische Erscheinung auffassen, welche vielleicht damit zusammenhängt, dass überhaupt im kranklichen Zustand, besonders im Hungerstadium, einmal die Gerbstoffbläschen sich zu Gruppen ansammeln, ferner das Cytoplasma an der Zellhaut an gewissen Stellen sehr fest adhärirt. Dieses beobachtet man bei Plasmolyse stark ausgehungerter Zellen.

Früher 1) habe ich den Gedanken ausgesprochen, dass möglicherweise die Gerbstoffbläschen bei der Bildung der Gallertscheide betheiligt sind. Eine genügende Begründung kann ich dieser Ansicht nicht geben. Vielleicht spricht dafür die eigenartige schleimartige Hülle, welche in Zuckerculturen bei Lichtabschluss um viele Protoplasten von Zygnema beobachtet worden ist und welche große Ähnlichkeit mit der in Glycocoll so reichlich auftretenden Hülle besitzt. Der schleimartige Bestandtheil der Gerbstoffbläschen könnte die Hülle bilden, während der Gerbstoff weggelöst bez. in der Zellhaut fixirt wird. Doch sind das alles Vermuthungen, welche ich nur anführe, um späteren Untersuchungen eine gewisse Richtung anzugeben.

Zusammenfassung.

Die Wichtigsten Ergebnisse der vorliegenden Abhandlung sind folgende.
Die Zellen verschiedenartigster Pflanzen sind fähig, nach Loslösung des
Cytoplasmas von der Zellwand infolge Wasserentziehung durch 16-20 %
R-Zucker neue Zellhaut zu bilden. Dies wurde beobachtet bei Zygnema-,
Spirogyra-, Mesocarpus-, Oedogonium-, Vaucheria-Arten, bei Chaetophora,

²⁾ KLEBS l. c. S. 372.

Stigeoclonium, Cladophora, bei den Blattzellen von Funaria hygrometrica, den Prothallien von Gymnogramme spec., den Blättern von Elodea canadensis.

Die Neubildung der Zellhaut nach Plasmolyse zeigten bisher nicht die Desmidiaceen, Diatomeen, die Prothallien anderer Farne, z. B. von Ceratopteris, die Zellen von Vallisneria spiralis, Lemna minor, des Fruchtsleisches von Symphoricarpus racemosa.

Die nach Plasmolyse gebildete Zellhaut erscheint entweder als eine normale, dünne, scharf umgrenzte Haut, so bei Funaria, Elodea, oder als eine sehr weiche wasserreiche Masse, welche je nach den Umständen mehr oder weniger deutlich geschichtet ist, so besonders bei Zygnema. Zahlreiche Zellhautschichten entstehen auch bei Oedogonium und Cladophora.

Die erste Entstehung der Zellhaut verläuft bei den an geöffneten Vaucheria-Schläuchen hervortretenden Plasmamassen bei Gegenwart von 1 % R-Zucker und Congoroth in der Weise, dass eine allmählich sich ausbreitende Rothfärbung der peripherischen Schicht sich bemerkbar macht, bis eine deutliche Sonderung der rothen Zellhaut vom Plasma eintritt. Die Bildung derselben kann sehr ungleichmäßig an demselben Plasmaballen erfolgen. Stets bildet sich die neue Zellhaut nur um jenes Plasma, welches durch die Verwundung seine unmittelbare Berührung mit der alten Zellhaut verloren hat. Die Umwandlung von dünneren und dickeren Plasmafäden in Zellhautsubstanz, welche zwei von einander infolge der Verwundung sonst getrennte Plasmamassen verbinden, spricht sehr für die Hypothese von Schmitz und Strasburger, nach welcher die Zellhaut ein direktes Produkt der peripherischen Plasmaschicht ist.

