

Die Plasmaverbindungen und die Membranen von *Volvox globator*, *aureus* und *tertius*, mit Rücksicht auf die thierischen Zellen.

Von

Arthur Meyer.

Hierzu Tafel VIII.

I.

Bau der Membranen von *Volvox globator*, *aureus* und *tertius*.

In einer kurzen Abhandlung habe ich (1895) den Bau der Zellwände von *Volvox globator* und *aureus* schon beschrieben, hier will ich davon nur das wiederholen, was zum Verständniss des später Mitzutheilenden nöthig ist, um dann die Beschreibung der Membran einer neuen Species, die ich *Volvox tertius* nennen will, anzufügen.

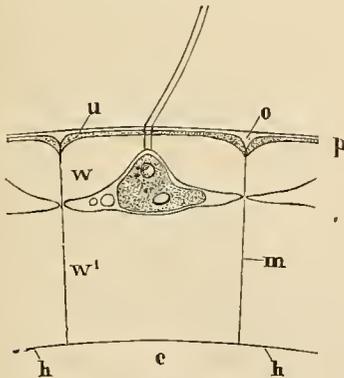


Fig. 1.
Schema des Querschnittes der Kugelperipherie von *Volvox globator*.

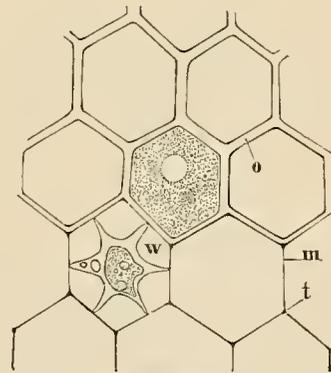


Fig. 2.
Schema der Oberflächenansicht von *Volvox globator*.

Die Zellen von *Volvox globator* sind kurz prismatisch, von oben gesehen, sechseckig (Fig. 2), im Längsschnitte (Fig. 1) rechteckig. Eine feine, relativ dichte Membranallemelle *m*, die wir Hülllamelle nennen wollen, verbindet die Zellen. Die periphere, die ganze *Volvox*-kugel begrenzende Lamelle (*p*) ist dabei relativ dick, die sie innen begrenzende (*h*),

so dick wie die seitlichen Lamellenpartien (*m*). Der Raum zwischen Hülllamelle und Protoplasten ist von einer Gallerte erfüllt (*w*, *w*¹). Zwischen der peripheren Lamelle (*o*) und der Gallerte (*w*) liegt noch eine von der Gallerte etwas verschiedene, weiche Masse *u*. Gallerte und Hülllamelle zusammen sind als die Membran der Zelle aufzufassen, d. h. der Cellulosemembran einer angiospermen Pflanze direct vergleichbar. Die Gallertschicht der Membran besitzt Tüpfelkanäle, welche von den Fortsätzen des Protoplasten erfüllt sind. Der Protoplast erscheint so sternförmig. Die Zellen bilden mit einander eine einfache Zellschicht, die Wand einer Hohlkugel, in deren Innern sich wässrige Flüssigkeit befindet.

Bei *Volvox aureus* tritt uns, wenn wir die Kugel in eine sehr dünne Lösung von Methylenblau einlegen, eine ganz andere Structur der Membran entgegen. Die Zellen sind hier nicht ringsum von einer Hülllamelle umgeben, sondern es gehen nur von der peripheren Lamelle (*p*, Fig. 4) kurze Leisten (*m*) der Seitenlamelle aus, welche mit der peripheren Lamelle nach dem Centrum der Kugel zu offene Kästchen bilden, die die runden Protoplasten von einander trennen. Unter den Leisten ziehen sich die fadenförmigen Plasmaverbindungen (*v*, Fig. 3 und 4) hin. Von den Ecken (*t*, Fig. 3) dieser Kästchen strahlen zarte Fibrillen (*t*, Fig. 4) dem Mittelpunkte der Kugel zu und setzen sich, ehe sie diesen erreichen, an eine im Principe hohlkugelige Lamelle (*h*) an, welche der Innenwand der Hülllamelle (*h*, Fig. 1) von *Volvox globator* entspricht. Der Raum zwischen der peripheren

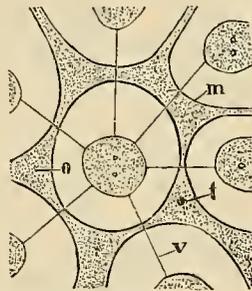


Fig. 3.
Flächenansicht der Kugel von *Volvox aureus*.

