

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Gießen.)

REIZPLASMOSCHISE BEI SPIROGYRA.

Von
KLARA SCHÖNLEBER
(Gießen).

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 26. Juli 1935.)

Unter Plasmoschise versteht man eine Spaltung des protoplasmatischen Wandbelages einer Zelle; die Spaltung läßt den der Vakuole unmittelbar anliegenden Teil von der äußeren, der Wand anliegenden Schicht abrücken.

Vorgänge dieser Art sind von ISRAEL (1897), KNY (1897), SCARTH (1924), LAPIQUE (1924), WEBER (1929), KÜSTER (1927 und 1929) u. a. beschrieben und benannt worden. Unzweifelhaft war aber NÄGELI (1893) der erste, der die später als Plasmoschise bezeichneten Vorgänge gesehen und beschrieben hat; in seiner Abhandlung über die oligodynamischen Wirkungen geringster Metallbeigaben beschreibt er für *Spirogyra* dieselben Kontraktionen des Chlorophyllapparates und dieselbe Erhaltung des wandständigen Protoplasmas, auf welche sich unsere nachfolgenden Mitteilungen beziehen werden.

Offenbar kann Plasmoschise auf verschiedene Weise zustande kommen (vgl. KÜSTER, 1929, S. 31): entweder es handelt sich um eine osmotische Kontraktion, an der die innere Protoplasmaschicht in anderem Maße sich beteiligt als die äußere; werden nämlich die äußeren Schichten permeabel, so kann bei Einwirkung eines hypertonschen Mediums Plasmoschise eintreten. Für diese Form der Plasmoschise läßt sich annehmen, daß die äußeren Schichten abgestorben oder im Absterben begriffen sind, während die inneren ihre Semipermeabilität, d. h. ihr Leben sich erhalten haben. Diese Erscheinungen werden freilich daraufhin zu prüfen sein, ob wirklich die inneren Schichten des Protoplasmas osmotische Kontraktion erfahren haben, oder ob lediglich die Vakuolenhülle oder der „Tonoplast“ mit oder ohne Tonoplastenscheide (LEDERER, 1935) sich kontrahiert hat — Vorgänge, die man nicht eben besonders glücklich als Tonoplastenplasmolyse bezeichnet hat —, und ob vielleicht alle Schichten, die als Protoplasma bezeichnet zu werden verdienen, an der Wand liegen geblieben sind (KÜSTER 1929, S. 30). Plasmoschiseformen dieser Art hat noch neuerdings GROHROCK (1935) beschrieben, der an seinen, nach Plasmolyse stark kontrahierten *Saprolegnia*-Protoplasten eine äußere Plasmaschicht nach Zusatz hypertonscher Mittel an ihrem Platz liegen bleiben und die inneren Schichten sich deutlich kontrahieren sah.

Im andern Fall spielen sich die Erscheinungen der Plasmoschise in der Weise ab, daß auch die äußeren Schichten lebendig bleiben und die inneren unter Anzeichen, die vielleicht ein Absterben bedeuten oder ihm vorausgehen können, aber durchaus nicht immer mit so schwerer Schädigung der Plasmaschichten verbunden sind, sich mehr oder minder stark zusammenziehen. Vorgänge dieser zweiten Art haben vermutlich vielen Beobachtern der *Spirogyra*-Zellen vorgelegen. Zu ihnen gehören auch die Erscheinungen, von denen in folgendem die Rede sein soll.

Wenn ich mit dem Titel meiner Mitteilung die hier behandelten Erscheinungen als „Reizplasmoschise“ bezeichne, so geschieht es, um sie in Parallele zu denjenigen Vorgängen zu stellen, die von zahlreichen Forschern als Reizplasmolyse beschrieben worden sind (vgl. BENECKE 1900; KÜSTER 1929, S. 26; 1935, S. 25; WEBER 1934). Reizplasmolyse nennen wir diejenige Ablösung des Protoplasmas von der Wand, welche nicht als osmotische Wirkung hypertonischer Mittel verständlich wird, sondern eine Reaktion der lebendigen Zellen auf mechanische, thermische, photische und andere Reize darstellt. Reizplasmolyse tritt z. B. bei Diatomeen ein, die unter dem Einfluß mechanischer Reizungen einen Teil ihres Wasser- oder Zellsaftinhaltes abgeben und ihr Plasma von der Wand abrücken lassen.

Ätiologisch vergleichbar mit diesen Erscheinungen, wie ich annehme, sind diejenigen, bei welchen wir z. B. nach mechanischen Angriffen das Protoplasma im Sinne einer Plasmoschise sich verhalten sehen. Phänomene dieser Art haben ebensowenig mit osmotischer Wasserentziehung zu tun, wie die Reizplasmolyse und lassen sich, wie wir sogleich noch hören werden, durch experimentelle Eingriffe verschiedenster Art hervorrufen.

Auf Vorgänge der Plasmoschise im soeben erläuterten Sinne machte mich Herr Dr. FRANZ, Bad Nauheim, aufmerksam, der meinen Wunsch, diese Erscheinungen im Gießener Botanischen Institut näher zu studieren, durch wiederholte Vermittlung geeigneten Materials erfüllbar machte. Für seine Freundlichkeit sage ich ihm meinen besten Dank.

Das von Herrn Dr. FRANZ beobachtete Material lieferten die *Spirogyra*-Vegetationen, die sich in den salzreichen Tümpeln in der Nähe von Bad Nauheim finden. Es handelt sich um eine frischgrüne, mit 3 bis 4 Schraubenbändern ausgestattete Art — wohl aus dem Formenkreis der *Sp. nitida* —, deren Querwände ungefalted sind. Ich habe sie bis jetzt nur in sterilem Zustand beobachten können; die Breite der Zelle beträgt durchschnittlich 57 μ .

Beachtung verdient das Material durch sein Auftreten an chlor-natriumreichen Standorten. An einen bestimmten Grad des Salzgehaltes angepaßt dürfte die vorliegende Species freilich nicht sein, da, wie Herr Dr. FRANZ mir mitteilte, Regengüsse den Wasserspiegel des Tümpels steigen lassen, so daß auf eine erhebliche Verdünnung der Salzlösung

geschlossen werden darf; eine Schädigung der *Spirogyra* scheint aber das Absinken des NaCl-Gehaltes nicht mit sich zu bringen.