Dieselbe, als sog. »Hautschicht« bezeichnet, kann kein selbständiges Organ vorstellen, vergleichbar dem Kern und den Chlorophyllkörpern, vor allem aber kein besonderes Zellhaut bildendes Organ, wie de Vries meint. Hautschicht und nach ihr Zellhaut entsteht um jeden beliebigen Plasmaballen, sowie nur die allgemeinen Bedingungen der Membranbildung erfüllt sind.

Die Frage nach dem Wachsthum der pflanzlichen Zellhaut, ob durch Apposition oder Intussusception, ist noch ungelöst. Am besten gestützt, in einigen Fällen bewiesen ist die Appositionslehre für das Dickenwachsthum.

Vaucheria mit ausgesprochenem Flächenwachsthum der Zellhaut an der Fadenspitze wächst in 40 % R-Zucker zweifellos durch Apposition neuer Zellhautkappen und Sprengung der nächst älteren. Solche Sprengungen lassen sich auch an in Wasser oder Luft wachsenden Vaucheria-Spitzen nachweisen, höchst wahrscheinlich geht das Wachsthum der Zellhaut in derselben Weise vor sich, nur dass die ganze Zellhautkappe stärker gedehnt wird.

Das Dickenwachsthum von Zygnema geht durch Apposition neuer Zellhautschichten vor sich. An schwarzen fixirten Marken an der Innenseite der jungsten lässt sich die Auflagerung der nächsten bemerken und das

allmähliche Herausschieben der älteren nach außen. Bei Verhinderung des Flächenwachsthums durch Cultur der Zygnemen in Congoroth, das in der Zellwand sich einlagert, findet sehr lebhaftes Dickenwachsthum statt. Die neuen, von der alten Zellwand verschiedenen, von ihr stets leicht zu trennenden Zellhautschichten sind durch Auflagerung entstanden.

Das Flächenwachsthum bei Zygnema kommt neben der Anlagerung neuer Zellhautschichten durch eine passive Dehnung der älteren zu Stande, welche schließlich zu einer Sprengung derselben führt, die besonders in lebhaft wachsenden Culturen in 1-5 % Glycerin nachweisbar sind. Doch ist es nicht wahrscheinlich, dass die bloße Dehnfahigkeit der Zellhautschichten ausreicht, die bis zur Sprengung sehr starke Dehnung zu erklären. Zygnemen, deren Protoplasten in Zuckerlösung neue Zellhäute gebildet hatten, wurden in Wasser übergeführt, wobei die Protoplasten sich ausdehnten und sich an die neue Zellhaut mehr oder weniger anlegten. dem weiteren Wachsthum zeigte sich die Dehnfähigkeit der alten Zellhaut als sehr gering; sie wurde stets sehr bald deutlich gesprengt, in manchen Fällen in der Weise, dass die Protoplasten den Fadenzusammenhang behielten, indem die Fetzen der alten Zellwand in Verbindung blieben mit der neuen, ein klar veranschaulichendes Beispiel, wie ein Längenwachsthum eines Algenfadens durch Apposition neuer Zellwandschichten und Dehnung und Sprengung der alten erfolgen kann. Man ist schon bei den normalen Fäden von Zygnema gezwungen anzunehmen, dass das lebende Protoplasma einen Einfluss auf die Zellhaut in der Weise ausübt, dass dieselbe dehnfähiger wird. Dieser Einfluss tritt besonders bei Cladophora hervor, deren Protoplasten nach Plasmolyse neue Zellhaut bilden, durch Wachsthum sie an die alte anlegen und, ohne dieselbe zu sprengen, bei der Zweigbildung sehr stark ausdehnen. Hier lässt sich direkt die dabei eintretende Veränderung der alten Zellhaut beobachten.

Neben der Zellhautbildung tritt nach Plasmolyse in Zuckerlösung auch Längenwachsthum ein, aber nur bei gewissen Algen, wie Zygnema-, Mesocarpus-, Spirogyra-Arten, Conferva spec., Cladophora fracta. Kein Wachsthum zeigen Oedogonium-Arten, Zellen von Farnprothallien, Blätter von Funaria, Elodea.