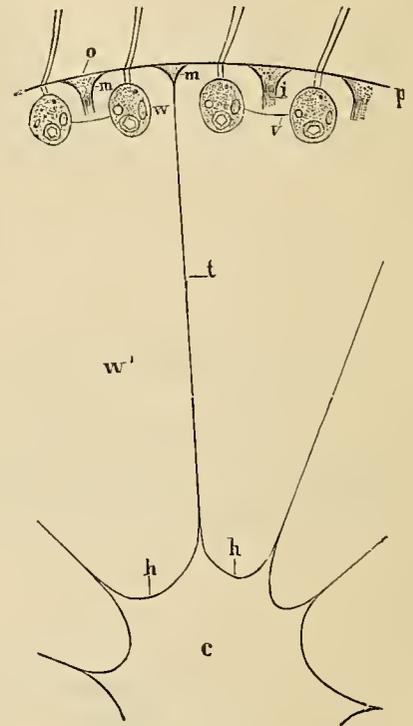


Fig. 4.
Schema des Querschnittes von *Volvox aureus*.

und centralen Hülllamelle (*o* und *h*, Fig. 4) ist erfüllt von Membrangallerte (*w*¹ und *w*); der centrale Hohlraum (*c*, Fig. 4) enthält wässrige Flüssigkeit.

Ehe ich dazu übergehe, die Verhältnisse, welche wir an der Membran von *Volvox globator* und *aureus* beobachten, näher zu würdigen, will ich eine dritte deutsche Form von *Volvox* beschreiben, welche leicht mit *Volvox aureus* verwechselt werden könnte, und *Volvox tertius* heissen mag.

Mit *Volvox Carteri* Stein (Stein 1878), welche Carter (1859) in Bombay fand, stimmt die neue Species sicher nicht überein, schon weil *Volvox Carteri* eine wellig-eckige Sporenmembran besitzt.

Volvox tertius fand sich in ungeheurer Menge, neben wenigen Exemplaren von *Volvox globator* und ganz wenigen von *aureus* (es wurde nur im August ein einziges

Exemplar gefunden) in einem Tümpel bei Marburg. *Volvox aureus* lebte zu gleicher Zeit in äusserst zahlreichen Exemplaren im Teiche des botanischen Gartens. Ich hatte anfangs die Meinung, es handle sich um eine zufällig veränderte Form von *Volvox aureus*, doch zeigte es sich, dass die Species von Mitte Juni bis Mitte August, während dem die Witterung wechselnd war, in allen von den Hunderten Exemplaren, die ich ansah, völlig constante Eigenschaften besass. Jedenfalls wird es vorläufig vortheilhaft sein, die drei Formen auseinanderzuhalten.

Legt man die Kugeln dieser Species in Methylenblaulösung, so sieht man sofort, dass bei hoher Einstellung die Zellfelder nur diffus gegeneinander abgegrenzt sind. Bei etwas tieferer Einstellung sieht man die blaugefärbten Hülllamellen in Form von Kreisen (*m*, Fig. 5) hervortreten; bei noch tieferer Einstellung fliessen die Linien zu einem einfachen Netzwerke (Fig. 6) zusammen, dessen Knoten (*k*) relativ dick erscheinen. Die Längsschnittansicht klärt diese Bilder sofort auf. Die periphere Hülllamelle bildet mit den halbkugelig nach oben gewölbten, dünnen, seitlichen Partien der Hülllamelle (*m*) grosse Zwischenräume (*o*), die mit einer Intercellularmasse gefüllt sind. Hinten bildet die Hülllamelle einen etwas vorgewölbten Abschluss. Charakteristisch für *Volvox tertius* ist auch die Schichtung der Gallertmembran (*w*), welche so deutlich hervortritt, wie es in Fig. A, 3 Taf. VIII) dargestellt ist, wenn man die Kugeln erst in dünner Methylenblaulösung färbt,

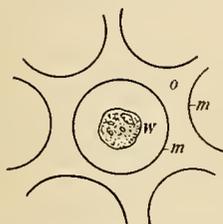


Fig. 5.

Flächenansicht der Kugel von *Volvox tertius*, entspr. Fig. 2.

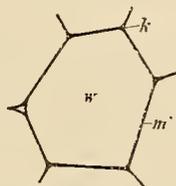


Fig. 6.

Flächenansicht bei tieferer Einstellung, entspr. *m* Fig. 2; *Volvox tertius*.

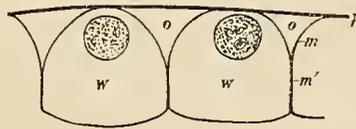


Fig. 7.

