

# DAS VERHALTEN DER SPIROGYRA-CHLOROPLASTEN BEI ZENTRIFUGIERUNG

VON KONRAD EIBL

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien)

Mit 17 Textfiguren

Eingegangen am 1. März 1939

Spirogyren sind seit Mottier (1899) immer wieder zentrifugiert worden, das auffälligste Kennzeichen der Zentrifugierung war stets die Verlagerung des schraubigen Chloroplasten. Man hat mit dieser dankbaren Methode sehr Verschiedenes erreicht. Van Wisselingh (1909) gelang es, durch Schleuderung von in Teilung befindlichen *Spirogyra*-Zellen Tochterzellen zu erhalten, die entweder kernlos und chromatophorenfrei waren, oder solche, die mehr oder weniger große Chromatophorenstücke besaßen, aber keinen Kern hatten, schließlich solche, die zwei Kerne enthielten. Damit konnte er den Einfluß des Kernes auf Zellwachstum, Zellteilung und Membranbildung, auf Chromatophorenwachstum und Stärkeassimilation untersuchen. Die Tatsache, daß die Plastiden bei der Zentrifugierung an den zentrifugalen Pol verlagert und dort zusammengeschoben werden, erlaubt es, auf ihr höheres spezifisches Gewicht zu schließen im Vergleich zum Zellsaft, was besonders dann zum Ausdruck kommt, wenn der Stärkegehalt der Chromatophoren ein hoher ist. Ausführliche Untersuchungen darüber liegen von Andrews (1903, 1915) vor; er fand nur in den Chromatophoren von *Caltha palustris* eine Ausnahme, die bei der Schleuderung zentripetal bewegt werden. A. Meyer (1920, 421 ff.) richtete seine besondere Aufmerksamkeit auf die Durcheinandermischung des Cytoplasmas, die notwendigerweise bei jeder Schleuderung erfolgt. Aus der beliebigen Mischbarkeit der einzelnen Plasmateile untereinander schloß er auf eine „physiologische Homogenität“ des Cytoplasmas. Außerdem eignet sich nach Meyer (S. 430) der äußerst dünne Plasmabelag, der nach Zentrifugierung von *Spirogyra* an den zentripetalen Teilen zurückbleibt, gut für die ultramikroskopische Untersuchung. Die Zentrifugierungsmethode hat Weber auf botanischem Gebiete für Viskositätsmessungen des lebenden Cytoplasmas nutzbar gemacht. Weber schloß (1921) aus der leichten Zentrifugierbarkeit der *Spirogyra*-Chromatophoren nach vorsichtiger Ätherbehandlung auf eine Viskositätsverminderung des Cytoplasmas. Ein Erstarren des Cytoplasmas, bzw. seiner äußeren Schichte nach Einwirkung von Al-Salzen konnte ebenfalls mit Hilfe der Schleuderung an Spirogyren nachgewiesen werden (Seücs 1913, Weber 1924 b). Nach ebendenselben Verfahren stellte Weber (1924 a) fest, daß bei kopulierenden Spirogyren die Cytoplasma-viskosität ansteigt (vgl. auch Lloyd 1926). Northen (1938) hat kürzlich

*Spirogyra*-Proben zentrifugiert, um damit die Frage der Elastizität des Protoplasmas zu untersuchen. (Über die Zentrifugierungsmethode vergleiche man auch Weber 1924c, Küster 1924.)

Um so verwunderlicher ist es daher, daß diese Methode zur Untersuchung der physikalischen Eigenschaften der Plastiden selbst fast nie angewendet wurde. Weber (1921) sagt zwar, das Chloroplastenband dürfe „wohl keine zu feste Konsistenz besitzen, sonst wäre ein Zusammenschleudern auf einen «Haufen», der gar keine normalen Umrisse mehr erkennen läßt, nicht möglich“. Gieckhorn (1933) schließt aus dem Zentrifugenverhalten auf ein Fehlen jeglicher Elastizität des Bandes. Küster (1937) lenkt das Interesse auf die Deformationen, die die Plastiden durch Schleuderung erfahren. Er weist auf die großen Möglichkeiten hin, welche die Zentrifugierungsmethode zur Beurteilung physikalischer Eigenschaften der Plastiden selbst bietet, und nennt die Methode auch „schonend“.

Als schonend hat sich die Zentrifuge auch insofern erwiesen, als auch nach Anwendung sehr hoher Tourenzahlen die Zellen von *Spirogyra* noch völlig restitutionsfähig waren (Schmidt 1914; gleiches fand Andrews 1915 für *Closterium*). Weber zeigte (1929b), daß die Plasmaviskosität sich beim Zentrifugieren nicht ändere und nach Höfler (1936) verträgt die sonst so empfindliche Rotalge *Griffithsia* das Zentrifugieren recht gut. Andererseits gibt es auch Pflanzen — wie z. B. die Charazeen —, die durch Zentrifugieren getötet werden (Mottier 1899).

## I. Die Verlagerung

### 1. Das Verlagerungsbild

Es ist bei den Schleuderungsversuchen bisher zu wenig beachtet worden, wie die Chromatophoren sich dabei benehmen, was für Formveränderungen sie durchmachen, ob sie ihr Gewinde beibehalten, ob ihre Umrisse sich dabei verändern, ob Wulstungen und Zerrungen der Chloroplastensubstanz dabei auftreten (vgl. Küster 1937). Man kann das kurz die Art der Verlagerung nennen, oder das Verlagerungsbild, auf dessen Erfassung sich ein Hauptteil meiner folgenden Versuche bezieht.

Folgendes Verfahren wurde angewendet: Proben einbänderigen Materials wurden (bei stets gleichbleibender Tourenzahl) verschieden lange Zeiten zentrifugiert (z. B. 5, 10, 20, 40 Min.). Sodann wurden die typischen Zellbilder aus jeder Probe herausgezeichnet und zu einem „Zentrifugierungsfilm“ aneinandergereiht. Woraus sich ein Einblick in den Gang der Verlagerung gewinnen läßt. Ich habe nun feststellen können, daß es zwei grundverschiedene Typen der Verlagerung gibt.

Die am Institut schon mehrfach verwendete *Spirogyra gallica* Petit zeigte z. B. am 9. XII. 1937 nach 5' (2500) keine oder nur schwache Verlagerung, die Form des Bandes war unverändert. Nach 10—20' zeigte sich eine Zusammenschiebung auf  $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$  der Zellenlänge, nach 60' bis über  $\frac{3}{4}$ . Dabei schiebt sich hier das Schraubenband wie eine Feder zusammen, an der Form des ganzen Gewindes ändert sich aber nichts (vgl. Fig. 1a). Kleine Unregelmäßigkeiten,

so etwa eine stellenweise leichte Verbiegung des Bandes, kommen freilich vor. Auch bleibt ab und zu die letzte Windung nicht ganz erhalten, sondern wird zu einer geraden Linie ausgezogen. Im Herbst 1938 konnte ich wieder bei *Spirogyra gallica* dasselbe Verlagerungsbild erhalten — daher stammen die Bilder der Photoserie (Fig. 2). Plasmolysiert man das zentrifugierte Material (0,6 GM Glukose), so verkleinert sich nicht allzu selten das zentrifugale also plastidenfreie Ende des Protoplasten viel stärker als das zentrifugale und wird dabei sehr mannigfaltig gestaltet (spitz zulaufend, am Ende in rhizoidenartige Plasmatafäden

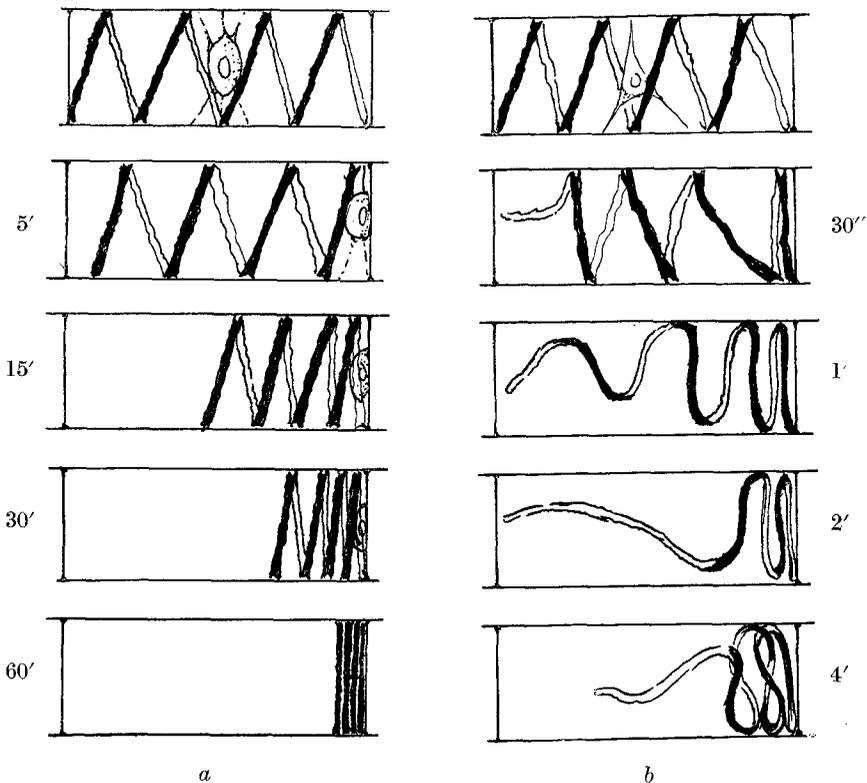


Fig. 1. *a* Schema des Verlagerungsbildes von *Spir. gallica* (2500 Touren). *b* Schema des Verlagerungsbildes bei *Spir. F<sub>1</sub>*. Die Zellen sind im Vergleich zu *Spir. gallica* etwa auf das Doppelte vergrößert (2500 Touren). Die danebenstehenden Zahlen geben die Schleuderdauer an.

aufgespalten usw. — vgl. Fig. 3). Daraus ist zu ersehen, daß die Steifheit des Bandes der Plasmolyse einen gewissen Widerstand entgegensetzen kann, wie das schon Scarth (1924) und Cholnoky (1931) für Spirogyren gefunden haben.

Ein ähnliches Zentrifugierungsverhalten zeigte auch im Herbst 1938 eine mit *Spirogyra gallica* zusammen vorkommende und dieser sehr ähnliche Form (54  $\mu$  breit), die ich vorläufig in meinen Protokollen als „*pseudogallica*“ führe, zuweilen auch eine von mir im Frühling verwendete Species (wahrscheinlich

*Spirogyra pseudovarians* Czurda), letztere nur ausnahmsweise. (Z. B. am 21. IV. 1938: nach einer Minute unverlagert, nach 2' unverlagert, nach 4'  $\frac{1}{8}$ — $\frac{1}{4}$  verlagert, Form des Gewindes ungestört, nach 8'  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$  verlagert, Gewinde meist völlig erhalten, nach 40' über  $\frac{3}{4}$  verlagert, Schraubengänge vollkommen zusammengeschoben. Tourenzahl 2000—2500.)

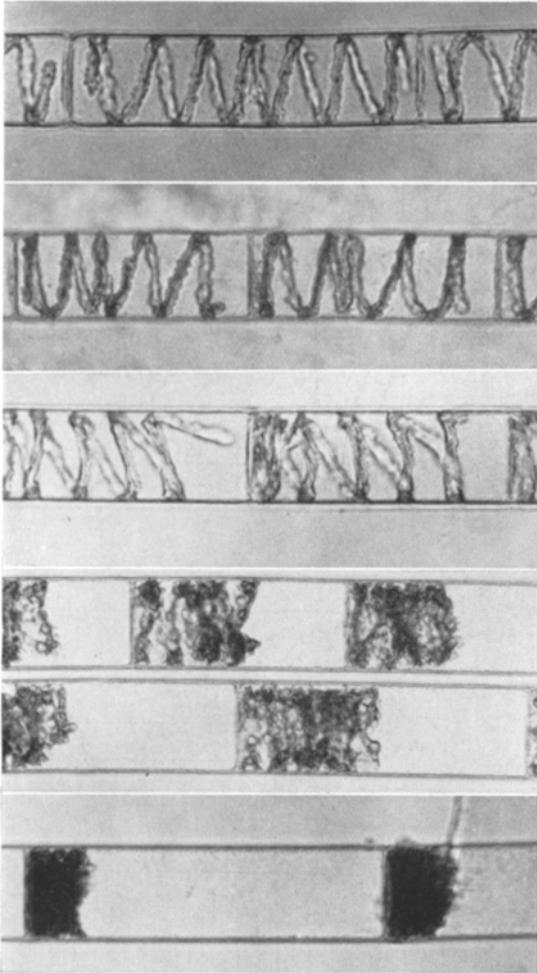


Fig. 2. „Zentrifugierungsfilm“ von *Spir. gallica* bei 2500 Touren. a normal, b nach 5', c nach 7' (etwas schräge Schleuderung), d nach 20', e nach 60'.