Die Beobachtungen, von welchen wir bei unseren Schilderungen auszugehen haben, sind folgende:

Bringt man eine Probe der Nauheimer *Spirogyra*-Fäden, die ich im folgenden kurzweg als N-*Spirogyra* bezeichnen werde, in Leitungs- oder destilliertes Wasser, so tritt in wenigen Sekunden, in andern Fällen erst nach längerer Zeit, d. h. nach 15—20 Min. Plasmoschise ein: die Plastidenmasse häuft sich in der Mitte unter starker Kontraktion der Schraubebänder an, farbloses Protoplasma bleibt an der Wand liegen; dieses wandständige Protoplasma ist lebendig; durch Zusatz einer Lösung von 0,5 n KNO₃ kann man es dazu bringen, sich von der Wand abzulösen; zur Reizplasmoschise kommt alsdann osmotische Plasmoanalyse hinzu.

Ich lasse zunächst eine Beschreibung der durch Plasmoschise veränderten *Spirogyra*-Zellen folgen; später werde ich versuchen, Beiträge zur kausalen Analyse der Phänomene zu bringen.

I.

Wie man von einer Plasmoanalyse- (WEBER 1924) und einer Nekroseform (KÜSTER 1933, S. 12) usw. gesprochen hat, wollen wir im folgenden auch von einer Plasmoschiseform reden, um die Formen zu bezeichnen, die der sich kontrahierende innere Anteil des Zellenleibes annimmt.

Bei der N-*Spirogyra* ist das auffallendste Phänomen die Kontraktion des Schraubebandes. Es verdient betont zu werden, daß diese Kontraktion nicht immer in allen Teilen der Zelle gleich stark ist, sondern namentlich in ihrer Mitte, also in unmittelbarer Nähe des Zellkernes, besonders weit geht, während die Enden der Schraubebänder oftmals unverändert bleiben (Abb. 1). In manchen Fällen macht sich eine anders geartete Verschiedenheit im Verhalten der Teile einer Zelle bemerkbar, indem in einer Zellenhälfte der Situs der Bänder normal oder nahezu unverändert bleibt, während in der anderen starke Kontraktion erfolgt; die mittlere Zone, in der der Kern liegt, bildet alsdann oft eine scharfe Grenze zwischen zwei auffallend ungleich ausgestatteten Zellenhälften (vgl. Abb. 2). Anhaltspunkte zur Beurteilung der Faktoren, welche die beiden Hälften einer Zelle verschieden reagieren lassen, konnte ich nicht finden. Vielleicht waren unkontrollierbare Außenweltfaktoren im Spiele, welche die beiden Zellenhälften ungleich reagieren ließen; wahrscheinlicher dürfte sein, daß innere Verschiedenheiten die unterschiedliche Reaktion der Zellenhälften bedingen.

Bei besonders leichter Plasmoschise beschränkt sich oftmals die Kontraktion der Schraubebänder auf die Mitte der Zelle, so daß der von ihnen umhüllte Raum sanduhrähnlich wird. Diese Formen fand ich hauptsächlich bei einer zum Vergleich herangezogenen, der Nauheimer sehr ähnlichen Süßwasser-*Spirogyra* (Formenkreis der *Sp. setiformis*)

mit durchschnittlich $123\ \mu$ breiten Zellen, aus den Becken des Gießener Botanischen Gartens stammend (vgl. Abb. 3).

Die Deformation des Schraubenbandes führt keineswegs zu seiner

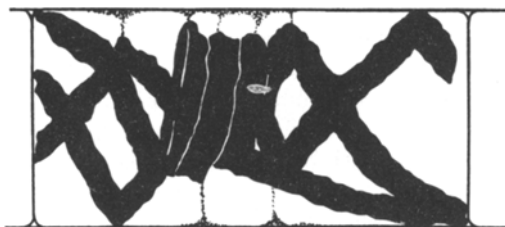


Abb. 1. Plasmoschiseform: in der Mitte der Zelle starke Kontraktion; die Enden der Schraubenbänder noch nahezu normal gelagert: *N-Spirogyra* nach Behandlung mit Aqua dest. (3 Min.).

Trennung vom Protoplasma derart, daß es in den Zellsaftraum geriete, vielmehr bleibt es vom Protoplasma umhüllt; ich darf wohl sagen allseits umhüllt, wenn auch der Nachweis einer das ganze Schraubenband bedeckenden Plasmaschicht schwer fällt. GICKLHORNS Mitteilung (1933, S. 572), daß

„der protoplasmatische Wandbelag in seiner natürlichen Lage verbleibt ...“, darf also nicht dahin verstanden werden, daß das gesamte

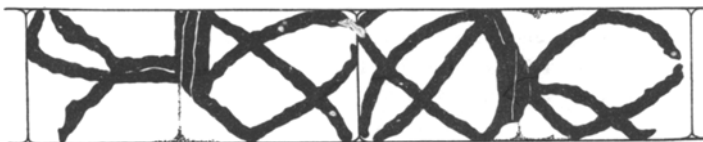


Abb. 2. Ungleichartiges Verhalten der beiden Hälften einer Zelle: in den einander zugewandten Hälften ist die Lage der Chloroplasten nahezu normal, in den beiden anderen ist Plasmoschise eingetreten. *N-Spirogyra* nach Behandlung mit Aqua dest. (10 Min.).

Protoplasma an der Wand liegen bliebe. Selbst stark kontrahierte Schraubenbänder, die in dichter Umwicklung den Zellkern umhüllen,

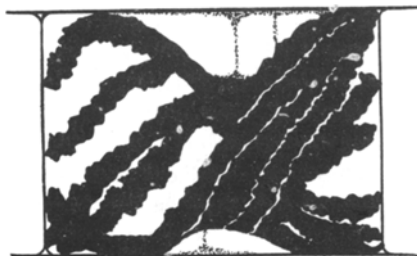


Abb. 3. Sanduhrähnliche Plasmoschiseform. *G-Spirogyra* nach $2\frac{1}{2}$ stündigem Sauerstoffentzug und Behandlung mit Aqua bidest. (20 Min.).

bleiben durch Plasmafäden mit dem wandständigen Plasmabelag verbunden. Diese Fäden sind zuweilen so dicht, daß sie an das von plasmolysierten Zellen her wohl bekannte Bild der HECHTSchen Fäden erinnern (HECHT 1912), vgl. Abb. 4; in andern Fällen sind vereinzelte, relativ derbe Stränge sichtbar. WEBER (1929) hat bereits für dieselbe Alge darauf hingewiesen, daß auch das Endoplasma eine fadenziehende Substanz ist, nicht anders

als das Protoplasma der Wandschicht, das die HECHTSchen Fäden liefert. Endoplasmafäden, die so lang werden können wie der Radius der Zelle, habe ich oft gesehen; sie bleiben häufig mehrere Stunden erhalten und lebendig.