Bei Zygnema kann der erste Anfang des Längenwachsthums, die Längsstreckung, vor sich gehen, bevor eine Zellhaut gebildet worden, bevor also ein deutlicher Turgor vorhanden ist. Der Mangel der Zellhaut lässt sich am besten erweisen in Zucker-Congoroth. Dabei wird es bemerkbar, dass an der Mitte der nicht wachsenden Seitenwände zuerst allein Zellhaut auftritt, während die wachsenden Enden frei davon sind. — Die in Zucker wachsenden Protoplasten nehmen mannigfache abnorme Gestaltungen an; besonders häufig ist eine schraubenförmig gedrehte Gestalt, die zum Theil darauf zurückzuführen ist, dass die Querwände des alten Zellraums der

Längsausdehnung Widerstand entgegensetzen, zum Theil also auf innerer Ursachen beruht, wie jene Fälle erweisen, wo ein solcher Widerstand nicht vorhanden ist.

Bei längerer Cultur der Zygnemen in 40 % Glycose sprengen die Protoplasten in verschiedener Weise die alte Zellhaut, wobei neben dem mechanischen Zuge auch eine chemische Veränderung derselben wirksam zu sein scheint. Nicht so häufig findet das Austreten bei Rohrzuckerculturen statt. Schließlich gehen alle Protoplasten in einen Ruhezustand über.

Wenn die Zygnemen aus dem Zucker in Wasser übergeführt werden, so beginnen sie lebhaft zu wachsen, sprengen die alte Zellhaut und wachsen zu Fäden heran, welche in ihrem Breitendurchmesser stets schmäler sind, als die Fäden, von denen die Cultur ausgegangen ist. Eine Theilung findet bei Zygnema G. in 46 % Zucker nur selten statt, häufiger bei 40 %, besonders bei einer schmalen Art. Mesocarpus-Arten theilen sich sehr leicht nach Plasmolyse in 40 % R-Zucker.

Bei Verhinderung des Längenwachsthums durch Einlagerung von Congoroth kann es bei den in Zucker mit neuer Zellhaut umkleideten Protoplasten von Zygnemen vorkommen, dass dieselben sich ohne Kerntheilung in 7 oder mehrere Stücke durchschnüren und in dem Maße, wie die Einschnürung erfolgt, neue Zellhautschichten bilden.

Oedogonium-Arten zeigen nach Plasmolyse zwar kein Längenwachsthum, wohl aber Theilung; dieselbe verläuft in vereinfachter Weise durch Bildung einer allmählich von der Peripherie nach innen vordringenden Querwand ohne Ringbildung. Nur bisweilen sind Andeutungen der letzteren vorhanden.

Geradezu lebhafter als im normalen Zustande theilen sich die in 20 % Zucker cultivirten Zellen von Cladophora fracta. Selbst ganz alte Zellen theilen sich und bilden neue Zweige.

Eine besondere Beforderung der Theilungsthätigkeit bei Verlangsamung des Wachsthums machte sich bei Euastrum verrucosum bemerkbar in 40 % Rohrzucker. Die durch Theilung entstehenden Individuen theilten sich sofort weiter, bevor sie ausgewachsen waren, infolge dessen ganz abnorme Zellbildungen zu Stande kommen.

Bezüglich der Wachsthumsursachen existirt bisher keine dieselben erklärende Theorie; die von Sachs-de Vries vertheidigte Auffassung über Bedeutung des Turgor beim Längenwachsthum kann nicht aufrecht erhalten bleiben. Der Turgor ist überhaupt keine Ursache des Wachsthums, sondern nur für den speciellen Fall der mit fester Zellwand umkleideten Pflanzenzelle eine wichtige Bedingung für dasselbe. Die Wachsthumsursachen liegen in unbekannten Verhältnissen des Protoplasmas. Die bloße Zunahme des endosmotischen Druckes im Zellsaft kann auch nur als eine und nicht als die wesentlichste Ursache angesehen werden.