Weber sagt (Fig. 5). Ebenso gab eine einbänderige Floridsdorfer *Spirogyra*  $F_1$  ein solches Ausziehen der Schraubengänge. Man vergleiche dazu das Schema auf Fig. 1b, welches im Herbst 1937 aus den „Zentrifugierungsfilmen“ mit diesem Material abgeleitet wurde. Niemals wird hier die Chloroplastenschraube als Ganzes zusammengeschoben. Forscher, die mit Spirogyren mit solchen „weichen“ Bändern gearbeitet haben, beschreiben das Ausziehen der Bänder

a  
sammengeschoben. Tourenzahl 2000—2500.)

b  
c  
d  
e  
Ein ganz anderes als das für *Spirogyra gallica* beschriebene Verhalten ergab etwa die Simmeringer *Spirogyra*  $S_1$ . (Bezüglich des Materials verweise ich auf die Tabellen I, II, und auf die ausführliche Zusammenstellung in meiner folgenden Arbeit.) Sie wurde wiederholt auf ihr Verlagerungsbild hin untersucht und zeigte darin nie große Unterschiede. Schon nach 30 Sek. war hier die Verlagerung sehr bedeutend. Die zwei vordersten Windungen meist sind der zentrifugalen Querwand angeschleudert, die übrigen Windungen sind stark aufgelockert und bilden eine nur mehr leicht wellige oder gerade Linie. Nach 1' Schleuderung ist  $\frac{1}{3}$  der Plastidenmasse am zentrifugalen Pol zusammengeballt, der übrige Teil ist zu einer geraden Linie ausgezogen (Fig. 4). Bei noch längerem Schleudern wird auch dieser Teil an die Querwand verlagert — „auf einen «Haufen»“ — wie

(vgl. Gicklhorn 1933, 588). Auf diese Weise befindet sich schließlich am zentrifugalen Pol ein ziemlich verworrener Knäuel. — Freilich unterscheiden sich

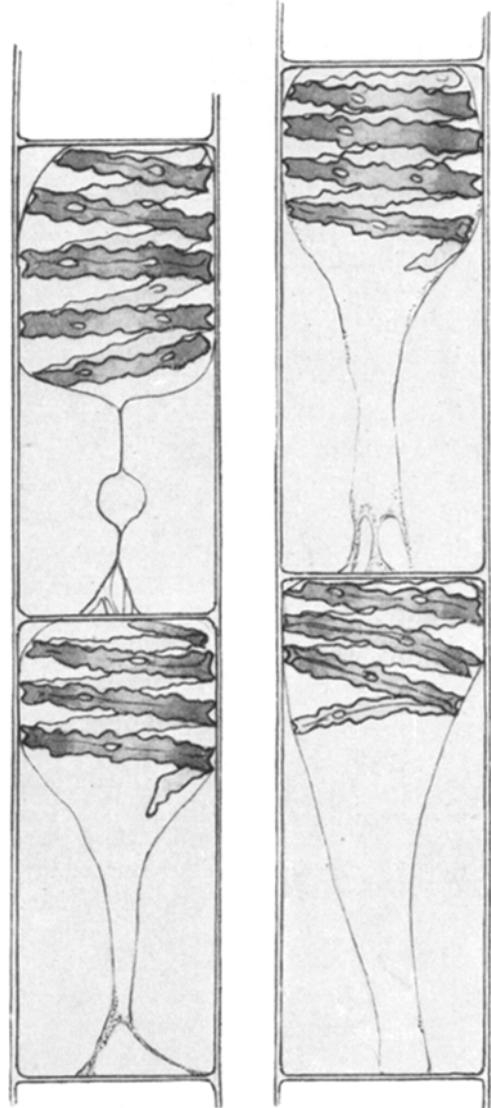


Fig. 3. Zentrifugierte *Spir. gallica* in 0,6 Glukose. Schrumpfung des plastidenfreien Teiles.

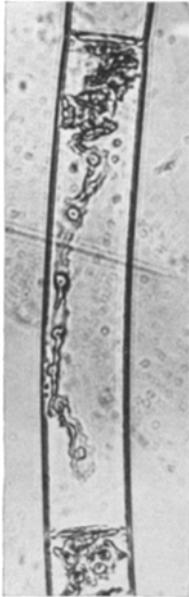


Fig. 4. *Spir. S<sub>1</sub>* 1' bei 2500 Touren geschleudert. Chromatophoronschraube wird ausgezogen.



Fig. 5. *Spir. S<sub>1</sub>* 3' bei 2500 Touren. Chromatophor auf einen Haufen geschleudert.

*Spirogyra gallica* und *Spirogyra S<sub>1</sub>* in der Ganghöhe der Chloroplasten; *Spirogyra S<sub>1</sub>* hat steiler gewundene Chromatophoren. Man könnte darum annehmen, bei allen Chromatophoren, die flach gewunden seien, werde die Chloroplasten-

schraube als Ganzes zusammengeschoben. Weitere Beobachtungen aber widerlegten diese Annahme. Anfang März 1938 konnte ich eine *Spirogyra* zentrifugieren, *Spirogyra H*, die eine ebensogroße Ganghöhe hatte wie *Spirogyra gallica*; nach 5' (2500) waren von den meist  $5\frac{1}{2}$  Windungen 2—3 an die zentrifugale Querwand verlagert, die übrigen zwei oder drei Windungen waren ebenfalls ausgezogen in Form flacher Bogen oder sogar von Schlingen. Nach 10' war die Verlagerung maximal. Außerdem konnte ich bei *Spirogyra F<sub>1</sub>* auch in Zellen mit flach gewundenen Chromatophoren das Ausziehen der Schraube beim Zentrifugieren beobachten (Fig. 1 b), wohingegen ich auch bei sehr langen Zellen von *Spirogyra gallica*, deren Chromatophoren eine ziemlich große Ganghöhe aufwiesen, das „federartige“ Zusammenschieben der Plastiden wiederfand. (Zudem zeigte *Spirogyra gallica* zu anderen Zeiten auch „weiche“ Chromatophoren — über diese Tatsache wird im folgenden näher berichtet werden — am schönsten in einer Stichprobe vom 19. IV. 1938; trotz der geringen Ganghöhe war dann nichts von einem federartigen Zusammenschieben zu bemerken; vgl. Fig. 6.)

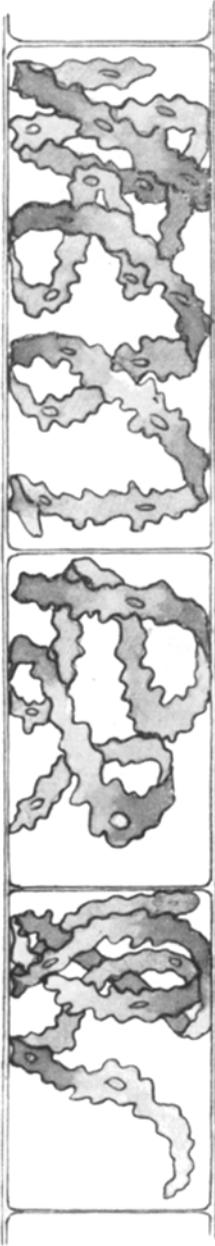


Fig. 6. „Weiche“ *Spir. gallica* am 19. V. 1938 (10' bei 2500).

Bei anderen Spirogyren, z. B. *Spirogyra majuscula* (Kütz.) Czurda (aus einer Lache beim Heustadelwasser im Wiener Prater,  $60\text{--}63\ \mu$  breit, mehrbänderig; auch *Spirogyra P<sub>2</sub>* genannt) wurden durch lange Zentrifugierung die Chloroplasten sogar zerrissen. Die Chromatophoren, die sehr steil gewunden waren, zuweilen fast gerade in der Zellachse ausgestreckt erschienen, wurden mitsamt dem Kern zu einem wirren Haufen zusammengeballt (30' ca. 3000), am zentripetalen Ende blieben manchmal bis zu drei kleinen gelappten Teilstücken zurück. Das beweist einerseits die leichte Zerreißbarkeit dieser Chromatophoren; andererseits muß die Haftfähigkeit der Plastiden am Plasma eine große, die Gleitfähigkeit eine geringe sein (Fig. 7). Ebenso verhielt sich eine breitere *Spirogyra* ( $90\ \mu$ ) aus dem Lusthauswasser (vermutlich *Spirogyra setiformis*).

Eine Bestätigung dafür, daß das Verlagerungsbild von der Weichheit bzw. Steifheit der Chromatophoren bedingt sei, erhielt ich, als ich nach Webers Vorgang „weiche“ Chromatophoren von *Spirogyra S<sub>1</sub>* durch entsprechend vorsichtige Behandlung mit Cu-Wasser hart, aber immer noch zentrifugierbar machte (vgl. Weber 1925 b). Eine Methode dafür anzugeben ist nicht leicht. Manchmal erhält man gute Resultate, wenn man in Cu-Wasser ein-

legt und sogleich zentrifugiert. Dabei fällt der „Zentrifugierungsfilm“ ganz anders aus (Fig. 8). In dem einen Fall (a) ist es nicht zu verkennen, daß die Schraube als Ganzes zusammengeschoben wurde, im anderen (b), wie sich die Windungen doch ziemlich gut erhalten haben. Es kommt dabei auch vor, daß das Band erst steif wird, wenn es bereits gerade ausgezogen ist — es liegt dann wie ein starrer gerader Stab in der Zelle (Fig. 8c).



Fig. 7. *Spir. majuscula*. Zerreiung der Chromatophoren durch Schleuderung (30' bei 2500).

Das Umgekehrte, nmlich steife Chromatophoren plastisch zu machen und dann ihr Verlagerungsbild zu untersuchen, ist mir nicht gelungen.

Denn das Zentrifugenbild von therisierter *Spirogyra gallica* zeigt keinen Unterschied gegenber normalem Material, ja in sehr vielen Fllen ist die federartige Zusammenschiebung noch schnner zu sehen. Ebenso bemerkte ich an „*pseudogallica*“, die eine Stunde in 1,5 % ther gelegen war, nach 15' Schleuderung (ca. 3000) ein viel schnneres „Federphnomen“ als in gleichzeitig zentrifugiertem, aber unbehandeltem Material. Es ist unwahrscheinlich, da in diesen Fllen

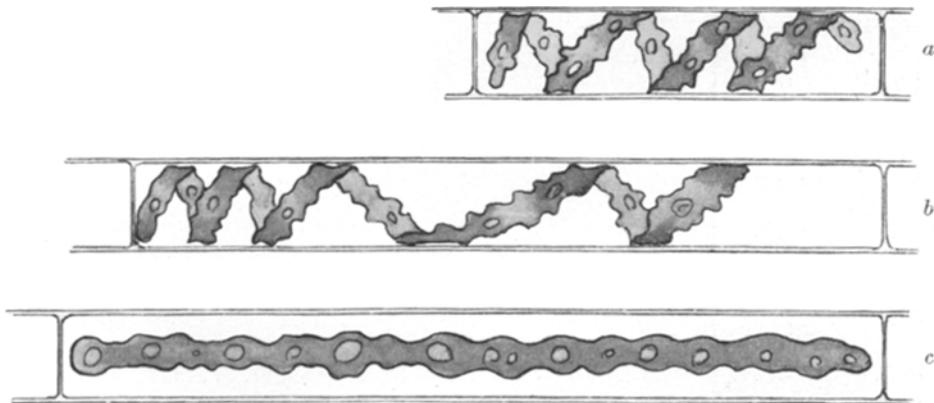


Fig. 8. *Spir. S<sub>1</sub>* nach kurzer Vorbehandlung in Cu-Wasser 5' bei 2500 zentrifugiert. Erklrung siehe Text.

ther die Chromatophoren verfestigt hat, sondern wahrscheinlicher, da er das Plasma verflssigt und dadurch die Gleitfhigkeit der Chromatophoren bedeutend erleichtert hat (vgl. Weber 1921). Das Zusammenschieben vollzieht sich dann reibungsloser, und es werden Knickungen vermieden, die unter Umstnden auch ziemlich steife Chloroplasten unter starker mechanischer Beanspruchung erleiden knnen. (ber das Gleiten der Chloroplastenschraube am Plasma vgl. Kolkwitz 1899.)

Wir schlieen zunchst: Je steifer der Chloroplast ist, desto besser werden beim Zentrifugieren die einzelnen Windungen er-

halten, desto mehr nähert sich die Zusammenschiebung der einer Feder. Weiche Chloroplasten zeigen ihre gute Plastizität in einem Ausziehen und Geradbiegen der Schraube.

## 2. Die Verlagerungszeit

Zu den Verschiedenheiten der Verlagerungsbilder der einzelnen Species kommen Verschiedenheiten der Verlagerungszeiten. Verschiedene *Spirogyra*-Species, durch dieselbe Zeit unter den gleichen Bedingungen zentrifugiert (Temperatur, Tourenzahl, Achsenabstand bzw. Größe des Zentrifugenröhrchens), zeigen gegen die Verlagerung einen durchaus verschieden großen Widerstand. Diese Tatsache ist bekannt, die eigenen Messungen dienten einer genaueren Erfassung und Zusammenstellung. Es wurde auch getrachtet, die Werte durch eine einheitliche Beziehung miteinander vergleichbar zu machen.

Die Methode ist allerdings vorläufig noch zu ungenau, die Messungen sind nur als Näherungs- und Durchschnittswerte aufzufassen. Man vergleiche zunächst die Tabelle I, wo die Verlagerung für die Tourenzahl 2500 und die Zentrifugierungsdauer 5' angegeben ist, was einer Schleuderung von 710,22 g entspricht. (Der Wert g wird nach der Formel  $g = 0,04 r/t^2$  berechnet; dabei ist r der Achsenabstand, in unserem Falle 10,5 cm, t die Umdrehungszeit in Sekunden.)