Die Kontraktion des Schraubenbandes und der mit ihm verbundenen Plasmaanteile erfolgt nicht derart, daß sich die genannten Bestandteile in der Mitte des Lumens häufen; vielmehr sammelt sich die ganze Masse an einer Flanke der Außenwand der *Spirogyra*-Zelle. Unter manchen Bedingungen, z. B. nach mehrtägigem Sauerstoffmangel, sieht man in der Mitte der Zelle die Schraubenbänder gestreckt der Membran anliegen (Abb. 5). Solche Bilder kommen zustande, wenn durch besonders

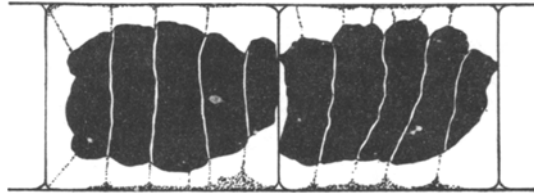


Abb. 4. Walzenähnliche Plasmoschiseform: deutliche Entwicklung endoplasmatischer Fäden; der wandständige Protoplasmabelag ungleich stark. *N-Spirogyra* nach Behandlung mit Aqua bidest. (30 Min.) unmittelbar nach der Gewinnung vom Standort.

starke Verkürzung die Plastidenbänder ihre Schraubenform aufgeben.

Stärkere Kontraktionen lassen sich beobachten, wenn man energischer wirkende Mittel als H_2O zur Anwendung bringt; von diesen wird später die Rede sein. Bei starker Kontraktion bildet der Zellinhalt eine linsenähnliche oder hemisphärische Anhäufung, in der die dichtgespulten Chlorophyllbänder sichtbar sind. Ich bringe einen im Gießener Botanischen Institut wiederholt ausgesprochenen Gedanken zum Ausdruck, wenn ich die hier beschriebenen Plasmoschisephänomene mit den Erscheinungen der plasmatischen Systrophe vergleiche (KÜSTER 1929, S. 32; GERM 1932, 1933a u. b) und die Mechanik der Plasmoschise mit der für *Spirogyra* charakteristischen



Abb. 5. Starke Zusammendrängung der Schraubenbänder in der Mitte der Zelle. *N-Spirogyra* in Aqua dest. (10 Min.) nach 3tägigem Sauerstoffabschluß.



Abb. 6. Systrophische Ballung fast des gesamten Schraubenbändermaterials; endoplasmatische Fäden. *N-Spirogyra* nach 20 Min. Bestrahlung mit der Hg-Quarzlampe.

Form des Plastidenapparates in Zusammenhang bringe: osmotisch bedingte Plasmoschise ist für Zellen jeglicher Art vorstellbar; die hier von uns als Reizplasmoschise bezeichneten Phänomene dagegen sind immer nur für *Spirogyra* beschrieben worden, d. h. für eine Zellenform, die durch einen in einer Zylindermantelfläche das Zelleninnere umhüllenden Plastiden oder durch mehrere solche Organellen gekennzeichnet wird;

zum Sitz der Mechanik, welche die Reizplasmoschise bewirkt, wird also der Plastidenapparat durch seine Fähigkeit, sich zu kontrahieren, ohne tropfig zu zerfallen. Vielleicht wäre es nicht aussichtslos, bei Zellen, die mit ähnlichen Plastidenapparaten ausgestattet sind, nach analogen Phänomenen der Reizplasmoschise zu suchen — ich denke dabei an die mit grünen Schraubenbändern ausgestattete *Spirotaenia*, an die mit hohlzylindrischen Plastiden versehenen Zellen von *Hydrodictyon* oder *Cladophora*, an die Zellen der *Draparnaldia* mit ihren ringförmigen Plastiden und ähnliches mehr. Die Eignung dieser Zellenformen würde freilich davon abhängen, ob sich Bedingungen finden lassen, unter welchen ihre Plastiden sich kontrahieren, ohne tropfig zu zerfallen.

Abb. 6 veranschaulicht solche „systrophische“ Häufungen der *Spirogyra*-Plastiden, und Abb. 7 zeigt den extremen Fall, in welchem sich die

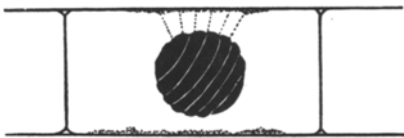


Abb. 7. Kugelige Ballung der Chloroplasten. *N-Spirogyra* nach 18 Min. Bestrahlung mit der Hg-Quarzlampe.

grüne Masse zu einer kugelförmig umgrenzten Form zusammengezogen hat: die dichtgedrängten Chloroplasten lassen auch hier keinerlei Anzeichen des Absterbens erkennen. Der Umriß der Plasmamassen ist scharf; HECHTSche Endoplasmafäden verbinden sie hier und da mit

dem wandständigen Protoplasma. Der Durchmesser der Plasmaanhäufungen betrug in den von mir untersuchten Fällen $\frac{1}{3}$ des Zelldurchmessers. Der runde Umriß der Plasmaballen steht in auffälligem Gegensatz zu den zahlreichen Fällen, in welchen die Chloroplasten die Form der geballten Masse des Zellinhaltes bestimmen und auf ein wenigstens bescheidenes Maß von Rigidität schließen lassen (vgl. WEBER 1925). Nimmt der Zellinhalt kugelige Form an, so müssen wir folgern, daß die Oberflächenspannung stark genug geworden ist, ihn zu formen.