Die Vorgänge der Zellhautbildung, des Wachsthums von Zygnema C. nach Plasmolyse finden hauptsächlich nur dann statt, wenn die Zucker-culturen im Licht stehen. Im Dunkeln wachsen die Zygnemen unter den Umständen nicht, erhalten sich aber bis zu mehreren Monaten lebendig. Dabei sind sie gewöhnlich nicht fähig, den Zucker aufzunehmen und Stärke zu bilden.

Das Licht erscheint nothwendig, weil die Wachsthumsvorgänge von der Assimilationsthätigkeit abhängen. Dabei ist die Bildung organischer Substanz zunächst an und für sich gleichgültig. Wesentlich ist, dass in Folge der Assimilation die durch Plasmolyse veränderten physikalischen Bedingungen besonders bezüglich des Wassergehaltes des Protoplasmas wieder in normaler Weise hergestellt werden.

Der Einfluss des Lichtes resp. der Assimilation lässt sich ersetzen durch den Zusatz von 0,05 — 0,4 Eisenweinstein. Dann geht auch im Dunkeln in den Zuckerculturen Zellhautbildung und Wachsthum vor sich.

Dabei muss zugleich eine Zuckeraufnahme und Stärkebildung eintreten, und die Wirkung des Eisenweinsteins muss man sich so vorstellen, dass derselbe die Hautschicht des Protoplasmas für den Durchtritt von Zucker permeabler macht.

Glycerin ist eine Substanz, welche in lebende Zygnema-Zellen direkt eintritt. In 10 — 20 % findet anfangs Plasmolyse statt, welche aber durch allmähliche Aufnahme des Glycerins zurückgeht, bis der normale Zustand erreicht ist. In 5 % Glycerin bleiben die Zygnemen im Dunkeln viele Wochen hindurch frisch lebendig. Entstärkte Fäden bilden aus Glycerin Stärke.

Cladophora fracta, einige Oedogonium-Arten, Farnprothallien, Blätter von Funaria, Elodea bilden nach Plasmolyse auch im Dunkeln Zellhaut.

Eine Theilung nach Plasmolyse wurde an Dunkelculturen bisher niemals beobachtet.

Die Wachsthumsvorgänge nach Plasmolyse treten nach den bisherigen Erfahrungen hauptsächlich in einigen organischen Substanzen auf, wie Trauben-Rohrzucker, Milchzucker, Mannit, dagegen nicht in Glycocoll, Salpeter, Chlornatrium.

Die physiologische Rolle der Zellkerne ist bisher unbekannt. Kernlose Zellstücke von Zygnema, Spirogyra halten sich in der Zuckerlösung bis 6 Wochen hindurch lebendig und bilden sehr reichlich Stärke im Licht, wachsen aber weder in die Länge, noch bilden sie Zellhaut. Die kernhaltigen Zellstücke können die ganze Zelle wieder herstellen.

Kernlose Zellstücke von Funaria hygrometrica bleiben mehrere Wochen lebensfähig, verbrauchen die in ihnen vorher aufgesammelte Stärke, sind aber nicht mehr fähig, neue Stärke im Licht zu bilden.

In Zuckerculturen von Elodea und Funaria bei Zusatz von 0,4 chromsaurem Kali findet bei sonst ungestörten Lebensverhältnissen eine vollständige Degeneration der Chlorophyllkörper statt, die schließlich zu kleinen, rothen Punkten werden.

Tübingen, März 1887. 1)

Figurenerklärung.

Die Vergrößerung der Figuren ist durch die eingeklammerten Zahlen angegeben.

Tafel V.