Tabelle I

<i>Spirogyra</i>	Vorkommen	Breite	Mittl. Länge	Verlagerungseffekt	Datum	Zahl der Chrom.
<i>Spir. H</i> . . . . .	Hütteldorfer Staubecken	36 $\mu$	90 $\mu$	$1/2$	3. III. 1938	einbänderig
<i>Spir. gallica</i> . . .	Floridsdorfer Wasserpark	62 $\mu$	135 $\mu$	$1/8 - 1/4$	9. XII. 1937 25. XI. 1938	„
<i>Spir. pseudovarians</i>	Umgebung Wiens	40 $\mu$	110 $\mu$	$1/4$	21. IV. 1938	„
<i>Spir. S<sub>1</sub></i> . . . . .	Simmering	28 $\mu$	168 $\mu$	$7/8$	21. IV. 1938 28. X. 1938	„
<i>Spir. N</i> . . . . .	Wien Dornbach	58 $\mu$	116 $\mu$	$3/4$	30. X. 1937	mehrbänder.
<i>Spir. F<sub>1</sub></i> . . . . .	Floridsdorfer Wasserpark	28 $\mu$	80 $\mu$	$7/8$	30. X. 1937	einbänderig
<i>Spir. F<sub>2</sub></i> . . . . .	Floridsdorfer Wasserpark	21 $\mu$	126 $\mu$	0	22. XI. 1938	„
<i>Spir. F<sub>3</sub></i> . . . . .	Floridsdorfer Wasserpark	36 $\mu$	144 $\mu$	0	22. XI. 1938	„ ?
<i>Spir. S<sub>2</sub></i> . . . . .	Simmering	42 $\mu$	102 $\mu$	$1/2$	27. X. 1938	zweibänderig
<i>Spir. D<sub>1</sub></i> „Maxima“	Alte Donau	87 $\mu$	115 $\mu$	$7/8$	28. XI. 1938	mehrbänder.
<i>Spir. D<sub>2</sub></i> „Maxima“	Alte Donau	81 $\mu$	135 $\mu$	$3/4$	28. XI. 1938	„

Wie aus dieser Zusammenstellung zu ersehen ist, sind einige Formen überhaupt nicht verlagert, andere schwach und wieder andere sehr stark.

Der Verlagerungseffekt ist hier in Bruchteilen der mittleren Zelllänge angegeben. Dazu ist zu sagen, daß die Zelllänge ein Durchschnittswert ist; man kann, da die Zelllänge variiert, nur eine durchschnittliche Länge annehmen. Und zwar wurde der Durchschnittswert auf folgende Weise berechnet: In einem Klon von Fäden findet man stets Zellen, die soeben vor der Zellteilung stehen, und solche, die sich soeben geteilt haben. Erstere sind die längsten Zellen, letztere die kürzesten, und zwar ziemlich genau die Hälfte der ersteren. Das Gros der anderen Zellen liegt zwischen diesen Extremen. Daher ergibt sich als mittlere Länge  $\frac{3}{4}$  der größten Zelle oder  $1\frac{1}{2}$  der kleinsten. Es ist klar, daß die mittlere Zellenlänge abhängig ist von der Teilungsfrequenz der Zellen (vgl. Czurda 1937) und daher für jeden Zentrifugierungsversuch, auch wenn er mit derselben Species gemacht wird, neu zu bestimmen ist.

Noch auffälliger wird der Unterschied, wenn man die Zentrifugierungszeiten der Species bestimmt. Ich möchte unter Zentrifugierungszeit (t) jene Zeit verstehen, in der für eine bestimmte Tourenzahl die Chloroplasten von mindestens 50 % aller Zellen mittlerer Länge vollständig — d. h. soweit es bei der gegebenen Species überhaupt möglich ist — verlagert werden. Da die mittleren Längen der Species verschieden sind — manche sind nahezu doppelt so lang wie andere — so können die Zentrifugierungszeiten nicht unmittelbar miteinander verglichen werden. Sie müssen daher alle auf eine bestimmte Längeneinheit bezogen werden — ich wähle  $100 \mu$  ( $t'$ ). Dazu vergleiche man nun die Tabelle II. Es gibt Spirogyren, die zur vollständigen Verlagerung nur wenige

Tabelle II

<i>Spirogyra</i>	Breite	Mittlere Länge	Zentrifugierungszeit (t)	auf $100 \mu$ reduz. Zentrifugierungszeit ( $t'$ )	Datum
<i>Spir. H</i> . . . . .	$36 \mu$	$90 \mu$	10'	11'	3. III. 1938
<i>Spir. gallica</i> . . . . .	$62 \mu$	$135 \mu$	60'	44'	9. XII. 1937
<i>Spir. pseudovarians</i> . . . . .	$40 \mu$	$110 \mu$	45'	41'	21. IV. 1938
<i>Spir. S<sub>1</sub></i> . . . . .	$28 \mu$	$168 \mu$	5'	3'	21. IV. 1938
<i>Spir. N</i> . . . . .	$58 \mu$	$116 \mu$	7'	6'	30. X. 1937
<i>Spir. F<sub>1</sub></i> . . . . .	$28 \mu$	$80 \mu$	5'	6'	30. X. 1937
<i>Spir. F<sub>2</sub></i> . . . . .	$21 \mu$	$126 \mu$	$\infty$	$\infty$	22. XI. 1938
<i>Spir. F<sub>3</sub></i> . . . . .	$36 \mu$	$144 \mu$	ca. 240'	167'	22. XI. 1938
<i>Spir. S<sub>2</sub></i> . . . . .	$42 \mu$	$102 \mu$	20'	20'	27. X. 1938
<i>Spir. D<sub>1</sub></i> „Maxima“ . . . . .	$87 \mu$	$115 \mu$	5'	4'	28. XI. 1938
<i>Spir. D<sub>2</sub></i> „Maxima“ . . . . .	$81 \mu$	$135 \mu$	10'	7'	28. XI. 1938

Minuten brauchen, und andere, die eine Stunde und mehr dazu benötigen. Die Form  $F_2$  ließ sich auch nach beliebig langer Schleuderungsdauer nicht das Geringste verlagern. (Es wurde vorläufig nur mit Tourenzahlen bis zu 3000 zentrifugiert. Das Verhalten bei höheren Tourenzahlen bleibt noch zu prüfen.)

Die Zentrifugierungszeit ist eine von der Tourenzahl abhängige Größe. Es brauchte z. B. meine *Spirogyra gallica* vom November 1937 bei einer Tourenzahl von 1500 viel mehr als eine Stunde, bei 3000 etwas weniger als 60' zur vollkommenen Verlagerung. Die schmale einbänderige Form  $F_2$  ließ sich auch bei 3000 nicht verlagern.

Was die Abhängigkeit der Verlagerung von der Dauer der Schleuderung betrifft, so nimmt Northen (1938) Proportionalität an und stellt auf Grund dieser Annahme eine Formel für die Zentrifugierungsgeschwindigkeit auf. Vereinbar damit erscheinen die Spirogyren  $S_1$  und  $N^1$ ). Denn *Spirogyra*  $S_1$  zeigte nach 5' eine Verlagerung auf  $1/2$ , nach 10' eine vollständige Verlagerung, *Spirogyra*  $N$  nach 5' eine Verlagerung auf  $3/4$ , nach 7' eine vollständige, wobei natürlich gleiche Tourenzahl vorausgesetzt ist. Bei *Spirogyra gallica* dagegen ließ sich von einer Proportionalität nichts bemerken. Denn sie müßte sonst schon nach etwa 30' vollständig verlagert sein, ist es aber erst nach 60'.

Die Verschiedenheit der Zentrifugierungszeiten würde nicht verwundern, wenn sie sich nur in einem geringen Schwankungsbereich bewegen würde. Denn die einzelnen Species sind schon morphologisch ungleich. Neben der Länge wechselt zunächst auch die Zellbreite; zudem ist die Ganghöhe der Chromatophoren verschieden, wechselnd ihre Breite. Einige Bänder haben einen sehr stark ausgebildeten Kiel, eine Rinne (vgl. Kolkwitz 1899, Sakamura 1933, Schindler 1938), die ihr Gleiten am Plasma erleichtern kann. Bei *Spirogyra*  $F_3$ , einer auf Steinen festgewachsenen Form, waren die Bänder so breit und so flach gewunden, daß die ganze Zelle grün erschien, ähnlich einer *Spirotaenia*. Solche Zellen lassen sich natürlich ebenso schwer zentrifugieren wie viele Mesotaeniaceen und Desmidiaceen. Die Differenzen der Zentrifugierungszeiten verblüffen aber schon, wenn sie weit auseinander gehen. Sie weisen dann auf eine spezifische Verschiedenheit der Zellen hin. Diese Verschiedenheit kann nun in zweierlei Hinsicht bestehen: In einer Verschiedenheit der Plasmen, wonach stärker viskose Plasmen eine höhere Zentrifugierungszeit zeigen als schwächer viskose (vgl. Weber 1921), oder in einer verschiedenen großen Steifheit der Chromatophoren (vgl. Weber 1925 b). Wozu betont werden muß, daß die Verschiedenheit, von der hier gesprochen wird, eine „natürliche“ ist. Denn sie ist nicht durch eine eigene experimentelle Vorbehandlung entstanden. Gleichwohl ist zu bedenken — und darauf hat auch schon Weber (1921) hingewiesen —, daß neben der Temperatur, welche bei meinen Verlagerungsexperimenten sicher nur eine sehr geringe Rolle gespielt hat, auch die Salze des Kulturwassers den Zustand des Protoplasten beeinflussen können.

Es läßt sich daher aus der Verlagerungszeit unmittelbar nicht ersehen, ob die Chromatophoren steif oder weich sind, im Gegensatz zum Verlagerungsbild. Doch stimmen die federähnlichen Verlagerungsbilder von *Spirogyra gallica*, *pseudogallica*, *pseudovarians* (am 21. IV. 1938) mit den hohen Verlagerungszeiten bei diesen Formen überein, andererseits die Verlagerungsbilder von *Spirogyra*  $S_1$ ,  $F_1$  mit den niedrigen Verlagerungszeiten. Von der bemerkenswerten *Spirogyra*  $F_2$  ( $t'$  bei 2500  $\infty$ ) war natürlich ein Verlagerungsbild nicht zu erhalten, aber sie zeigte in 0,6 und 0,7 Glukose die schönste Schraubenplasmolyse. (Scarth

<sup>1)</sup> Diese *Spirogyra*  $N$  stammt aus dem Garten des Herrn Ing. A. Niklitschek aus Dornbach. Für die Überlassung des Materials danke ich Herrn Ing. Niklitschek herzlich. Die Form dürfte dieselbe sein, wie die, bei der Dr. L. Hofmeister (1937) die Einwirkung von Äthylenglykol studierte (vgl. Protoplasma 28, 48).

1924 hat für *Spirogyra „porticalis“* eine natürliche Schraubenplasmolyse beschrieben. Zentrifugierungszeit und Verlagerungsbild dieser Form wären sehr interessant.)

Es sei auch hier zum Schluß wieder von Experimenten über die künstliche Beeinflussung der Verlagerungszeit noch kurz gesprochen. Es wurde bezüglich des Verlagerungsbildes im vorigen Abschnitt berichtet, daß Äther das Verlagerungsbild nicht verändert. Nun ist es aber festgestellt, daß Äther die Viskosität des Plasmas weitgehend beeinflusst (vgl. Heilbrunn 1920, Weber 1921). In stärkeren Konzentrationen (über 3 Vol.-%) erhöht er die Viskosität, in schwächeren (unter 3 Vol.-%) setzt er sie herab. Es scheint daher, daß Äther, jedenfalls in dieser Verdünnung, den Zustand der Bänder nicht wesentlich ändern kann — im Gegensatz zum Cytoplasma.

Zur näheren Prüfung wurden verschiedene *Spirogyra*-Species in Äther vorbehandelt (nach Webers Rezept ließ ich meist 2 Vol.-% durch 1—2 hs einwirken) und sodann zentrifugiert. Es ergab sich stets eine gewisse Herabsetzung der Zentrifugierungszeit. Nur die Form  $F_2$  zeigte auch jetzt nicht die geringste Verlagerung. Und zwar gaben die Formen mit kleinen Zentrifugierungszeiten ( $t$  bis zu 10', höchstens 20') unter Umständen eine Verkürzung der Zeit auf  $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{4}$  (etwa bei *Spirogyra*  $F_1$  von 5' auf 2' oder 3'). — Weber (1921) dürfte auch mit solchen Formen gearbeitet haben. Bei *Spirogyra gallica* ließ sich, vorausgesetzt, daß  $t$  zuerst wirklich gegen 60' betrug, die Zentrifugierungszeit auf 40', eventuell noch auf 35' herabsetzen — tiefer aber niemals. Es ist also bei diesen Formen neben der Plasmaviskosität sicher noch ein anderer Faktor vorhanden, der der Verlagerung einen Widerstand entgegensetzt, das ist eben die Steifheit der Chromatophoren. Bei *Spirogyra*  $S_1$  und  $F_1$  fällt dieser Faktor weg, besser ausgedrückt, er ist nicht mehr der begrenzende Faktor der Zentrifugierungszeit, wie das bei Formen mit steifen Chromatophoren der Fall ist. Man kann den Faktor aber künstlich hineinbringen, wenn man die Zellen mit Cu-Wasser behandelt. Freilich steigt dann in den allermeisten Fällen die Zentrifugierungszeit gleich bis auf  $\infty$  (vgl. Weber 1925b). Wenn man Glück hat, so gelingt es zuweilen noch eine Verlagerung zu erhalten. Z. B. wurde *Spirogyra*  $S_1$  am 8. XI. 1938 nach kurzer Cu-Wasserbehandlung 10' mit 2500 zentrifugiert. Das Ergebnis war folgendes: etwa  $\frac{1}{3}$  stark verlagert,  $\frac{1}{3}$  etwas verlagert,  $\frac{1}{3}$  unverlagert. Damit zeigt sich offenkundig, daß die Steifheit des Bandes die Zentrifugierungszeit beeinflussen kann. Auch bei *Spirogyra gallica* läßt sich durch Behandlung mit Cu-Wasser die Zentrifugierungszeit noch mehr vergrößern.

Mit Cu-Wasser erhärtete Bänder, die sich nicht mehr verlageren ließen, zeigten auch nach nachträglicher Ätherbehandlung keine Verlagerung mehr.

### 3. Die Querverlagerung

Der Verlagerung der *Spirogyra*-Bänder in der Querrichtung, also senkrecht zur Zellachse, ist bisher wenig Beachtung geschenkt worden, wohl deshalb, weil man gewöhnlich die Fäden in schön parallele Lage ausgerichtet und dann z. B. eingepipst hat (vgl. Pfeffer 1892, van Wisselingh 1909, Schmidt 1914).

Die Querverlagerung ist aber dadurch schon bemerkenswert, daß dabei der Zell-saftraum durch die Chloroplasten an mehreren Stellen durchschnitten wird.