KÜSTER (1929, S. 6) hat darauf aufmerksam gemacht, daß die HECHTSchen Fäden, welche einen Punkt der Membran mit der Oberfläche des kontrahierten Zellenleibes verbinden, es uns ermöglichen, ungefähr die Wege zu beurteilen, welche die Oberflächenareale des Zellenleibes bei der plasmolytischen Kontraktion zurückgelegt haben. Nicht anders steht es um unsere Endoplasmafäden und die Plasmoschisekontraktion. Ist die Kontraktion der Schraubenbänder gering, so sind diese Fäden anscheinend ungefähr in der Richtung des Radius gespannt, also in Ebenen, die senkrecht zur Längsachse der Zellen liegen — einigermaßen vergleichbar dem Bilde, das PALLA (1894) für die endoplasmatischen Fäden seiner *Mougeotiopsis* gibt.

II.

Die zu verschiedenen Zeiten im Mai und Juni 1935 dem Nauheimer Standort entnommenen *Spirogyra*-Fäden verhielten sich zwar bei Zusatz von reinem Wasser recht verschieden, indem die Reaktionsgeschwindig-

keit ihrer Zellen sehr ungleich war, und der Grad der Plasmoschise, den die Zellen erreichten, innerhalb weiter Grenzen schwankte; grundsätzlich aber war doch jedesmal dasselbe Bild festzustellen.

Welches sind die Ursachen des beschriebenen Geschehens?

Nach dem, was wir von NÄGELI (1893) über die Wirkung kupferhaltigen Wassers auf die Zellen der *Spirogyra* wissen, lag nichts näher, als die erwähnte Wirkung des Leitungs- und des destillierten Wassers auf Kupferspuren zurückzuführen, die in diesem und jenem enthalten sein könnten. Aus NÄGELIS Abhandlung ist bekannt, daß oligodynamische Wirkungen von Metallen (Cu, Ag, Pb u. a.) nicht nur den Tod der *Spirogyra*-Zellen herbeiführen, sondern auch Kontraktionserscheinungen, welche der von uns beschriebenen Plasmoschise gleichen (NÄGELI 1893, S. 7 und 12).

Um diese Frage zu klären, stellte ich destilliertes Wasser mit FITTINGS Destillationsapparat (FITTING 1928) her. Das bidestillierte Wasser zeigte dieselben Wirkungen wie die nicht unverdächtige Aqua destillata des Handels: die *Spirogyra*-Bänder kontrahieren sich in derselben Weise, wie wir es beschrieben haben, und tun es mit derselben Schnelligkeit wie in Wasser von geringerer Reinheit.

Auch die Berührung des Materials mit metallenen Instrumenten war zu vermeiden. Um in jeder Beziehung sicher zu gehen, begab ich mich nach Bad Nauheim, entnahm den Salztümpeln ohne Verwendung von Metall das nötige Material und untersuchte es an Ort und Stelle in Aqua bidestillata. Bei der Herrichtung der Präparate bediente ich mich lediglich eines Glasstabes; der Erfolg war auch hier wieder derselbe: die Plasmoschise trat ein.

Nach diesen Ergebnissen halte ich es nicht für angängig, Metallwirkungen des angewandten Wassers für den Ablauf meiner Versuche verantwortlich zu machen.

Eine weitere Reihe von Versuchen arbeitete mit Wasser, das ich absichtlich mit Kupfer angereichert hatte: in ein Döschen, das mit Wasser aus den Becken des Gießener Botanischen Gartens gefüllt war, legte ich zugleich mit den dort erwachsenen Spirogyren einen blank geputzten Kupferpfennig. Die Zellen wiesen nach 1 Stunde wohl Plasmoschise auf, ließen aber keinerlei Anzeichen einer Schädigung durch die Kupferbeigabe erkennen; wenigstens fand ich nach 16 Stunden die meisten Fäden noch lebend, obwohl sie zum Teil unmittelbar mit dem Kupferpfennig in Berührung gekommen waren.

Unsere Gießener *Spirogyra* verhielt sich im Vergleich zu der Nauheimer allen angewandten Mitteln gegenüber als resistenter; schon CRAMER (1893) hat in seiner Schlußbemerkung zu NÄGELIS Abhandlung festgestellt, daß *Sp. setiformis*, zu deren Formenkreis auch unser Gießener Vergleichsmaterial gehört, zu den widerstandsfähigsten Spirogyren zu rechnen ist. Bei den ebenso behandelten Nauheimer Algen konnte ich das von NÄGELI erwähnte rasche Absterben der Zellen bestätigen; es

ist mir aus seiner Abhandlung aber nichts davon bekannt, daß das Protoplasma der *Spirogyra*-Zellen in — wie unserem hochgradig — giftigem Wasser so lange lebendig bleiben kann, wie wir es bei der Gießener *Spirogyra* beobachtet haben.

Eine große Reihe von Untersuchungen wurde durch die Feststellung notwendig, daß die in den Becken des Gießener Botanischen Gartens wuchernden Spirogyren durch die Behandlung mit reinem Wasser nicht zu den an den N-Spirogyren beobachteten Phänomenen gebracht werden können. Ich werde im folgenden von G-Spirogyren sprechen, um das in Gießen gesammelte Vergleichsmaterial zu bezeichnen.

Behandlung mit reinem Wasser — auch mit bidestilliertem — blieb, wie gesagt den G-Spirogyren gegenüber wirkungslos; wohl aber gelang es, sie durch andere Faktoren zu denselben Reaktionen zu veranlassen wie das Nauheimer Material. Hiervon soll nachstehend die Rede sein.

Von den Mitteln, die ich zum Zwecke experimenteller Erzeugung von Plasmoschise erprobt habe, erwies sich das Licht einer *Quecksilber-Quarzlampe* (BACHsche Höhensonne, Original Hanau) als sehr wirksam, negativ allerdings bei der G-*Spirogyra*, insofern, als diese nach 15 Min. schon Absterbeerscheinungen zeigte und bald danach zugrunde ging, ohne daß eine Kontraktion ihrer Chloroplasten vorangegangen war. Das Nauheimer Material ergab dagegen unter denselben Bedingungen sehr schöne Plasmoschisebilder. Die *Spirogyra*-Fäden wurden auf dem Objektträger liegend in Originalwasser, d. h. in dem des Nauheimer Salztümpels, ohne Deckglas bestrahlt. Bei einer Entfernung von 33 cm von der Lichtquelle machten sich nach 4 Min. die Anfänge einer Kontraktion der Schraubenbänder bemerkbar, die sich nach 5 Min. verstärkte, so daß Bilder entstanden, wie sie Abb. 6 zeigt. Bei größerer Entfernung von der Lichtquelle war längere Bestrahlung erforderlich, die Wirkung ist dann stärker: die Kontraktion der Plastiden geht bis zur systrophischen Ballung und schließlich zur völligen Abkugelung (vgl. Abb. 6 und 7).