- Fig. 4. (376) Vaucheria spec.; Zweig in 10% Rohrzucker aus einem Fadenstück erwachsen, das infolge Zerschneidens in 1% R-Zucker und Congoroth sich mit einer neuen Zellhaut umgeben hatte.
 - 2. (230) Vaucheria; das durch den Schnitt geöffnete Ende eines Fadens; die herausgequollene Plasmamasse ist im Begriff, eine neue Zellhaut zu bilden, die aber noch nicht vollständig ist; in 4% R-Zucker und Congoroth.
- 3. (564) Vaucheria; ein Fadenende wie in 2; Zellhaut nur an einer kleinen Stelle gebildet; an der andern hat eine Plasmablase sich hervorgestülpt, an deren Basis durch Zusammenfluss von Körnchen eine neue Zellhaut entsteht; in 1% Zucker und Congoroth.
- 4. (230) Vaucheria; durch Zerstückelung getrennte Plasmamassen durch neu gebildete, aus den vorher vorhandenen Plasmafäden entstandene Zellhautmasse vereinigt; in 1% R-Zucker und Congoroth.
- 5. (230) Vaucheria; frei herausgetretener Plasmaballen in 1% R-Zucker und Congoroth mit neuer Zellhaut umgeben.
- 6. (230) Vaucheria; frei herausgetretener Plasmaballen in 1 % R-Zucker und Congo roth mit breiter neuer Zellwandmasse umgeben.
- 7. (564) Funaria hygrometrica; Zelle eines Blattes, das seit 24/XII. 86 in 20% R Zucker und 0,05 chromsaurem Kali im Dunkeln cultivirt wurde; vom 2/I. 8' an wurde es allmählich an verdünntere Lösungen gewöhnt, am 14/I. in Wasser gebracht; gezeichnet am 31/I. 1887.
- 8. (564) Funaria hygrometrica; Zelle eines Blattes, das seit 2/I. 87 in 12,5% R-Zucker und 9,5 Glycose, ferner 0,05 chromsaurem Kali im Dunkeln cultivirt wurde; gezeichnet am 21/I. 87.
- .9. (376) Spirogyra spec. seit 7/XII. 86 in 20% R-Zucker und Congoroth hell cultivirt; gez. am 14/I. 87; o = kernlose, n = kernhaltige Hälfte der Zelle.
- 10. (376) Zygnema C. seit 14/I. 87 in 16% R-Zucker und Congoroth hell cultivirt; gez. am 16/II. 87.
- 11. (376) Zygnema D. seit 24/XII. 85 in 10% Glycose im Licht cultivirt; gez. am 1/I. 86.
- 12. (376) Zygnema C. 14 Tage in 0,05 Congoroth, dann am 2/1. 86 in 10 % Glycose im Licht cultivirt; gez. am 11/1. 86; o = kernlose, n = kernhaltige Halfte der Zelle.

⁴⁾ Die nach diesem Termin erschienenen Arbeiten konnten nicht mehr berücksichtigt werden.

- Fig. 13. (376) Funaria hygrometrica; Zelle eines Blattes, welches seit 24/XII. 86 dunkel in Wasser, am 24/I. 87 in 25% R-Zucker im Licht cultivirt worden war; gez. am 2/II. 87; o = kernlose, n = kernhaltige Hälfte der Zelle.
 - 14. (376) Zygnema C. seit 17/II. 87 in 16% R-Zucker, 0,005 Weinstein, 0,05 Congoroth; gez. am 20/II. 87.
 - 15. (376) Zygnema C. wie in 14 am 21/II. 87.
 - 16. (830) Elodea canadensis; a Chlorophyllkörper aus einer normalen Blattzelle, b dieselben aus der Zelle eines Blattes, welches seit 29/I. 87 in 16% R-Zucker und 0,05 chromsaurem Kali im Dunkeln cultivirt worden war; gez. am 1/III. 87.

Tafel VI.