Die einzelnen Windungen werden auf den unteren Teil der Längswand herabprojiziert. Die Strecke, auf der die Plastiden verlagert werden, ist in der Querrichtung bedeutend kürzer als in der Längsrichtung (etwa bei *Spirogyra S*<sub>1</sub> maximal 24  $\mu$  zu maximal 152  $\mu$ , bei einer Zellbreite von 28  $\mu$ , einer Zelllänge von ca. 168  $\mu$ , also hier etwa  $\frac{1}{6}$ — $\frac{1}{7}$ ). Daraus könnte man folgern, es werde im allgemeinen hier die Verlagerungszeit eine bedeutend geringere sein. Das ist aber nun keineswegs der Fall. Bei allen untersuchten Formen dauerte das vollständige Verlagern in der Querrichtung mindestens ebensolange wie in der Längsrichtung. Bei *Spirogyra S*<sub>1</sub> war eine vollständige Projektion der Windungen gewöhnlich erst nach 10' Schleuderung erfolgt (2500), bei *Spirogyra pseudo-varians* nach ca. 60'—80', bei *Spirogyra gallica* (und zwar solchem Material, das zur Verlagerung in der Längsrichtung 60' benötigte) 2 hs und mehr. Ein Grund dafür ist klar. Die am Plasma festgeklebten Bänder müssen von diesem gewaltsam losgerissen werden, sie können ja nicht gleiten. Da die Adhäsion zwischen Chromatophoren und Plasma groß ist, so wird dabei oft etwas Plasma von den Chromatophoren mitgenommen, der Hauptteil des „Rinnenprotoplasmas“ bleibt aber zurück, wie Vitalfärbungen, z. B. mit Neutralrot, zeigen können. Überdies vermag auch schon schwache Neutralrotlösung die Verlagerbarkeit zu hemmen, was sicher auf eine Erschwerung der Gleitfähigkeit zurückzuführen ist.

Wenn die Zellen in der Querrichtung nur kurz geschleudert wurden und daher die Chloroplastenschraube nur wenig zusammengedrückt wurde, etwa auf  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$  der Zellbreite, so kann man nachher zuweilen noch deutliche plasmatische Verbindungsfäden feststellen, die vom wandständigen Plasma zu den Plastidteilen ziehen. Bei vollständiger Querverlagerung sind dagegen solche Verbindungsfäden nicht mehr vorhanden. Man muß deshalb annehmen, daß sie bei stärkerer Verlagerung abreißen und eingezogen werden. Die Schleuderung in der Querrichtung hat daher eine gewisse Ähnlichkeit mit einer einseitigen Plasmoschise (vgl. Gicklhorn 1933, Schönleber 1935, Küster 1937, 32). Nur ist die „Plasmaspaltung“ eine geringere, außerdem erfolgt keinerlei Kontraktion der Bänder, die Zacken und Lappen bleiben völlig erhalten. Daran ändert sich nichts, auch wenn man andauernd zentrifugiert, obwohl doch dabei ein Druck ausgeübt wird.

Man kann auch aus der Querverlagerung Schlüsse auf die Steifheit der Bänder ziehen. Formen, die in der Längsrichtung sich nur langsam verlagern lassen, tun es auch in der Querrichtung. Die bemerkenswerte *Spirogyra F*<sub>2</sub>, die sich in der Längsrichtung überhaupt nicht verlagern ließ, zeigte auch keine Verlagerung in der Querrichtung, bei beliebig langer Zentrifugierungsdauer. Es leuchtet ein, daß eine Feder in der Längsrichtung viel leichter zusammendrückbar ist als in der Querrichtung. Das ist der andere Grund, der die langsame Querverlagerung erklärt; er gilt allerdings nur für Spirogyren mit „steifen“ Chromatophoren. Es könnte gegen diesen Grund eingewendet werden, daß auch Formen mit „weichen“ Bändern zur Querverlagerung länger brauchten

als zur Längsverlagerung. Der Einwand ist aber hinfällig. Denn wenn der Unterschied zwischen *Spirogyra gallica* und *Spirogyra S<sub>1</sub>* z. B. nur auf einer verschieden starken Haftfestigkeit am Plasma beruhte, könnte er nicht so groß sein (nämlich ungefähr 5' zu 60'). Zentrifugiert man übrigens *Spirogyra S<sub>1</sub>* lange Zeit (30', 60'), so wird das Band nicht bloß herabprojiziert, sondern durch den zentrifugalen Druck auch deutlich breitgedrückt (Fig. 9). Der Kiel verschwindet dabei natürlich, einzelne Bandteile werden übereinandergefaltet und fest aneinandergepreßt. Daraus wird die große Plastizität dieser Chromatophoren ersichtlich.

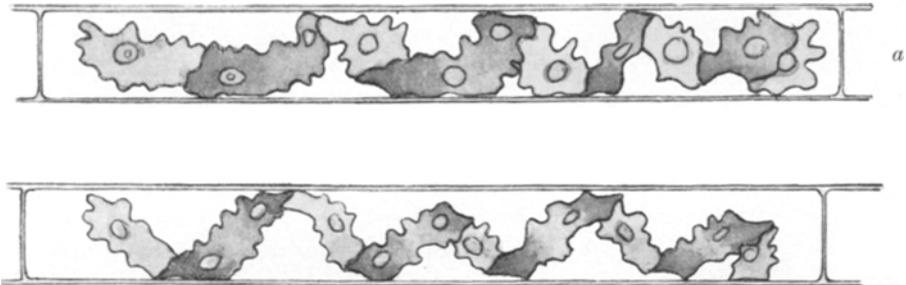


Fig. 9. *Spir. S<sub>1</sub>* 2<sup>hs</sup> bei 2500 Touren in der Querrichtung geschleudert. *a* breitgedrücktes Band um 14<sup>h</sup>25, *b* dieselbe Zelle um 18<sup>h</sup>; Band hat wieder die normale Breite.

Mit Cu-Wasser, oder 1 n CuSO<sub>4</sub> vorbehandelte Plastiden — im letzteren Fall tritt Plasmolyse ein — zeigen nach Zentrifugierung auch keine Verlagerung in der Querrichtung. Bei kurzer Vorbehandlung läßt sich auch hier wieder eine, wenigstens teilweise Verlagerung erreichen. Die herabprojizierten Bänder haben dann ein ausgesprochen steifes, bisweilen sogar scharfkantiges Aussehen. Manchmal sind nur einige Schraubengänge herabgeschleudert, andere wieder nicht. Besonders auffällig sind Bilder, auf denen die endständigen Windungen schon zu steif und daher nicht mehr verlagerbar sind, die mittleren dagegen noch alle gut verlagert sind (Fig. 10). Diese sind offenbar noch plastisch gewesen. Die



Fig. 10. In Cu-Wasser vorbehandelte *Spir. S<sub>1</sub>* in der Querrichtung geschleudert. Nur die Chromatophorenden sind erstarrt.

daran angrenzenden Zellen sind dann in der Regel nicht mehr verlagert. Das sieht so aus, als sei das Cu<sup>++</sup> von den beiden benachbarten Zellen durch die Querwände eingedrungen. (Küster 1937 macht aufmerksam, daß die Endstücke von *Spirogyra*-Bändern sich häufig anders verhalten als die Mittelteile — das liegt aber wohl hier nicht vor.)

#### 4. Zur Frage der Veränderlichkeit der Chromatophoren-Konsistenz

Bisher wurde vorausgesetzt, daß das Material bei der Untersuchung sich völlig einheitlich verhalten habe. Es sind aber nicht nur die Zellen derselben

Kultur hinsichtlich ihrer Chromatophoren verschieden, sondern sogar Zellen desselben Fadens. Es handelt sich dabei natürlich nur um Ausnahmen, „Individualitäten“, die unter der Mehrzahl der Zellen auffallen. Gieklhorn (1933, 576) berichtet von der Verschiedenheit der Kontraktionserscheinungen, die an Zellen desselben Fadens zu sehen ist. Sakamura (1922) hat das verschiedene Verhalten von Zellen desselben Fadens bei der „Selbstvergiftung“ beschrieben. Solche Individualitäten lassen sich auch im Plasmolyseverhalten nachweisen, wo in manchen Zellen desselben Fadens die Protoplasten bedeutend stärker plasmolysieren. In allen diesen Fällen ist eine „physiologische Ungleichheit bei morphologischer Gleichheit“ vorhanden (vgl. Weber 1925a, dazu auch Czurda 1925). Im allgemeinen kann man aber ein unter gleichen Bedingungen erwachsenes Material schon als einheitlich auffassen.

Demgegenüber ist aber festzustellen, daß die Chromatophorenbeschaffenheit zu verschiedenen Zeiten und verschiedenen Zuständen sich ändern kann. Die beiden Formen, *Spirogyra gallica* und *Spirogyra S<sub>1</sub>* waren mir zu den verschiedenen Jahreszeiten in frischem Zustand zugänglich, so daß ich Stichproben davon zentrifugieren und auf ihr Verhalten prüfen konnte. (*Spirogyra gallica* verschwindet allerdings während der heißen Sommermonate.) *Spirogyra S<sub>1</sub>* zeigte stets die geringe Zentrifugierungszeit von 5', bzw. auf 100  $\mu$  reduziert, von 3'; *Spirogyra gallica* dagegen zeigte eine große Schwankung in der Zentrifugierungszeit. So z. B. am 9. XII. 1937 44', am 13. IV. 1938 etwa 30', am 19. V. 1938 fand ich den niedrigsten Wert von 15'—20', am 22. XI. 1938 Werte zwischen 35' und 45'. (Alle Werte auf 100  $\mu$  reduziert.) Ebenso schwankte das Verlagerungsbild, wie bereits erwähnt wurde. Fig. 6 zeigt das Verlagerungsbild von *Spirogyra gallica* am 19. V. 1938. Die Chromatophoren sind offensichtlich „weich“, sie sind durch die Schleuderung auf die mannigfaltigste Weise verbogen und in Schlingen durcheinandergelegt worden.

Ich bin weit davon entfernt, aus diesen Stichproben etwas anderes zu folgern, als daß der physikalische Zustand der Chromatophoren Schwankungen unterworfen ist. Ob dabei ein regelmäßiger jahreszeitlicher Rhythmus besteht, bleibt weiter zu untersuchen.

Czurda (1937) betont die große Variabilität der *Spirogyra*-Zelle, besonders auch in bezug auf den Zustand des Chromatophoren. Er empfiehlt (S. 3), als „Normalzustand“ der Zelle den Zustand zu bezeichnen, wobei sich unter vollständiger Erfüllung der ökologischen Ansprüche die größte Vermehrungsintensität einstellt. Alle anderen Zustände können atypisch sein. Wir müssen dagegen festhalten, daß auch reversible Ruhezustände, wie sie Spirogyren im Winter erfahrungsgemäß zeigen, vom physiologischen Standpunkt als normal, nicht als degeneriert anzusehen sind. Das gilt vor allem, wenn sich zeigen läßt, daß dieselben Zellen, die sich in Ruhe befanden, nachher wieder zu verstärktem Wachstum und lebhafter Teilungsfähigkeit gelangen. Im Zustand großer Teilungsfreudigkeit fand ich die Chromatophoren von *Spirogyra gallica* stets weicher.

Man kann nun annehmen, daß in der Natur steife Chromatophoren wieder weich werden können und umgekehrt. In der Kultur konnte ich das letztere schon feststellen. So z. B. kultivierte ich am 15. XI. 1938 ein Material (*Spirogyra*

*gallica*) mit geringer Zentrifugierungszeit (ca. 30', bezogen auf 100  $\mu$ ); nach einer Woche, am 25. XI., wurde es wieder zentrifugiert und zeigte eine Verlagerungszeit von über 45'. Ebenso hatte ich am 29. XI. 1938 ein Material aufgestellt, das *Spirogyra pseudogallica* und *gallica* gemischt enthielt. Beide Formen gaben mir am 9. XII. in vielen Fällen eine sehr schöne federartige Verlagerung. — Doch hat es den Anschein, als ob bei der Rückverlagerung die Bänder von *Spirogyra gallica* bisweilen weich und sehr plastisch würden.

## II. Die Rückverlagerung

Zentrifugierte Spirogyren zeigen nach einiger Zeit eine Rückverlagerung ihres Inhaltes und eine Restitution ihrer normalen Form. Das ist schon lange bekannt, und es ist auch stets betont worden, daß dabei nur das Plasma sich aktiv verhalte, der Chromatophor hingegen passiv bleibe (vgl. Mottier 1899, Schmidt 1914). Die Rückverlagerung beginnt sofort, nachdem die Schleuderung aufgehört hat. (Mottier 1899, S. 328: „an active streaming movement toward the opposite end of the cell is seen“.)

Die Zentrifugierung ist, wie anfangs erwähnt, ein „schonender“ Eingriff in das Leben der Zelle. Nach Andrews (1915) erfolgt bei *Closterium moniliferum* auch nach wiederholtem Zentrifugieren derselben Zelle immer eine Restitution, und nach Andrews (1915) und Schmidt (1914) verhindern auch hohe Tourenzahlen die Rückverlagerung nicht. Ich selbst habe bei *Spirogyra S<sub>1</sub>* wiederholt bis zu 6 hs bei 3000 Touren zentrifugiert (mit kurzen Unterbrechungen, um die Maschine nicht heißlaufen zu lassen), die Zellen aber lebten nachher, waren plasmolysierbar und zeigten bereits nach einigen Tagen deutliche Rückverlagerung. Ja, es war sogar kein Unterschied zu bemerken in der Restitution von einer Probe, die eine Stunde, und einer, die 2 oder 4 Stunden zentrifugiert worden war. Schmidt freilich fand (1914) nach einem Schleudern bei 8320 Touren (11593 g) durch 30' (?) 50 % toter Zellen; die Chromatophoren waren in allen Zellen zu einer „dichten grünen Platte“ zusammengepreßt. Es war hier aber unsicher, ob die notwendig mit der Zentrifugierung verbundene Erwärmung die Zellen getötet hatte, oder die Schleuderwirkung (Schmidt 1914, 42). Es ist somit oberhalb einer gewissen Grenze die schädigende Wirkung der Zentrifugierung auch bei *Spirogyra* nicht zu leugnen, und es ist wahrscheinlich, daß sich die Plastiden „totzentrifugieren“ lassen.