Die Richtung, in der das Licht auf die Zellen einwirkt, hat keinen Einfluß auf die Loslösung der Chloroplasten von einer *bestimmten* Flanke der Zellwand: stets beginnt die Kontraktion an den Längswänden der Zellen, selbst wenn die Strahlen die Schmalseite der Zellen treffen, also parallel zur Längsachse auffallen; nur in der Reaktionsgeschwindigkeit besteht ein Unterschied, sie ist im letzteren Fall geringer.

Bei Untersuchung bestrahlter N-Spirogyren fiel die Deutlichkeit auf, mit der das unter den Plastiden liegende, nach ihrer Kontraktion entblöhte „Rinnenprotoplasma“ sichtbar blieb: in Gestalt von äquidistant in der Richtung der normal gelagerten Plastiden verlaufenden Streifen war es nach längeren Beleuchtungsfristen noch deutlich wahrzunehmen; wo die Plasmastreifen körnige Struktur und knitterigen Verlauf angenommen hatten, ließ sich vermuten, daß sie abgestorben waren.

Die Quecksilberlampe sendet sichtbare und unsichtbare Strahlen aus und führt überdies zu einer starken Erwärmung der Objekte. Welche Faktoren sind bei der Erzeugung der Plasmoschise wirksam oder besonders wirksam?

Ich bediente mich verschiedener Lichtfilter: Deckgläser aus gewöhnlichem Glas wurden auf die *Spirogyra*-Präparate vor der Bestrahlung gelegt; die unbedeckten Strecken der Fäden zeigten nach der Bestrahlung Plasmoschise, die bedeckten ließen sie vermischen. Daß trotz ihrer Dünne die Deckgläser als Lichtfilter gewirkt haben, schließe ich daraus, daß bei Verwendung von Quarzdeckgläsern auch die bedeckten Anteile der Fäden zu Plasmoschise zu bringen waren. Welche Rolle die U.V.-Strahlen bei meinen Versuchen spielen, vermag ich nicht aufzuklären. Daß bei diesen die sichtbaren Strahlen keineswegs wirkungslos sind, geht daraus hervor, daß bei Verwendung der Hanauer Analysenlampe, d. h. nach Beseitigung der sichtbaren Strahlen, die *Spirogyra*-Fäden in U.V.-Licht keine Plasmoschise erfuhren — auch dann nicht, wenn die Bestrahlungsdauer auf 30 Min. verlängert wurde.

Vor einer *Bogenlampe* blieb trotz einer Belichtungszeit von 1 Stunde bei N- wie bei G-*Spirogyren* die Plasmoschise aus.

Weitere Bestrahlungsversuche machte ich mit *Radium*. Die *Spirogyra*-Fäden kamen auf einem, mit Nauheimer Tümpelwasser angefeuchteten Blatt Gelatine über die Radiumnadel zu liegen; mein Präparat (2 mg Radium) war aber nicht imstande, selbst nach einer 2stündigen Bestrahlung, die Zellen zur Plasmoschise zu bringen.

Die Bestrahlungsversuche legten die Frage nahe, ob sich durch Verwendung der U.V.-Lampe oder anderer wirksamer Lichtquellen auch die Richtung bestimmen läßt, in der sich der Plastidenapparat im Zellolumen kontrahiert: erfolgt die Ballung im Sinne einer positiven oder negativen Phototaxis? Ich stellte meine Versuche in der Weise an, daß ich die Strahlen parallel zu der Ebene, in der die Fäden lagen, einfallen ließ. Die Plasmoschisebilder gaben auf die oben erwähnten Fragen keine eindeutige Antwort.

In der Annahme, daß mechanische Spannungen über die Bewegungsrichtung des sich ballenden Zellenleibes entscheiden könnten, wiederholte ich meine Versuche mit gekrümmten *Spirogyra*-Fäden. Was über das Verhalten des Protoplasmas in gekrümmten Pollenschläuchen und Siphoneen oder in sichelförmigen Schließ- und Nebenzellen bekannt ist (KÜSTER 1935, S. 81f.), legt die Vermutung nahe, daß auch bei der Plasmoschise der plasmatische Inhalt der angegriffenen Zellen leichter seinen Weg an die konkave als an die konvexe Flanke nehmen könnte. Bei einer Reihe von Versuchen war in der Tat die Bevorzugung der konkaven Seite deutlich; in vielen anderen Fällen war aber derartige nicht zu erkennen. Ob die von mir vermuteten Spannungsverhältnisse die plasmoschitischen Bewegungen zu beeinflussen vermögen, und wann

andere, schwer kontrollierbare im Experiment wirksame Faktoren die richtenden Einflüsse jener Spannungen nicht zur Geltung kommen lassen, kann vorläufig nicht beantwortet werden; der Vergleich mit den oben erwähnten Plasmaverlagerungen in den Pollenschläuchen usw. macht aber eine richtende Wirkung auch für die Plasmoschise gekrümmter *Spirogyra*-Fäden wahrscheinlich.

Reizplasmolyse läßt sich durch Erschütterungsreize herbeiführen. Es lag nahe, auf demselben Wege auch Plasmoschise hervorzurufen. Unter den Methoden, auf *mechanischem Wege* Plasmoschise herbeizuführen, bewährte sich vor allem das *Klopfen* mit Bleistift oder Nadel auf das Deckglas. Die Schraubenbänder der *N-Spirogyra* kontrahieren sich in charakteristischer Weise zu einer fest gepackten Masse, in welche meistens die Enden der Chloroplasten mit eingeschlossen sind; sehr

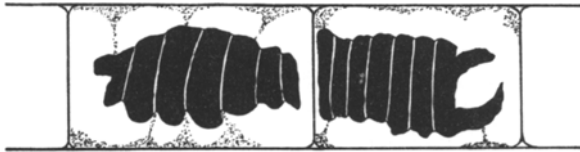


Abb. 8. Walzenähnliche Plasmoschiseform; starker Plasmabelag. *N-Spirogyra* nach Klopfbehandlung.

große Plasmaamöben bleiben an den Wänden und sind durch dichte Fäden mit dem die Chloroplasten umgebenden Endoplasma verbunden (vgl. Abb. 8). Nach Zusatz eines Plasmolytikums bleiben die Zellen noch einige Zeit lebendig, zeigen aber bald Degenerationserscheinungen, die in vakuoliger Auftreibung der Plastiden sich äußern und dann zum Absterben führen. Die *G-Spirogyra* reagiert auf Klopfreiz nur mit einer sanduhrförmigen Plasmoschise, der wir bei diesem Material häufig begegnen.