- Fig. 1. (376) Vaucheria spec.; ein Zweigende in Wasser mit lebhafter Zellhautbildung nach Aufhören des Wachsthums.
- 2. (376) Vaucheria; ein Fadenende mit deutlich sichtbaren Sprengungen der Zellhaut.
- 3. (564) Vaucheria: ein Fadenende mit deutlicher Sprengung der letzten Zellhautschicht und Hervortreten der eben gebildeten.
- 4. (230) Zygnema C. seit 6/XII. 85 in 10% R-Zucker hell; gez. am 23/I. 86.
- 5. (376) Zygnema C. seit 13/X. 86 in 10% Glycose hell; gez. am 16/X. 86.
- 6. (230) Zygnema C. seit 24/XII. 85 in 10% Glycose hell; ein aus der alten Zellwand herausgetretener Protoplast; gez. am 18/II. 86.
- 7. (280) Zygnema Ci seit 16/XII. 86 in 20% R-Zucker hell; gez. am 19/I. 87.
- 8. (230) Zygnema C. seit 10/X. 86 in 12 % R-Zucker; am 13/XI. in einen Thoncylinder und diesen in ein Gefäß mit 5 % R-Zucker gestellt, am 20/XI. mit Wasser gefüllt; am 24/XI. wurde die Zygnema direct in Wasser gebracht; gez. am 15/XII. 86.
- 9. (230) Spirogyra spec. seit 24/XI. 86 in 10% R-Zucker mit Congoroth hell; gez. am 24/XII. 86.
- 10. (230) Mesocarpus spec. seit 21/I. 87 in 10% R-Zucker; gez. am 23/II. 87.
- 11. (230) Mesocarpus spec. seit 1/XII. 86 in 10% Glycose hell; gez. am 4/I. 87.
- 12. (230) Zygnema C. seit 16/XII. 85 in 10% Glycose hell; gez. am 29/XII. 85, die neugebildete Zellhaut nicht mitgezeichnet; die in der einen Zelle scheinbar getrennten Stücke des alten Protoplasten hängen mit einander sehr wahrscheinlich zusammen.
- 13. (240) Euastrum verrucosum; 2 abnorme Exemplare, durch Theilung unreifer Tochterzellen in Zuckerlösung (aus 10% allmählich verdünnt) gebildet.
- 14. (230) Zygnema C. seit 6/XII. 85 in 10% R-Zucker hell; gez. am 29/XII. 85.
- 45. (876) Zygnema C. seit 7/XII. 86 in 20% R-Zucker und Congoroth hell; gez. am 44/I. 87.
- 46. (376) Zygnema C. seit 40/X. in 42% R-Zucker, seit 47/XI. in reinem Wasser mit conc. Salpeterlösung plasmolysirt; an der Innenseite der im Zucker neugebildeten Zellhaut zahlreiche ausgeschiedene Gerbstoffbläschen.
- 47. (230) Zygnema C. seit 43/X. 86 in 0,02 Congoroth; gez. am 22/II. 87; s = neu-gebildete Zellhautmasse.
- 48. (376) Zygnema C. seit 43/X. 86 in 40 % Glycose hell; am 47/X. mit conc. Salpeterlösung plasmolysirt.
- 49. (376) Zygnema C. wie in Fig. 47; nach Plasmolyse mit Salpeterlösung; s = die neugebildete, deutlich geschichtete Zellwandmasse.
- 20. (376) Zygnema C. seit 8/X. 86 in 10% Glycose hell; gez. am 22/X. 86.
- 21. (564) Zygnema C. seit 10/X. 86 in 12% R-Zucker hell; gez. am 17/X. 86, die alte Zellhaut nicht mitgezeichnet.

am 21/XII. 86.