Gewöhnlich sind die Chromatophorenteile von *Spirogyra* auch durch starke und lange Zentrifugierung miteinander nicht zur Fusion zu bringen; wahrscheinlich wird diese durch dazwischenbefindliches Plasma verhindert. Bei den Versuchen Schmidts (1914) erfolgte Entwirrung und Auflockerung der Bänder auch nach einer Schleuderung von 11593 g. — Bei meinen Schleuderungsversuchen fand ich nur einmal bei *Spirogyra S<sub>1</sub>* einige Tage nach einer starken Zentrifugierung einen Fall, wo die Zelle noch lebte, der Chromatophor aber völlig unentwirrt geblieben war. Gelegentlich aber beobachtete ich Verklebungen einzelner Chromatophorenteile.

Untersuchungen über die Abhängigkeit der Rückverlagerung von bestimmten Außenfaktoren hat Andrews (1915) angestellt; nach ihm hemmen

Dunkelheit und niedere Temperatur die Rückverlagerung. Es wäre bemerkenswert, auch den Einfluß von anderen Faktoren (etwa der Plasmolyse, oder Vitalfarbstoffen) auf die Rückverlagerung näher zu prüfen. Doch überschritten solche Versuche das in dieser Arbeit gesteckte Ziel.

### 1. Die Rückverlagerung in der Längsrichtung

Bei *Spirogyra gallica* erfolgt die Rückverlagerung verhältnismäßig leicht, in 1—3 Tagen ist sie vollständig und sehr regelmäßig. So wie die „Feder“ zusammengesoben wird, so wird sie auch wieder ausgedehnt. Während der Rückdehnung ändert sich an der Regelmäßigkeit der Schraubenwindungen

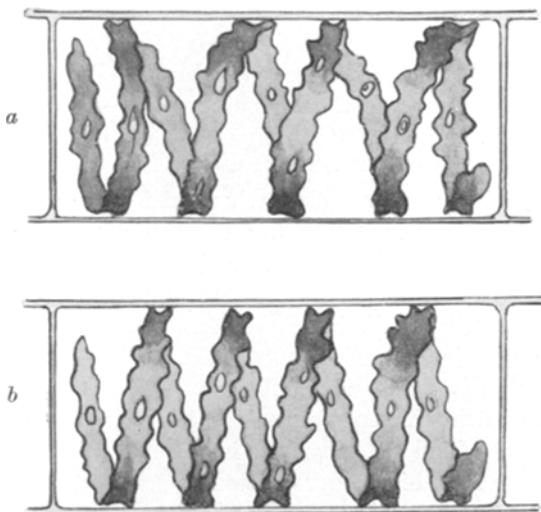


Fig. 11. Rückverlagerung bei *Spir. gallica*. *a* rasche Rückdehnung der Schraube, *b* nachträgliche „Paralleleinstellung“.

nur sehr wenig; schlingenähnliche Verbiegungen und andere abnormale Formen kommen nicht vor. Leichte Unregelmäßigkeiten werden erst zum Schluß ausgeglichen, wenn die Schraube schon als Ganzes rückverlagert ist (z. B. Ausgleichen von Verbiegungen, genaue parallele Einstellung, genau gleicher Abstand der einzelnen Windungen voneinander). Demnach scheint die Rückverlagerung in zwei Etappen zu verlaufen: 1. Grobe, rasche Rückverlagerung der ganzen Schraube, wobei die einzelnen Schlingen noch mehr oder weniger unregelmäßig verlaufen können; 2. Regelmäßige, parallele Einstellung aller Schlingen (Fig. 11). Ausnahmsweise findet man bei

*Spirogyra gallica* unter den rückverlagerten Zellen ab und zu solche, deren Chromatophoren stark verbreitert, also völlig ungekielt sind, und sich in unregelmäßigen Schlingen durcheinandergelegt haben. Möglicherweise handelt es sich dabei um ein Erweichen und Plastischwerden der Chromatophoren (s. oben).

Bei *Spirogyra S<sub>1</sub>* und überhaupt bei allen Formen, deren Chromatophoren sehr plastisch sind und daher zu einem verworrenen Knäuel zusammengeschleudert werden, ist die Rückverlagerung länger, komplizierter und unregelmäßiger. Bei *Spirogyra S<sub>1</sub>* vergehen 6—9 Tage bis zu einer vollständigen Rückverlagerung. Die Lage der Chromatophoren ist dann zwar regelmäßig, entspricht aber nicht stets der Ausgangsform; sie bleibt jedoch in diesem Zustand erhalten. (Z. B. ist auf diesem Wege aus einer einbänderigen Form eine doppelbänderige geworden.) Bis zur Erreichung der regelmäßigen Endform machen die durch die Rückverlagerung aufgelockerten Chromatophoren zahlreiche und überaus mannigfaltige Zwischenformen durch (Fig. 12; vgl. auch Küster 1937). Auch

in diesen abnormalen Plastidenkonfigurationen lassen sich bestimmte, immer wiederkehrende Beziehungen erkennen. Weil diese aber besonderes Interesse verdienen, sollen sie in einem eigenen Abschnitt behandelt werden. Nur soviel sei schon hier erwähnt, daß bei Spirogyren vom plastischen Plastidentypus die Rückverlagerung ähnlich in zwei Etappen verläuft wie bei *Spirogyra gallica*, nur setzen die Etappen nicht scharf hintereinander an. Zunächst erfolgt auch hier eine Auflockerung und möglichst gleichmäßige Verteilung der Chromatophorensubstanz auf die ganze Zelle, dann die Paralleleinstellung. Diese ist deshalb so schwierig, weil der plastische Chromatophor von *Spirogyra S<sub>1</sub>*, der schon bei der Schleuderung einen wirren Knäuel gebildet hatte, beim Auflockern meist eine sehr unregelmäßige Form bildet. Die Plastizität der Plastiden macht ein Verbiegen leicht möglich, daher findet beim Zurückbewegen der Bänder häufig eine Umbiegung und Schleifenbildung statt. (Das hebt auch Küster

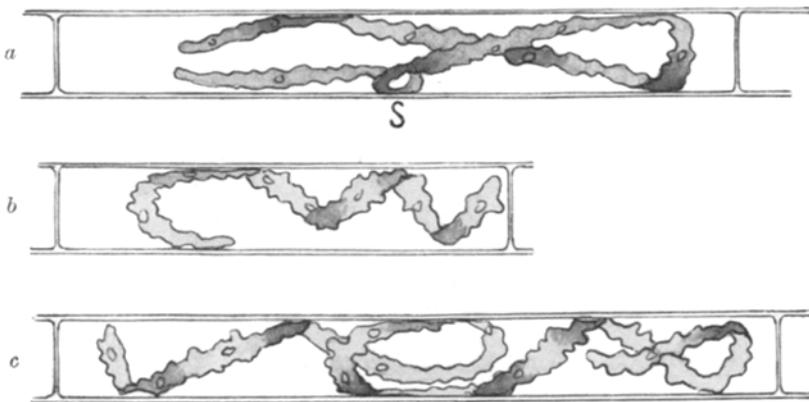


Fig. 12. Rückverlagerung bei *Spir. S<sub>1</sub>*. a zugezogene Schlinge bei S, b Schleifenbildung, c Schlinge inmitten des Chromatophoren.

1937 hervor.) Es werden bei der Rückverlagerung auch einzelne Bandteile flächenhaft verbreitert, manchmal ist es die Spitze des sich zurückbewegenden Bandes, manchmal wieder eine andere Stelle in der Mitte des Chromatophoren. Die Verbreiterung kann sich auch auf ein größeres Stück erstrecken. Die leichte Zerteilbarkeit des Chromatophoren bei *Spirogyra S<sub>1</sub>* führt auch teilweise zu Zerreißungen bei der Rückverlagerung, wenn das Plasma „zu heftig“ an dem Knäuel zerrt, um ihn zu entwirren.

Die mehrbänderige *Spirogyra majuscula* (*Spirogyra P<sub>2</sub>*) zeigte bei der Rückverlagerung die größte Unregelmäßigkeit. Zu den schon durch das Zentrifugieren abgerissenen Chromatophorenstückchen, die mannigfaltig gelappt, vom Plasma ringsum umgeben in der Zelle herumschwimmen, gesellen sich neue Stückchen, die bei der Rückverlagerung losgerissen werden. Um den Kern ist ein dichter Chromatophorenknäuel geballt, der noch lange erhalten bleibt, auch wenn der Kern schon längst wieder in die Mitte zurückgekehrt ist (vgl. Schmidt 1914). Einmal sah ich dabei, wie ein Chromatophorenstück zwischen

Kern und Querwand straff ausgespannt war. Es war durch diesen Zug dünn geworden und hatte seine Lappen verloren. Offenbar hatte es der Kern beim Zurückbewegen durch den Zellsaft Raum mitgenommen, durch das Festhaften am Plasma der Querwand, das sich auch wieder als ein sehr festes erweist, war die Spannung entstanden (Fig. 13; vgl. dazu de Vries 1889, 21).

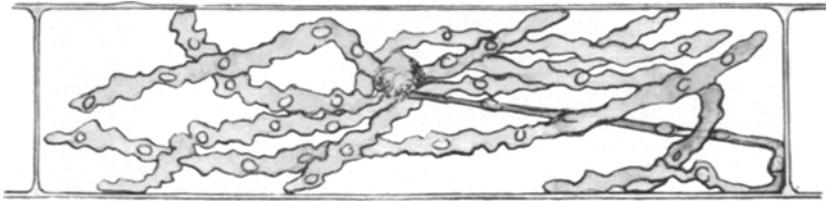


Fig. 13. Rückverlagerung bei *Spir. majuscula*. Zusammenballung der Chromatophoren um den Kern; ein Plastidenstück ist zwischen Kern und Querwand ausgezogen.

## 2. Über die Restitution der Schraubenform

Kurz soll noch geschildert werden, auf welchem Wege bei *Spirogyra*  $S_1$  die Restitution der Schraubenform nach der Schleuderung erfolgt. Eine ausführliche Behandlung dieses Vorganges wird Gegenstand einer eigenen Untersuchung sein; sie ist auch ohne eine genügende Unterlage von Zeichnungen und Photographien nicht möglich. Da die Chromatophoren „auf einen Haufen“ zusammengeschleudert sind, muß die Chloroplastenschraube bei der Rückverlagerung mehr oder weniger neu aufgebaut werden. Zunächst setzt, wie gesagt, eine heftige Plasmaströmung ein, die den Knäuel nach Möglichkeit auflockert, so daß gewissermaßen die ganze Zelle gleichmäßig mit Chromatophorenschraube ausgestattet ist. Der aufgelockerte Chromatophor entspricht in den allerseltensten Fällen einer freilich sehr zerknitterten und vollkommen unregelmäßigen Schraube. Dann erfolgt weiter nichts, als daß die einzelnen Windungen mit der Zeit in möglichst gleichmäßige und parallele Lage gebracht werden. Das wird offenbar durch das Cytoplasma herbeigeführt, da ja die Chromatophoren selbst vollkommen unbeweglich und unelastisch sind.

Bemerkenswerter und aufschlußreicher sind aber alle die Fälle, bei denen das aufgelockerte Band keine Schraube mehr bildet, sondern ein sehr mannigfaltiges System von Schlingen und Schleifen (Fig. 12 c). Gewöhnlich sind die Enden der Bänder schleifenartig umgebogen, doch finden sich oft noch dazu Schlingen in der Mitte. Das Bild dieser Schlingen ist auch von der Heftigkeit der Plasmaströmung beeinflusst, indem bei starker Strömung größere Teile des Bandes in der Richtung der Zellachse ausgezerrt werden.