Durch leichten *Druck* auf das Deckglas die Schraubenbänder zu einer nennenswerten Kontraktion zu bringen, ist mir nicht gelungen, die Anwendung stärkeren Druckes hatte sofort den Tod der Zellen zur Folge.

Schließlich untersuchte ich noch den Einfluß von *Giften* auf die Zellen beider *Spirogyra*-Arten. Am wirkungsvollsten war den *N-Spirogyren* gegenüber das *Leuchtgas*, das in eine feuchte Kammer geleitet, typische Plasmoschiseformen ergab: die Kontraktion ist in der Mitte der Zelle besonders stark, die Enden der Schraubenbänder sind stets frei. Eine auf 30 Min. ausgedehnte Wirkungszeit scheint die äußerste noch erträgliche Grenze zu bedeuten; die Zellen bleiben zwar noch lebendig, ertragen auch noch Behandlung mit 0,5 n KNO_3 , sterben dann aber sofort ab. Bei dem Gießener Material scheint die Grenze noch höher zu liegen, es waren bei derselben Behandlungsweise keinerlei Anzeichen von Schädigung zu beobachten.

Bei Vergiftungsversuchen mit *Rauch* — ich verbrannte Zeitungspapier und fing den Rauch mittels einer Glasglocke ein — war bei den N-Spirogyren eine wesentlich andere Wirkung zu beobachten als mit Leuchtgas; es trat ebenso häufig Plasmolyse wie Plasmoschise ein. Bei der letzteren war die Kontraktion der Bänder gering, in den äußeren Teilen der Zellen blieben sie nahezu unverändert liegen, nur in der Mitte erfolgte eine deutliche Spaltung und Loslösung vom wandständigen Protoplasma. Stärkere Plasmoschise war nicht zu bekommen, da längerer Aufenthalt in der Rauchatmosphäre tödlich auf die Zellen wirkte.

Ergebnislos verliefen meine Vergiftungsversuche mit *Kampfer*: die Zellen der N-Spirogyren brachte eine kurze Behandlung mit Kampferwasser zum Absterben, das Gießener Material dagegen blieb sehr lange unempfindlich.

III.

Vergleichen wir das Verhalten unserer N- und unserer G-Spirogyra, so ergibt sich, daß erstere wesentlich rascher auf alle angewandten Mittel reagiert, die G-Spirogyra aber in ganz frischem Zustand nicht zur Plasmoschise zu bringen ist.

Welche Faktoren erklären die Reaktionsbereitschaft der N-Spirogyra? Handelt es sich um eine spezifische Eigentümlichkeit der in Nauheim auftretenden Art oder Rasse, oder sind äußere Umstände im Spiele?

Zuerst war an die Wirkung des *Chlornatriums* zu denken, die die Nauheimer Algen ausgesetzt waren. Vermag das Salz die Empfindlichkeit der Zellen zu erhöhen? Fäden des Gießener Materials wurden in eine Lösung von NaCl gebracht, und auch die N-Spirogyren in eine solche übertragen, deren Salzgehalt über den ihres natürlichen Standortes hinausging; am günstigsten für die Zellen beider Spirogyren erwies sich eine Konzentration von $\frac{1}{10}$ n. Die N-Spirogyren ertrugen diese Erhöhung des Salzgehaltes ohne weiteres; sie waren nach 7 Tagen noch lebend; eine Steigerung ihrer Empfindlichkeit konnte ich nicht feststellen. Die G-Spirogyren blieben in der Salzlösung ebenfalls lebend, irgend eine Einwirkung auf die Vorgänge der Plasmoschise war nicht zu beobachten; auch an den N-Spirogyren ließ sich nach 7 Tagen keine Plasmoschise mit reinem Wasser mehr erzielen, Plasmolyse trat noch normal an ihren Zellen ein.

Alle aus Nauheim nach Gießen zur Untersuchung gebrachten Algen hatten naturgemäß Verpackung und Transport zu überstehen, während die G-Spirogyren frisch geschöpft zur Untersuchung kamen. Sollte vielleicht in diesen Umständen das unterschiedliche Verhalten der N- und G-Spirogyren begründet sein?

Der Gedanke, die Reaktionsfähigkeit der Spirogyren durch *Luftabschluß* zu beeinflussen, erwies sich als fruchtbar. Ich brachte Proben der G-Spirogyra in Glasröhrchen, die fest verschlossen wurden. Auf diese Weise gelang es, nach $2\frac{1}{2}$ Stunden das Gießener Material, das allen

Versuchen, seine Zellen frisch zur Plasmoschise zu bringen, widerstanden hatte, zu denselben Kontraktionen zu veranlassen, die ich an dem Nauheimer Material beobachtet hatte: nach Übertragung in einfach- und doppeltdestilliertes Wasser z. B. zeigten die Zellen die für sie charakteristische sanduhrförmige Plasmoschise, die in Abb. 3 dargestellt ist.

Ebenso stand es um die Reaktion der *G-Spirogyra* auf Klopfreize: nur bei dem durch Sauerstoffmangel empfindlich gemachten Material der Gießener Becken gelang es, durch Klopfreiz Plasmoschise herbeizuführen; frisch dem Becken entnommene Fäden zeigten auch nach starker Klopfbehandlung keine Reaktion. Längerer Sauerstoffmangel — über Nacht — wirkte schädigend auf die Zellen unserer *G-Spirogyra*; brachte ich sie danach 20 Min. in bidestilliertes Wasser, so war die Kontraktion wohl stärker als nach kürzerem Luftabschluß, aber mit einer vakuoligen Degeneration der Chloroplasten verbunden.