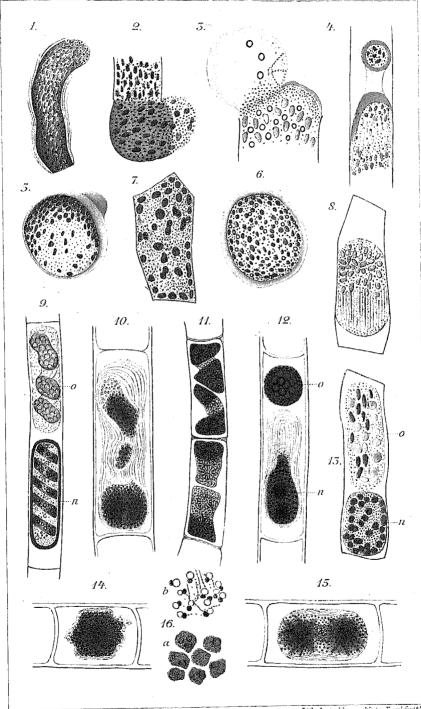
Fig.	22.	(376)	Zygnema C. seit 4 Wochen im Dunkeln in Wasser.
-	23.	(876)	Zygnema C. seit 17/II. 87 in 16% R-Zucker und 0,005 Weinstein hell; am 20/II. 87.
-	24.		Zygnema C. seit 24/XII. 85 in 10% Glycose hell; gez. am 18/II. 86.
_	25.	(376)	Zygnema C. seit 6/XII. 85 in 10% R-Zucker; gez. am 16/XII. 85.
-	26.	(376)	Zygnema C. seit 16/XII. 85 in 10% Glycose; gez. am 4/I. 86; o = kern-
			, $n =$ kernhaltige Hälfte der Zelle.
	27.		Funaria hygrometrica; Zelle eines Blattes, das seit 2/I. 87 in 12,5% R-Zucker
			9,5 Glycose, ferner 0,05 chromsaurem Kali dunkel cultivirt worden war; am 24/1.87.
			Zygnema C. seit 43/X. 86 in 40% Glycose hell; gez. am 44/XI. 86.
	29.		Funaria hygrometrica; Zellen eines Blattes, das seit 24/XII. 86 in 20% R-
	,		ker und 0,05 chromsaurem Kali dunkel cultivirt worden war; am $2/I$. 87 neuem plasmolysirt durch Salpeterlösung; $s =$ neue Zellhautschichten.
-	30.	(376)	Elodea canadensis; Zellen eines vorher etiolirten Blattes seit 10/X. in 15%
			ucker hell; am 19/X. 86 durch conc. Salpeterlösung plasmolysirt; $s =$
,			e Zellhaut.
-	34.	(564)	Oedogonium spec. seit 2/II. 86 in 15% R-Zucker hell; gez. am 18/II. 86.
	3 2 . ′	(376)	Zygnema spec. 20 Stunden in 10% Glycose.
			Oedogonium spec. seit 8/VII. 86 in 10% R-Zucker hell; gez. am 13/VII. 86.
			Oedogonium spec. seit 10/X. 86 in 12% R-Zucker hell; gez. am 4/I. 87.
			Oedogonium spec. seit 2/II. 86 in 15% R-Zucker hell; gez. am 18/II. 86.
	36.	(564)	Oedogonium spec. seit 10/X. 86 in 12% R-Zucker; vom 4/XII. bis 12/XII. 86

Inhaltsverzeichnis.

- 37. (564) Oedogonium spec. seit 10/X. 86 in 12% R-Zucker hell; gez. am 4/I. 87.

allmählich an verdünntere Lösungen gewöhnt; am 12/XII. in Wasser; gez.

					Seite
	Einleitung	•			489
l.	Über die Zellhaut		• •	. ,	492
	1) Kritische Vorbetrachtungen	. •			492
	2) Die künstliche Neubildung der Zellhaut				500
	3) Die erste Entstehung der Zellhaut	•	• .	•	506
	4) Das Wachsthum der Zellhaut				512
	a) Das Längenwachsthum bei Vaucheria	•			512
	b) Das Zellhautwachsthum bei Zygnema				
II.	Über Wachsthum und Theilung	•		• .•	525
III.	Über die Abhängigkeit der Zellhaut-Stärkebildung und des Wachst	thu	ms	vo m	
	Licht und von außeren Culturbedingungen				537
ĺ۷.	Über den Einfluss des Kernes in der Zelle				554
v.	Über Chlorophyllkörper und Gerbstoffbläschen				557
	Zusammenfassung	•			564
1				1	



Georg Klebs del.

Lith Anst v. Worner a Winter, Frankfurt M.

Georg Klebs acl.