Das Grundprinzip der Restitution ist nun folgendes: Es wird in diese verworrenen Schlingen eine Regelmäßigkeit hineingebracht, dadurch, daß sich benachbarte Bandteile zueinander parallel einstellen, und zwar immer in schräger Richtung, d. h. in einem Winkel zur Zellachse, nie parallel zu ihr (Fig. 14 a). Dieser Winkel muß zunächst für die ganze Zelle kein konstanter sein. Gewöhnlich ist der „Neigungswinkel“

nur für die eine Zellhälfte gleich, für die gegenüberliegende ist er kleiner oder größer. Man erhält dann regelmäßig abwechselnd steil und flach gewundene Chromatophorenteile (vgl. Küster 1937, 9). Wenn die Paralleleinstellung alle

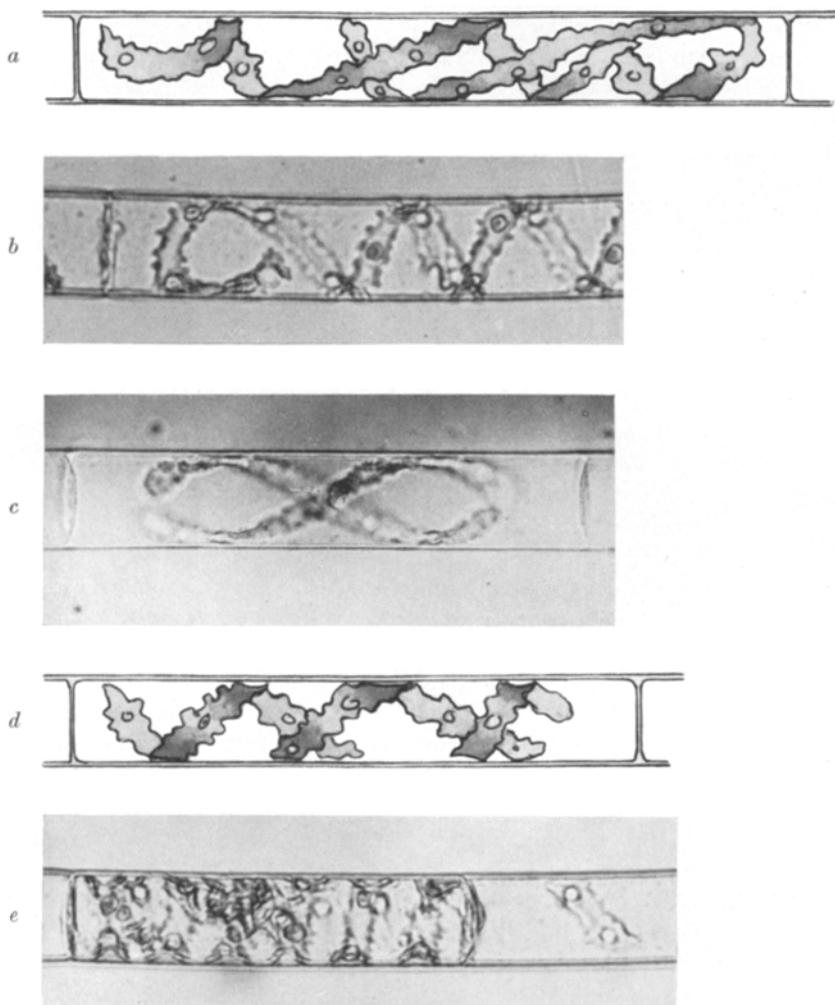


Fig. 14. Intrazelluläre Korrelation bei der Rückverlagerung von *Spir. S<sub>1</sub>*. *a* Beginn der Paralleleinstellung, *b* Anfang zu einer Doppelbänderigkeit, *c* Achterbildung, *d* schraubige Einstellung von getrennten Chromatophorenstücken, *e* ein isoliertes Chloroplastenstückchen stellt sich in der Zelle schräg ein.

Teile des Chromatophoren erfaßt hat, ist er von der ursprünglichen Form noch immer weit entfernt, denn ein Ende oder beide Enden sind schleifenartig umgebogen; oder es befindet sich sogar eine geschlossene Schlinge in der Mitte. Da auch die Endschleifen von der Paralleleinstellung mitbetroffen sind, so ist

dadurch an den Zellenden der Anfang zu einer Doppelbänderigkeit gegeben. Es beginnen nun tatsächlich die umgebogenen Chromatophorenden in der entgegengesetzten Richtung schraubenartig weiter zu wachsen. Im Schenkel der Schleife reißt dann gewöhnlich der Chromatophor. Auf diesem Wege würde eine dreibänderige Form entstehen, ich konnte Ansätze dazu beobachten. Wenn sich nur an einem Ende eine Schleife befindet, entsteht eine zweibänderige Form. Solche völlig zweibänderige Formen konnte ich sehr oft beobachten; ich benützte sogar die Zentrifuge als Mittel, mir aus einbänderigen Formen auf diesem Wege zweibänderige zu „züchten“, da ich sie zu anderen Experimenten brauchte. (Bei *Spirogyra S<sub>1</sub>* kommen auch von selbst zweibänderige Formen vor, und zwar entstehen sie durch ein außergewöhnlich starkes Wachstum der Chromatophoren, wodurch diese an die Querwand anstoßen, sich umbiegen und dann in der entgegengesetzten Richtung weiterwachsen. Kasanowsky 1913 hat an seiner *Spirogyra Nawaschini* diesen Vorgang zuerst beobachtet.)

Schleifen brauchen aber nicht schon durch die Schleuderung bewirkt worden sein, sie können auch erst bei der Rückverlagerung entstehen. Das kann man sehr häufig am Vorderende des sich zurückbewegenden Chromatophoren beobachten. Zunächst ist es gerade, oder etwas schräg gestellt, im Laufe der Rückverlagerung wird es schleifenartig umgebogen. Das läßt sich leicht so erklären, daß ein zur Zellachse schräg gelagertes Stück geknickt werden muß, wenn es in der Richtung der Zellachse zurückbewegt wird und wenn es außerdem sehr leicht verbiegsam ist (Fig. 14*b*). In diesem Fall ist eine Paralleleinstellung des umgebogenen Endes zuweilen schon zu beobachten, wenn die Rückverlagerung noch nicht vollkommen ist. Das gilt für eine langsame Rückbewegung. Bei einer raschen Rückbewegung wird das umgebogene Stück ebenfalls in der Zellachse gerade gestreckt. Überhaupt besteht ein gewisser Zusammenhang zwischen Rückbewegung und Paralleleinstellung, insofern als rasche Rückbewegung eine Schrägstellung zur Zellachse ausschließt. (Hier strömt das Plasma ja offensichtlich in der Richtung der Zellachse.) Bei langsamer Rückverlagerung läßt sich aber schon während der Rückverlagerung manchmal Paralleleinstellung beobachten. — Über die bedeutend komplizierteren Fälle, wo geschlossene Schlingen sich in der Mitte der Chromatophoren befinden, kann ich vorläufig nur sagen, daß ich einmal beobachtete (vgl. Fig. 12*a*), wie eine solche Schlinge „zugezogen“ worden war und damit verschwand. Die Torsion des Chromatophoren an dieser Stelle glättet sich wahrscheinlich mit der Zeit.

Nicht immer erfolgt Doppelbänderigkeit unter Mitwirkung von Chromatophorenwachstum, sie kann auch ausschließlich durch Paralleleinstellung der Bänder hervorgerufen werden. Diese sind dann freilich nur sehr flach gewunden, da jetzt ein halber Chromatophor auf dieselbe Länge ausreichen muß wie zuerst ein ganzer. Der einfachste Fall führt zur Bildung eines Achters. Es werden z. B. bei der Rückverlagerung beide Chromatophorenden zurückbewegt, am zentrifugalen Pol entsteht eine Schleife. Die zurückbewegten Chromatophorenteile stellen sich nun zur Zellachse schräg und überkreuzen sich dadurch, im optischen Bilde jedenfalls. Ihre Enden kommen einander näher, ja sie können sich fast berühren, wodurch ein geschlossener Achter vorgetäuscht werden kann

(Fig. 14c). Solche Achter sah ich längere Zeit bestehen. Aber auch hier reißt zuweilen der Chromatophor im Schenkel der Schleife durch und es entstehen zwei Bänder. Achter können aber auch noch auf viele andere Arten entstehen.

Aus alledem ist ersichtlich, daß die „Schraubigkeit“ nicht in einer „Struktur“ der Chromatophoren begründet sein kann. Noch weitere Beobachtungen bestätigen das. Einmal, auch wenn der Chromatophor in mehrere Stücke zerrissen ist, was bei der Rückverlagerung gelegentlich vorkommt, stellen sich diese Stücke zueinander parallel ein, obwohl sie untereinander nicht mehr zusammenhängen (Fig. 14d). Zentrifugiert man Zellen, die sich eben in Teilung befinden, so bleibt manchmal noch ein kleines Chromatophorenstückchen in der einen Zelle zurück (vgl. van Wisselingh 1909). Dieses Stückchen wird durch die Plasmaströmung von der Querwand weg gegen die Zellmitte zu getragen und stellt sich dort schräg ein. Es nimmt die Winkelstellung zur Zellachse an, die es im ganzen großen Chromatophoren gehabt hätte (Fig. 14e). Es vermag zu wachsen und eine Schraube, wenigstens in wenigen Windungen zu restituieren. (Darauf weist van Wisselingh 1909 hin; nur von der Schrägstellung des Chromatophorenstückchens sagt er nichts.)

Wir folgern, daß eine Korrelation die *Spirogyra*-Zelle beherrschen muß, die auch abnormalen Bändern ihre Schraubigkeit zurückgibt. Aktives Bewegungsorgan ist natürlich das Cytoplasma. Die Restitution der Plastidenform, die sich bei *Micrasterias* leicht verständlich und übersichtlich vollzieht (vgl. Eibl 1939), findet sich auch bei den viel komplizierteren Lageverhältnissen der *Spirogyra*-Zelle wieder.

### 3. Die Rückverlagerung in der Querrichtung

Die Rückverlagerung von Chromatophoren, die in der Querrichtung verlagert worden waren, erfolgt bei allen Formen rascher als in der Längsrichtung; es ist ja dabei auch eine bedeutend kürzere Strecke zu durchmessen (z. B. bei *Spirogyra S<sub>1</sub>* 24 : 152, bei *Spirogyra pseudovarians* 36 : 100). Es lassen sich aber auch hier wiederum typische Unterschiede im Verhalten der Chromatophoren feststellen.

Bei *Spirogyra S<sub>1</sub>*, wo die Rückverlagerung in der Längsrichtung eine Woche braucht, ist sie in der Querrichtung in 1 oder 2 Tagen erfolgt. Das würde ungefähr stimmen, da die Zellen durchschnittlich 6mal so lang wie breit sind. Nur muß bedacht werden, daß ja bei der Paralleleinstellung der gestörten Form gewissermaßen Zeit verloren geht und daher die Rückverlagerung in der Längsrichtung eigentlich kürzer zu erwarten wäre. Bei dieser Form ist die Rückverlagerung auch deutlich eine rein passive, hervorgerufen durch das Cytoplasma. (Gicklhorn 1933, 584 macht auf die Ähnlichkeit der Rückverlagerung mit der Restitution eines kontrahierten Chromatophoren aufmerksam — das ist bei der Rückverlagerung von *Spirogyra S<sub>1</sub>* in der Querrichtung deutlich zu sehen.) Schon nach 2 hs haben die projizierten Windungen ihre Breite verloren und ihre ursprüngliche Form wieder erhalten. Fig. 15 zeigt ein Beispiel einer solchen Rückverlagerung. Die einzelnen Chromatophorenabschnitte sind nach den Pyrenoiden

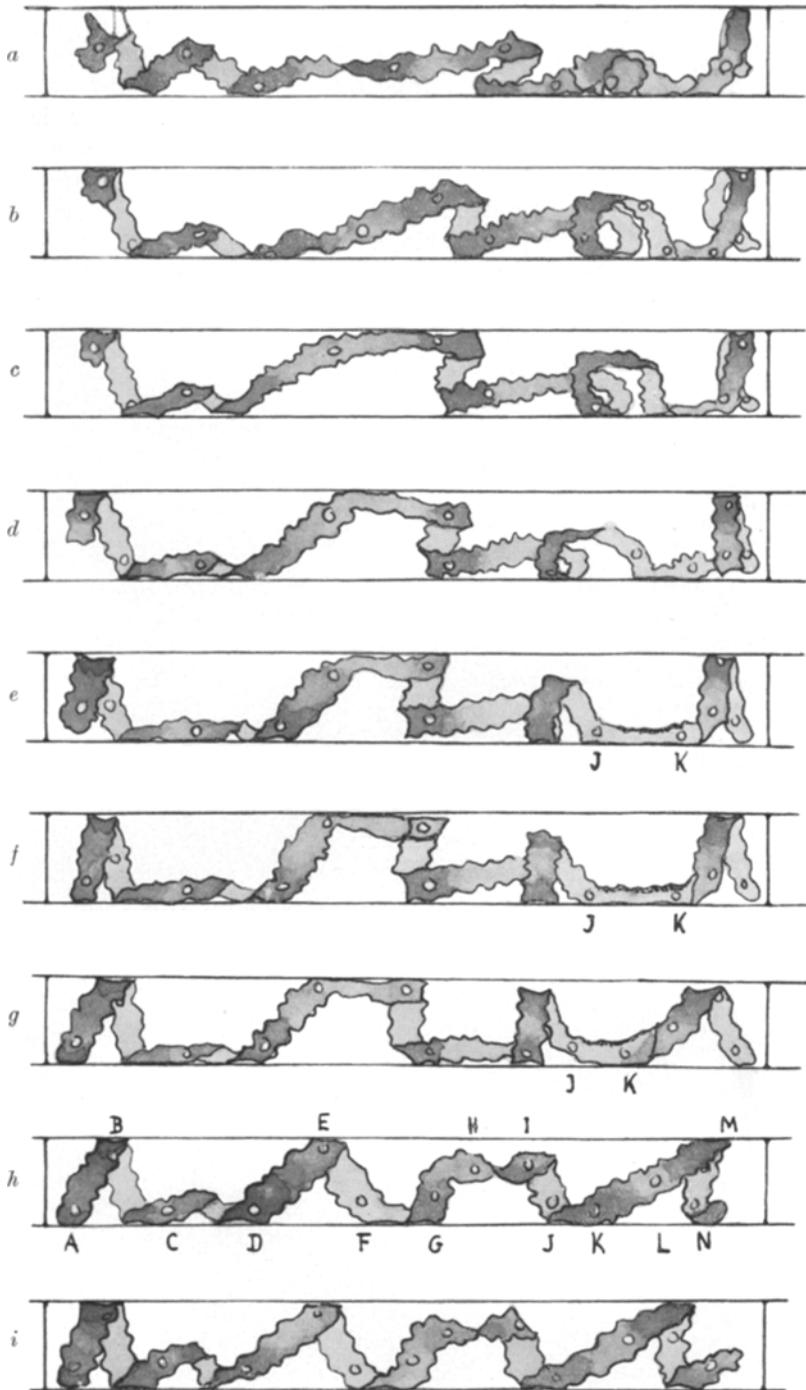


Fig. 15. Rückverlagerung von *Spir. S*<sub>1</sub> in der Querrichtung. *a* Freitag 10<sup>b</sup>26, *b* 11<sup>b</sup>20, *c* 12<sup>b</sup>26, *d* 14<sup>b</sup>26, *e* 15<sup>b</sup>32, *f* 17<sup>b</sup>20, *g* 18<sup>b</sup>35, *h* Samstag 10<sup>b</sup>30, *i* 12<sup>b</sup>55.