Im Gegensatz zu dem Gießener Material erträgt die *N-Spirogyra* einen 3tägigen Luftabschluß, nach dem in einfach- und doppeltdestilliertem Wasser in fast allen Zellen sehr starke Plasmoschise eintritt.

Andererseits war zu prüfen, wie sich die *N-Spirogyren* verhalten, wenn man ihnen jeden Transport im geschlossenen Gefäß erspart und jeden Sauerstoffmangel von ihnen fernhält. Um diese Frage zu klären, mußten die Nauheimer Algen an Ort und Stelle untersucht werden, und zwar nach einem unschädlichen, ihrer Lebensweise entsprechenden Transport im offenen Glasgefäß. Die Leitung des KERCKHOFF-Institutes in Bad Nauheim, der ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank für ihr Entgegenkommen sagen möchte, ermöglichte mir diese Untersuchungen dadurch, daß sie mir freundlicherweise einen Arbeitsplatz zur Verfügung stellte.

Die Ergebnisse waren überraschend: die frisch aus dem Tümpel geholten, weder durch Druck — nach allzu dichtem Verpacken — noch durch Mangel an Sauerstoff beeinträchtigten *N-Spirogyren* zeigten in Leitungswasser, sowie in einfach- und doppeltdestilliertem Wasser dieselben Plasmoschisebilder, wie ich sie schon beschrieben habe. An den in einfachdestilliertem und Leitungswasser liegenden Fäden war zuerst eine Kontraktion der Schraubenbänder zu beobachten, und zwar nach 25 Min.; doppeltdestilliertes Wasser schien langsamer zu wirken; die Kontraktion ging in den meisten Zellen sehr weit; Ballungen, die allerdings nicht zur Abkugelung führten, fand ich sehr häufig.

Aus diesen Versuchen ersehen wir die Bedeutung der Artzugehörigkeit unseres Materials: die *N-Spirogyren* reagieren in frisch geschöpftem Zustand auf viele der angewandten Mittel mit derselben Plasmoschise; die *G-Spirogyren* dagegen sind frisch allen Eingriffen gegenüber unempfindlich und werden erst dann reaktionsfähig, wenn Sauerstoffmangel vorher auf sie gewirkt hat.

IV.

Zum Schluß komme ich zu der Frage, ob die Kontraktion der Plastiden reversibel ist; verschiedene Forscher — ich nenne SCARTH (1924), WEBER (1929), GICKLHORN (1933), KÜSTER (1935, S. 292) — hat sie schon beschäftigt.

SCARTH (1924) beschreibt für *Spirogyra* eine „vitale“ und eine „disintegrative“, durch elektrische, chemische und thermische Einflüsse hervorgerufene Kontraktion. Die vitale verläuft nach ihm in der Richtung der Längsachse und geht schnell zurück, ohne dauernde Deformationen des Zelleninnern zu hinterlassen. Erneute Ausdehnung der Chlorophyllbänder ist immer möglich, sobald der Reiz wegfällt — manchmal sogar schon während er noch auf die Zelle einwirkt.

Zwischen der vitalen und der disintegrativen Kontraktion besteht nach SCARTH nur ein gradueller Unterschied, so daß man die eine häufig in die andere Form übergehen sieht und in einem Faden, dessen Zellen alle denselben Bedingungen ausgesetzt waren, beide Formen und ihre Zwischenstufen finden kann. Bei der typisch disintegrativen Kontraktion, die GICKLHORN (1933) als „formzerstörend“ deutet, ballen sich die Chloroplasten, nachdem sie ihre scharf zackigen Umrißlinien geglättet haben, unter dem Einfluß der Oberflächenspannung zur Kugel; daß diese Zellen ihre Lebensfähigkeit einige Zeit behalten, ja sogar die normale Organisation ihrer Bestandteile wieder gewinnen können, beschreibt SCARTH als eine bemerkenswerte Tatsache.

Bei meinen Versuchen mit Quarzlampe Licht, nach dessen Anwendung derartige sphärische Kontraktionen entstanden waren, konnte ich eine Wiederherstellung des Normalzustandes niemals beobachten. Auch die schwächere Kontraktion, die SCARTH als „vitale“ bezeichnet, war bei meinen Versuchen nach Bestrahlung nicht mehr reversibel. Die Plasmoschiseform der N-Spirogyren, die 3 Tage unter Sauerstoffmangel gelitten hatten, war mit SCARTHs vitaler Kontraktion zu vergleichen; ihr Rückgang, den ich allerdings nur ein einziges Mal sicher feststellen konnte, erfolgte im Gegensatz zu seinen Beobachtungen sehr langsam und war erst nach 24 Stunden beendet.

Reversible Kontraktion beschreibt ferner WEBER (1929) für *Spirogyra*; sie ist nach kurz anhaltender Plasmolyse durch Deplasmolyse hervorgerufen und umkehrbar; nach längerer und kräftiger Plasmolyse ist es dem genannten Forscher nicht mehr gelungen, die Bänder aus der zusammengeballten Lage zur Ausdehnung zu bringen. Die Frage, ob abnehmende Elastizität oder Verklebung und Verschmelzung der Chloroplasten als Grund dafür betrachtet werden können, läßt WEBER offen. Für viele an meinem Material beobachtete Erscheinungen möchte ich Verklebung als Ursache ausbleibender Ausdehnung der Schraubenbänder ansehen.

Schließlich wäre GICKLHORN (1933) zu erwähnen, der eine Methode beschreibt, die zackigen Schraubenbänder der *Spirogyra* zur Kontraktion

und wieder zur Ausdehnung zu bringen. Er erreicht es durch Wasserabgabe der Zellen eines Fadens, der in einem dunstgesättigten Raum aufgehängt ist, bis dieser seine Turgeszenz verloren hat; die während dieses Vorganges beobachtete Plastidenkontraktion, die allerdings nicht zu weit vorgeschritten sein darf, kann nach GICKLHORNS Feststellung über Nacht im Originalwasser vollkommen zurückgehen.

Andere Autoren haben umsonst eine Restitution des normalen Plastidenbildes zu erreichen versucht. KÜSTER (1935, S. 292) z. B. erwähnt, daß es ihm mit Gießener Material nicht gelingen wollte, nach GICKLHORNS Methode die Umkehr der Plastidenkontraktionen nachzuweisen.