A—N gut zu unterscheiden. Der plastische Chromatophor läßt Torsionen zu, wie z. B. zwischen H und I um 10<sup>h</sup>30' am Samstag zu sehen ist. Auch kleine Wülste können gebildet werden (z. B. am Abschnitt IK, Freitag 17<sup>h</sup>20'). Auffällig ist, wie die Chromatophorenden A und N sich nach vorwärts schrauben, sobald sie im Plasma gleitfähig geworden sind (vgl. A von 10<sup>h</sup>26' bis 18<sup>h</sup>35' am Freitag, N von 10<sup>h</sup>30' bis 12<sup>h</sup>55' am Samstag).

Bei *Spirogyra pseudovarians* ging die Rückverlagerung in der Querrichtung ebenfalls rasch, 1<sup>1</sup>/<sub>2</sub>—2 hs nach der Zentrifugierung hatten die Windungen wieder den oberen Teil der Zelle erreicht; das ist bedeutend rascher als in der Längsrichtung, denn da war vollständige Rückverlagerung gewöhnlich erst nach 3 Tagen erreicht. Bestünde nun dieselbe Beziehung wie bei *Spirogyra S*<sub>1</sub>, so müßte, da die Zelle im Mittel 3 mal so lang wie breit ist, nach maximal 6 hs die Rückverlagerung in der Längsrichtung erfolgt sein. Dem ist aber nie so. — Bei *Spirogyra gallica* erfolgt eine Rückverlagerung in der Querrichtung auch innerhalb von 2—4 hs, also auch bedeutend rascher als in der Längsrichtung. Denn da hier die Zelle 2—3 mal so lang wie breit ist, sollte die Rückverlagerung in der Längsrichtung nach maximal 12 hs erfolgt sein, sie braucht aber, wie oben gesagt wurde, 2—3 Tage. — Man kann aus diesem Grunde der Rückverlagerung in der Querrichtung gut unter dem Mikroskop zusehen. Mit einem Okularmikrometer läßt sich die Rückbewegung sogar messen, oder besser — es läßt sich feststellen, inwieweit sich jedesmal innerhalb eines bestimmten Zeitabschnittes der Chromatophor vorwärts bewegt hat. Gemessen konnte natürlich immer nur der oberste Rand einer einzigen Schlinge werden; und zwar wurde gewöhnlich die erste von rechts oder links genommen. Die einzelnen Windungen bewegten sich, wenigstens bei *Spirogyra pseudovarians* ziemlich gleich rasch und erreichten daher fast zur gleichen Zeit den oberen Rand. Bei *Spirogyra gallica* wurde manchesmal auch eine etwas größere Verschiedenheit in der Rückbewegung der Schlingen beobachtet. Ich greife einige Durchschnittsbeispiele solcher Messungen heraus:

*Spirogyra pseudovarians* am 22. IV. 1938 um 10<sup>h</sup>30' zentrifugiert (60', 2500 Touren). Die Beobachtung setzte erst um 11<sup>h</sup>45' ein; um diese Zeit war der vordere Rand der beobachteten Schlingen bereits sieben Striche vom zentrifugalen Zellrand entfernt. Darauf wurde alle 15' der Abstand dieses Chromatophorenteiles vom zentrifugalen Zellrand beobachtet.

11 <sup>h</sup> 45'	. . . . .	7	Striche
12 <sup>h</sup>	. . . . .	9	„
12 <sup>h</sup> 15'	. . . . .	10,5	„
12 <sup>h</sup> 30'	. . . . .	11,5	„
12 <sup>h</sup> 45'	. . . . .	12	„
13 <sup>h</sup> 15'	. . . . .	12,5	„

Um 13<sup>h</sup>15' war der obere Zellrand erreicht. (Die ganze Zelle war 13,5 Teilstriche breit, wobei ein Strich 3  $\mu$  entspricht.) Auffällige Plasmafäden, die vom oberen Zellrand entsprangen und am Chromatophor ansetzten, waren nicht zu bemerken (vgl. dagegen die Abb. a auf Fig. 15). — Auch für *Spirogyra gallica* und *pseudogallica* ließen sich ähnliche Rückbewegungen feststellen.

Z. B. *Spirogyra gallica* (21 Striche breit) am 21. XI. 1938 50' 3000 Touren zentrifugiert. Verlagerung ca. auf  $\frac{1}{3}$ . Die Schleuderung hörte auf um 12<sup>h</sup>58', die Beobachtung begann um 13<sup>h</sup>1'.

13 <sup>h</sup> 01'	11,5 Striche
13 <sup>h</sup> 30'	15 „
14 <sup>h</sup> 05'	18,5 „
14 <sup>h</sup> 30'	20 „

*Spirogyra pseudogallica* (18 Striche breit) am 30. XI. 1938. Die Zentrifugierung hatte ca. um 9<sup>h</sup>55' aufgehört, die Beobachtung begann um 10<sup>h</sup>.

10 <sup>h</sup>	5 Striche
10 <sup>h</sup> 15'	8 „
10 <sup>h</sup> 30'	9 „
10 <sup>h</sup> 45'	10 „
11 <sup>h</sup>	10,5 „
11 <sup>h</sup> 15'	11 „
11 <sup>h</sup> 30'	11,5 „
11 <sup>h</sup> 45'	12 „
12 <sup>h</sup>	12 „

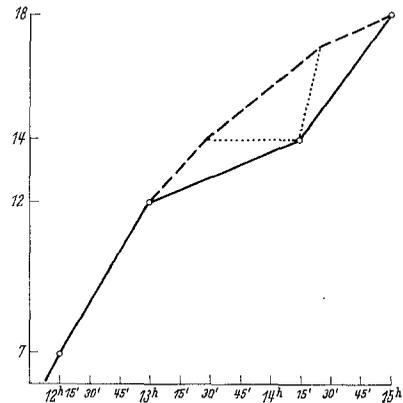
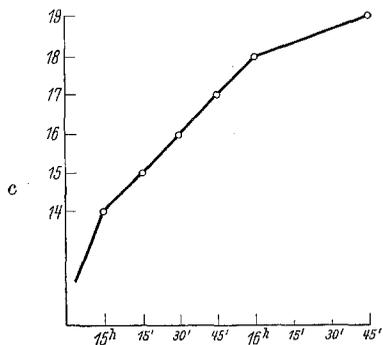
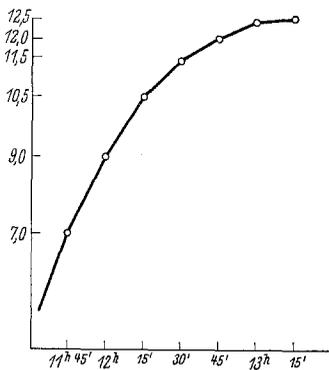
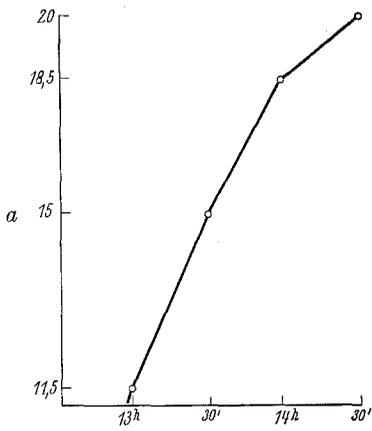


Fig. 16. Kurven über den Verlauf der Rückverlagerung in der Querrichtung. a *Spir. gallica*, b *Spir. pseudovarians*, c *Spir. gallica*, d *Spir. pseudogallica*. Erklärung siehe Text.

Man sieht also, daß die Rückbewegung anfangs rascher geht und gegen das Ende zu immer mehr abklingt<sup>1)</sup>. Bei der zuletzt angeführten Rückbewegung von *Spirogyra pseudogallica* war ein nahezu völliger Stillstand schon eingetreten, bevor der Chromatophor seine ursprüngliche Lage zur Gänze wieder eingenommen hatte.

Der Zuwachs der Rückverlagerung ( $\Delta RV$ ) innerhalb von konstant aufeinanderfolgenden Zeitabschnitten ( $\Delta t$ ) bleibt somit nicht gleich, sondern wird immer kleiner. Die Werte ergeben, graphisch dargestellt, eine Kurve, die anfangs steil ansteigt und dann immer flacher wird (Fig. 16 a, b).

Nicht immer zeigt die Beobachtung der Rückverlagerung in der Querrichtung diese Beziehungen so genau; zuweilen hatte es den Anschein, als erfolge die Chromatophorenbewegung zunächst ziemlich gleichmäßig, um dann gegen das Ende zu stark abzuklingen (Fig. 16 c). Dazu muß betont werden, daß die Genauigkeit der Mikrometerablesung in unserem Falle eine beschränkte ist. — Dann kommen aber auch Fälle vor, wo effektiv die Bewegung auf einmal wieder rascher wird. Beobachtet man genauer, so sieht man, daß in solchen Fällen der Chromatophor eine Weile in seiner Bewegung stecken bleibt und sich darauf ruckweise vorwärts schiebt, und zwar bis zu jener Stelle, die er hätte einnehmen müssen, falls er sich „normal“ vorwärts bewegt hätte (vgl. die etwas schematisierte Kurve auf Fig. 16 d). Das Stecken- oder Hängenbleiben des Chromatophoren kann natürlich nur irgendwie im plasmatischen Wandbelag stattfinden.

#### 4. Elastizität

Für die besprochene Rückverlagerung der „steifen“ Chromatophoren in der Querrichtung läßt sich folgende Beziehung aufstellen:

$$d RV/dt = K (A-a).$$

Der auf diese Weise charakterisierten Bewegung entspricht eine Kraft, deren Größe dauernd abnimmt. Sie ist also abhängig vom Abstand des Chromatophoren vom zentripetalen Zellrand, und zwar ist sie diesem Abstand proportional. — Denkt man sich etwa eine Stahlfeder zusammengedrückt und dann ausgelassen, so wird ihre Rückbewegung ebenfalls keine gleichförmige sein, sie wird sich gegen das Ende zu immer mehr verzögern. Die Ursache liegt in der Elastizität der Feder. Durch Deformation wird eine Kraft geweckt, die nach dem Hooke'schen Gesetz direkt proportional mit der Größe der Deformation wächst (innerhalb der sog. Elastizitätsgrenze). — Deformiert man die Stahlfeder nun nicht der Länge nach, sondern in der dazu senkrechten Richtung, so gelten dieselben Beziehungen. Nur ist die elastische Kraft eine relativ größere.

Wir sind damit zur Frage gekommen, ob der Chromatophor von *Spirogyra*, wenigstens in gewissen Zuständen, elastische Eigenschaften besitzt. Es dürfen elastische Gestaltsveränderungen natürlich nicht verwechselt werden mit Veränderungen, die sich unter dem Einfluß der Oberflächenspannung vollziehen. Kite (1913) schreibt den Chloroplasten eine höhere Viskosität und Elastizität

<sup>1)</sup> Andrews (1915) beobachtete bei *Closterium moniliferum* das Gegenteil, nämlich zunächst eine langsame und dann eine immer raschere Rückverlagerung.

zu als dem Plasma, in das sie eingebettet sind. Lepeschkin (1924) meint, die Plastiden könnten sowohl flüssig sein als auch ein zähes Gel bilden, was die kolloidale Natur der Chloroplastensubstanz beweise. In ganz ähnlicher Weise nimmt Küster (1935) zu diesem Problem Stellung, indem er einerseits Zeugnisse anführt, die für ein „nicht geringes Maß von Rigidität“ sprechen, „das den Schraubenbändern zukommt“, andererseits Beweise für den flüssigen Aggregatzustand der Bänder bringt. Auch Weber (1925b) hat gezeigt, wie steif die Bänder bei *Spirogyra* werden können, was sich dann in ihrem Plasmolyseverhalten kundtut. Scarth (1924) hält die *Spirogyra*-Chromatophoren für fest, elastisch und gallertig; sie sind erst durch bestimmte Einwirkungen verflüssigbar. Im Gegensatz dazu betont Gieckhorn (1933), die Bänder seien stets von flüssiger Natur. Kontraktionen der Bänder deuten nach ihm nicht auf eine Verflüssigung, sondern bloß auf eine Änderung der Grenzflächenspannung zwischen Plasma und Plastiden.

Zum Beweis dafür, daß der *Spirogyra*-Chromatophor keinerlei elastische Kräfte besitzt, führt er folgenden Versuch an (S. 587). Zunächst werden die Chromatophoren durch Schleuderung in einer Richtung vollkommen verlagert. Darauf werden die Fäden umgedreht und in der entgegengesetzten Richtung noch einmal zentrifugiert. Dabei geschieht, nach Gieckhorn, bei geringer Tourenzahl zunächst nichts, bei entsprechend höherer Tourenzahl dagegen werden die zusammengeschleuderten Chromatophorenhaufen oft wieder zurückverlagert. Einzelne Bänder werden dabei in lange gerade Stücke ausgezogen. Wäre nun der Chromatophor elastisch, so folgert Gieckhorn, so müßte die Schleuderung in der entgegengesetzten Richtung seiner Elastizität zu Hilfe kommen und seine normale Form wieder herstellen. Da dies jedoch nicht erfolge, so könne der Chloroplast nicht elastisch sein. — Ein ähnliches Experiment, freilich zu einem anderen Zweck, hat Northen (1938) gemacht; es gelang ihm, die Chromatophorenmasse bis zu „15-times“ von rechts nach links und wieder zurück von links nach rechts zu schleudern. Nach der Abbildung zu schließen, fand dabei keine Auflockerung der Chromatophoren statt. (Die Zellen waren offenbar auch nach 15-maligem Hin- und Herzentrifugieren noch am Leben. Was für eine Bewandnis es dabei mit dem Chromatophor hatte, wird nicht näher berichtet.)

Ich wandte nun den Versuch von Gieckhorn zunächst auf *Spirogyra*  $S_1$  an und konnte daran die Befunde des Autors bestätigen; bei Schleuderung in entgegengesetzter Richtung zeigte sich keine oder jedenfalls nur schlechte Auflockerung des Knäuels, welche geeignet war, die Lagerung der Bänder nur noch verworrener zu gestalten. — Methodisch verfuhr ich so, daß ich ein Fadenbündel jedesmal am zentripetalen Ende mit Paraffin, oder Vaseline an der Wand des Röhrchens festklebte.

Sodann zentrifugierte ich nach derselben Methode *Spirogyra gallica* und *pseudogallica*, und zwar ein Material mit Chromatophoren, von deren „Rigidität“ ich mich vorher durch Zentrifugierungszeit, Zentrifugierungsbild und die Rückverlagerung in der Querrichtung überzeugt hatte. Zunächst ist vorzuschicken, daß der Kern, der sich in der Mitte der Zelle befindet, bei *Spirogyra gallica* viel rascher verlagert wird als der Chromatophor (vgl. Fig. 1a). Die Abb. a auf Fig. 17 zeigt den Kern rechts oben in der Zelle. Hier war die Schleuderung zuerst von rechts nach links erfolgt, der Kern war auf die linke Querwand geschleudert worden, der Chromatophor auf die linke Seite — wahrscheinlich nur bis zur Hälfte — verlagert worden (Schleuderungsdauer 15', Tourenzahl 2500). Darauf hatte die Schleuderung in der umgekehrten Richtung, also von links nach rechts eingesetzt (10', 2500). Der Kern wurde dadurch beinahe ganz zurückverlagert, die drei ersten Windungen des Chromatophoren (von rechts gerechnet) haben sich aufgelockert, die hintersten sind noch zusammen-

geschoben. Noch eindrucksvoller ist die Abb. *b* — hier ist eine vollständige Auflockerung erfolgt, es hat aber schon wieder eine Zusammenschiebung in der entgegengesetzten Richtung eingesetzt. Es darf nämlich dabei auch nicht übersehen werden, daß in dem Augenblick, wo das Auflockern des Chromatophoren einsetzt, schon wieder ein neues Zusammenschieben beginnt. Bei langem Zentrifugieren erhält man auf der entgegengesetzten Seite neuerdings einen vollständig zusammengeschobenen Chloroplasten. Wenn man die Zwischenzustände nicht kennt, so könnte man glauben, er sei als ganzer Knäuel zurückzentrifugiert worden. — Ist bei der ersten Zentrifugierung der Chromatophor nur wenig verlagert worden (etwa  $\frac{1}{4}$ ),

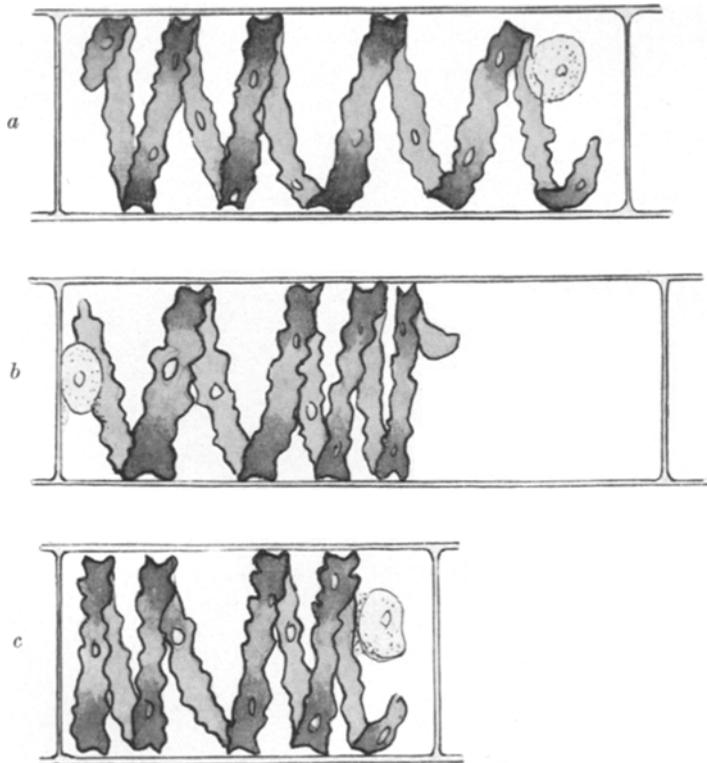


Fig. 17. *Spir. gallica* zweimal in entgegengesetzter Richtung zentrifugiert. *a* und *c* zuerst von rechts nach links, dann von links nach rechts, *b* zuerst von links nach rechts.

so erfolgt beim Rückzentrifugieren nahezu keine Auflockerung, wohl aber setzt ein Zusammenschieben auf der Gegenseite ein (Fig. 17 *c*). Das Zusammenschieben geht jedenfalls rascher als das Auflockern. Wenn natürlich Schlingen beim Schleudern durcheinander geraten, sich miteinander verwirren, was man ja auch bei Federn erreichen kann, so erfolgt beim Zurückschleudern selbstverständlich keine Auflockerung. (Durch mehrfachen Wechsel der Zentrifugierungsrichtungen kann man auch steife Chromatophoren in überaus verworrene Lagerungen bringen.)

Wenn elastische Kräfte den Plastiden zuzusprechen sind, so muß auch die Rückverlagerung in der Längsrichtung einen ähnlichen Verlauf zeigen wie in der Querrichtung. Messend läßt sie sich, da sie 2—3 Tage dauert, nicht gut

verfolgen, aber soviel zeigt sich fast immer, daß nach 24 hs die Rückverlagerung  $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$  erreicht hat, nach 48 hs  $\frac{3}{4}$ — $\frac{7}{8}$ , und nach 3 Tagen vollständig ist. Diese Befunde sprechen immerhin nicht gegen die Annahme elastischer Fähigkeiten.

Aus dem Vergleich mit einer Feder wird auch klar, weshalb die Rückverlagerung in der Querrichtung um soviel rascher geht als in der Längsrichtung.

Alle diese Erwägungen gelten, wie gesagt, nur für Formen mit steifen Chromatophoren. Daß bei den Formen mit plastischen Chromatophoren der Restitutionsvorgang bei der Rückverlagerung sich nicht in so verhältnismäßig einfacher Weise abspielt, wurde oben gezeigt (Fig. 14, 15). — Selbstverständlich liegt, meiner Überzeugung nach, mit alldem noch kein zwingender Beweis für Elastizität vor. Auch wenn bloß die Steifheit größer wäre, ließe sich die raschere Rückverlagerung als bei *Spirogyra*  $S_1$  verstehen.

### Zusammenfassung

1. Die Untersuchung des Verlagerungsbildes verschiedener *Spirogyra*-Species bringt zwei typische Arten der Verlagerung; in dem einen Fall wird die Chloroplastenschraube als Ganzes, also wie eine Feder zusammengeschoben, im anderen Fall werden die Windungen ausgezogen. Das ganze Band wird dann auf einen Haufen zusammengeschleudert. Durch Cu-Wasser läßt sich das Verlagerungsbild beeinflussen, durch Äther nicht.

2. Die beiden Verlagerungstypen lassen sich auf Unterschiede in der Konsistenz der Chromatophoren zurückführen; es gibt demnach bei *Spirogyra* „steife“ und „weiche“ Chromatophoren.

3. Auch die Verlagerungszeiten der einzelnen *Spirogyra*-Species zeigen, auch wenn man sie auf eine einheitliche Vergleichsbasis bezieht, große Unterschiede. Bei steifen Chromatophoren finden sich hohe Verlagerungszeiten, bei weichen niedere.

4. Die Verlagerung in der Querrichtung zeigt dieselben typischen Unterschiede wie die Verlagerung in der Längsrichtung. Sie geht aber bei allen Formen relativ schwerer als in der Längsrichtung.

5. Verlagerungszeit und Verlagerungsbild der Chromatophoren derselben Species können zu verschiedenen Zeiten und Umständen sehr verschieden sein. Es ist also der physikalische Zustand der Chromatophoren veränderlich.

6. Bei der Rückverlagerung tritt der Unterschied zwischen steifen und weichen Chromatophoren besonders deutlich hervor.

7. Bei Chromatophoren vom plastischen Typus wird die Schraubenform mehr oder weniger neu aufgebaut. Hier offenbart sich eine Korrelation, die die ganze *Spirogyra*-Zelle beherrscht und den abnormal gewundenen Bändern immer wieder ihre Schraubigkeit zurückgibt.

8. Bei Formen mit steifen Chromatophoren beruht die Rückverlagerung bloß auf einem Ausdehnen der zusammengeschobenen Schraube. Es ist möglich, daß dabei eine Eigenelastizität der Bänder mit im Spiele ist.

## Literatur

- Andrews, F. M., 1903, Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. **38**, 1.
- , 1915, Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. **56**, 221.
- Cholnoky, B. v., 1931, Untersuchungen über den Plasmolyse-Ort der Algenzellen III. Protoplasma **12**, 321.
- Czurda, V., 1925, Zur Kenntnis der Kopulationsvorgänge bei *Spirogyra*. Arch. f. Prot. **51**, 439.
- , 1932, Zygnemales. Paschers Süßwasserflora, Heft 9.
- , 1937, Conjugatae. Linsbauers Handb. d. Pflanzenanat.
- Eibl, K., 1938, Kontraktion des Chromatophoren bei *Micrasterias rotata*. Protoplasma **32**, 251.
- Gicklhorn, J., 1933, Über aktive Chloroplastenkontraktion bei *Spirogyra* und den Aggregatzustand der Spiralbänder. Protoplasma **17**, 571.
- Heilbrunn, L. V., 1920, The physical effect of anesthetics upon living protoplasm. Biol. Bull. **39**, 307.
- Höfler, K., 1936, Vertragen Rotalgen das Zentrifugieren? Protoplasma **26**, 377.
- Lepeschkin, W. W., 1924, Kolloidchemie des Protoplasmas, 1. Aufl. Berlin.
- Kasanowsky, V., 1913, Die Chlorophyllbänder und Verzweigung derselben bei *Spirogyra Navaschini*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **31**, 55.
- Kite, G. L., 1913, Studies on the physical properties of protoplasm: I. The physical properties of protoplasm of certain animal and plant cells. Amer. Journ. Physiol. **32**, 146.
- Kolkwitz, R., 1899, Die Wachstumsgeschichte der Chlorophyllbänder von *Spirogyra*. Botanische Untersuchungen, Schwendener dargebracht, 271.
- Küster, E., 1924, Experimentelle Physiologie der Pflanzenzelle. Abderhaldens Handb. d. Biol. Arbeitsmeth. Abt. XI, Teil I, 961.
- , 1935, Die Pflanzenzelle. Jena.
- , 1937, Pathologie der Pflanzenzelle. II. Pathologie der Plastiden. Protoplasma-Monographien **13**, Berlin.
- Lloyd, F. E., 1926, Maturation and Conjugation in *Spirogyra longata*. Transact. R. Canad. Inst. Toronto **5**, 151.
- Meyer, A., 1920, Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. Jena.
- Mottier, F. A., 1899, The effect of centrifugal force on the cell. Ann. of Botan. **13**, 325.
- Northen, H. T., 1938, Studies of Protoplasmic Structure in *Spirogyra*. I. Elasticity. — II. Alterations of protoplasmic Elasticity. Protoplasma **31**, 1.
- Pfeffer, W., 1892, Über die Anwendung des Gipsverbandes für pflanzenphysiologische Studien. Ber. d. k. Sächs. Ges. d. Wiss., Math.-phys. Kl., Jahrg. 1892, 538.
- Sakamura, T., 1922, Über die Selbstvergiftung der Spirogyren im destillierten Wasser. Bot. Magazine, Tokyo **36**, 134.
- , 1933, Beiträge zur Protoplasmaforschung an *Spirogyra*-Zellen. Journ. Fac. science, Hokkaido Imp. Univ., Ser. V, **2**, 287.
- Scarath, G. W., 1924, Colloidal changes associated with protoplasmic contraction. Quarterly Journ. Exper. Physiol. **14**, 99.
- Schindler, H., 1938, Tötungsart und Absterbebild. I. Der Alkalitod der Pflanzenzelle. Protoplasma **30**, 186.
- Schmidt, E. W., 1914, Das Verhalten von *Spirogyra*-Zellen nach Einwirkung hoher Zentrifugalkräfte. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **32**, 35.

- Schönleber, Kl., 1935, Reizplasmose bei *Spirogyra*. *Planta* **24**, 387.
- Scücs, J., 1913, Über einige charakteristische Wirkungen des Aluminiumions auf das Protoplasma. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **52**, 269.
- Vries, H. de, 1889, Über die Kontraktion der Chlorophyllbänder bei *Spirogyra*. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* **7**, 19.
- Weber, F., 1921, Zentrifugierungsversuche mit ätherisierten Spirogyren. *Biochem. Zeitschr.* **126**, 21.
- , 1924a, Protoplasmaviskosität kopulierender Spirogyren. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* **42**, 279.
- , 1924b, Krampfplasmolyse bei *Spirogyra*. *Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol.* **206**, 629.
- , 1924c, Methoden der Viskositätsbestimmung des lebenden Protoplasmas. *Abderhaldens Handb. d. Biol. Arbeitsmeth., Abt. XI, Teil II*, 655.
- , 1925a, Physiologische Ungleichheit bei morphologischer Gleichheit. *Österr. Bot. Zeitschrift* **74**, 256.
- , 1925b, Schraubenplasmolyse bei *Spirogyra*. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* **43**, 217.
- , 1929a, Fadenziehen des Endoplasmas bei *Spirogyra*. *Protoplasma* **6**, 159.
- , 1929b, Zentrifugierung und Protoplasmaviskosität. *Protoplasma* **7**, 444.
- Wisselingh, C. van, 1909, Zur Physiologie der *Spirogyra*-Zelle. *Beihefte Bot. Zentralbl.* **24**, Abt. I, 133.