Nach der ersten Durchführung dieses Versuches fand ich bei den meisten Fäden, die nach vorangegangenem 3tägigem Luftabschluß 24 Stunden in destilliertem Wasser gelegen hatten, die Wiederherstellung des normalen Zustandes ihrer Zellen.

Zusammenfassung.

1. NÄGELIS und anderer Forscher Beobachtungen, nach welchen *Spirogyra*-Zellen unter dem Einfluß schädigender Eingriffe verschiedener Art Plasmoschise erfahren, werden bestätigt: die Schraubenbänder verkürzen sich, der Radius des von ihnen umhüllten Zylinders verkleinert sich an allen Teilen der Zelle oder vorzugsweise in ihrer Mitte.

2. Verschiedene *Spirogyra*-Arten sind ungleich empfindlich: eine aus dem Formenkreis *Sp. setiformis* stammende Art war widerstandsfähiger als eine hochgradig empfindliche, der *Sp. nitida* ähnliche Art aus den Salztümpeln in der Nähe von Bad Nauheim.

3. Wir bezeichnen diese Vorgänge der Kontraktion als Reizplasmoschise, um anzudeuten, daß sie mit osmotischen Wirkungen ebenso wenig zu tun haben, wie die Erscheinungen der Reizplasmolyse.

4. Reizplasmoschise tritt ein nach Übertragung der Algen in Leitungs- und destilliertes Wasser, nicht minder aber nach Behandlung mit oligodynamisch unwirksamem doppeltdestillierten Wasser und nach Ausschaltung anderer oligodynamischer Metallwirkungen.

5. Dieselben Reaktionen lassen sich auch auf anderem Wege erzielen; am wirksamsten erwiesen sich Bestrahlung mit der BACHSchen Höhen-sonne und mechanische Erschütterungen durch Klopfreiz.

6. Widerstandsfähige Spirogyren, welche auf die genannten Faktoren nicht reagieren (*Sp. setiformis*), können durch 2 $\frac{1}{2}$ stündigen Luftabschluß für die erwähnten Eingriffe empfindlich gemacht werden.

7. Die plasmoschitischen Kontraktionen sind reversibel: die in destilliertem Wasser liegenden Spirogyren, die vorher 3 Tage ohne Sauerstoffzufuhr geblieben waren, sah ich nach 24 Stunden in demselben Medium wieder in ihren normalen Zellenzustand zurückgekehrt, allerdings nur *einmal*; in sehr zahlreichen anderen Versuchen trat keine Restitution der Plastidenkonfiguration ein.

Herrn Professor KÜSTER möchte ich auch an dieser Stelle bestens danken für sein Entgegenkommen, mit dem er mir Einsicht in sein noch im Druck befindliches Buch über „Die Pflanzenzelle“ gewährte.

Literatur.

- Benecke, W.:** Über farblose Diatomeen der Kieler Förhrde. Jb. Bot. **35**, 535 (1900). — **Fitting, H.:** Untersuchungen über Chemodinese bei *Vallisneria*. Jb. Bot. **67**, 427 (1928). — **Germ, H.:** Untersuchungen über die systrophische Inhaltsverlagerung in Pflanzenzellen nach Plasmolyse I. Protoplasma (Berl.) **14**, 566 (1932). — II. Protoplasma (Berl.) **17**, 509 (1933a). — III. Protoplasma (Berl.) **18**, 260 (1933b). — **Gieckhorn, J.:** Über aktive Chloroplasten-Kontraktion bei *Spirogyra* und den Aggregatzustand der Spiralbänder. Protoplasma (Berl.) **17**, 571 (1933). — **Grohrock, E.:** Über die Umhütung isolierter Protoplaststücke. Untersuchungen an *Saprolegnia*. Planta (Berl.) **23**, 313 (1935). — **Hecht, K.:** Studien über den Vorgang der Plasmolyse. Beitr. Biol. Pflanz. **11**, 137 (1912). — **Israel, O.:** Biologische Studien mit Rücksicht auf die Biologie III. (1897): Israel u. Klingmann: Oligodynamische Erscheinungen (v. Nägeli) an pflanzlichen und tierischen Zellen. Virchows Arch. **147**, 300. — **Kny, L.:** Die Abhängigkeit der Chlorophyllfunktion von den Chromatophoren und vom Cytoplasma. Ber. deutsch. Bot. Ges. **15**, 388 (1897). — **Küster, E.:** Beiträge zur Kenntnis der Plasmolyse. Protoplasma (Berl.) **1**, 73 (1927). — Pathologie der Pflanzenzelle I. Pathologie des Protoplasmas. Protoplasma-Monographien, Bd. 3. Berlin 1929. — Hundert Jahre *Tradescantia*. Jena 1933. — Die Pflanzenzelle. Jena 1935. — **Lapique, L.:** Phénomènes mécaniques intracellulaires chez les Spirogyres. Bull. Acad. Med. **1924**. — **Lederer, B.:** Färbungs-, Fixierungs- und mikrochirurgische Studien an *Spirogyra*-Tonoplasten. Protoplasma (Berl.) **22**, 405 (1934). — **Nägeli, C. v.:** Über oligodynamische Erscheinungen in lebenden Zellen. Mit einem Vorwort von S. Schwendener und einem Nachtrag von C. Cramer. Zürich. Neue Denkschrift. Allg. schweiz. Ges. Naturwiss. **23** (1893). — **Palla, E.:** Über eine neue, pyrenoidlose Art und Gattung der Conjugaten. Ber. deutsch. Bot. Ges. **12**, 228 (1894). — **Searth, G. W.:** Colloidal changes associated with protoplasmatic contraction. Quart. J. exper. Physiol. **14**, 99 (1924). — **Weber, Fr.:** Plasmolyseform und Protoplasma-viscosität. Österr. bot. Z. **73**, 261 (1924). — Schraubenplasmolyse bei *Spirogyra*. Ber. deutsch. bot. Ges. **43**, 271 (1925). — Fadenziehen des Endoplasmas bei *Spirogyra*. Protoplasma (Berl.) **6**, 159 (1929). — Hypertonie-Plasmolyse oder Reizplasmolyse? Mitt. natur-wiss. Ver. Steiermark **71**, 123 (1934).
-