Schema des Querschnittes der Kugelperipherie von *Volvox tertius*.

dann schwache Jodjodkaliumlösung zufließen lässt. Bei *Volvox globator* und *aureus* werden die Gallertmembranen nur körnig, wenn man sie nach dieser Methode behandelt. Es gleichen also die Membranen von *Volvox tertius* ungefähr denen von *globator*, nur ist die äussere Partie der Membran der von *aureus* ähnlicher. Dem Protoplasten von *Volvox aureus* gleicht auch der Protoplast von *tertius*, nur kann man bei den ausgewachsenen Exemplaren der letzten Species niemals Plasmaverbindungen sehen.

Die Membran der Oospore ist, wie die von *Volvox aureus*, glatt.

Ueber die Vertheilung der Geschlechtszellen und Sporen habe ich nebenbei folgende Beobachtungen gemacht.

In den erwachsenen, frei schwimmenden Kugeln (Mutterkugeln) fand ich im Juni und Juli Oosporen (*o*) und Tochterkugeln, in den verschiedensten Entwicklungsstadien, von denen die Tochterkugeln in ihren generativen Hemisphären neben vegetativen Zellen entweder enthielten 1. nur Spermatozoidenbündel in verschiedensten Entwicklungsstadien (*a* = Antheridien), 2. schon in Zelltheilung (Furchung) begriffene Sporen (*s* = Parthenogonidien = in Entwicklung begriffene Tochterkugeln) oder 3. eine geringe Anzahl generativer Zellen, welche noch nicht in Theilung eingetreten waren und deshalb wohl theilweise Eier waren, aber auch Sporen sein konnten. Diese jungen generativen Zellen wurden in der unten folgenden Tabelle stets mit *e*? bezeichnet.

Dass Eier neben Sporen in den Tochterkugeln vorkommen können, geht aus den Fällen hervor, in welchen in Mutterkugeln Oosporen neben Tochterkugeln auftreten. Ein sicheres Unterscheidungsmittel für junge Sporen und junge Eier habe ich nicht gefunden. Die anfangs stets hellgrünen Zellen $e?$ beginnen sich theilweise schon in den Tochterkugeln zu theilen, können aber auch in der Tochterkugel bis ungefähr 50μ gross werden, ohne sich zu theilen, und sich erst theilen, wenn die Tochterkugel frei wird. Theilweise gehen die Zellen $e?$, die später oft dunkelgrün werden, wenn sie $40-50 \mu$ gross sind, in Oosporen über. Die Befruchtung der Eier findet anscheinend schon statt, wenn die Tochterkugeln noch in den Mutterkugeln liegen. Ueber alles, was ich hier als fraglich hinstelle, kann nur eine sorgfältige entwicklungsgeschichtliche Untersuchung Klarheit schaffen. Die Antheridien entstehen in der generativen Hemisphäre einer Tochterkugel in grosser Anzahl. Die Mutterzellen der Antheridien treten in Theilung ein, wenn sie etwa 13μ gross sind, und entwickeln sich zu halbkugeligen oder tafelförmigen Spermatozoidenbündeln, so lange die Tochterkugeln noch in der Mutterkugel eingeschlossen sind.

Ich bezeichne also mit o Oospore, mit a Antheridium, mit $e?$ Eier (welche theilweise auch Sporen sein können), mit s in Furchung begriffene Sporen.

Es können nach dem Vorhergesagten in der Mutterkugel vorkommen:

- A. nur o ,
- B. nur Tochterkugeln mit a ,
- C. nur Tochterkugeln mit $e?$,
- D. nur Tochterkugeln mit s ,
- E. o und Tochterkugeln mit a ,
- F. o und Tochterkugeln mit $e?$,
- G. o und Tochterkugeln mit s ,
- H. Tochterkugeln mit a und $e?$,
- I. Tochterkugeln mit a und s ,
- K. Tochterkugeln mit $e?$ und s .

Davon wurden gefunden folgende Combinationen, in folgenden Zahlen:

- A. 6 o ,
- C. 6 $e?$; 7 $e?$; 8 $e?$.
- D. 4 s ; 5 s ; 6 s ; 8 s .
- G. 10 + 4 s ; 20 + 5 s ; 30 + 3 s .
- I. 1 a + 4 s ; 1 a + 5 s ; 1 a + 6 s ; 2 a + 4 s ; 2 a + 5 s ; 4 a + 2 s .
- K. 2 $e?$ + 3 s ; 2 $e?$ + 5 s ; 3 $e?$ + 4 s ; 4 $e?$ + 1 s ; 5 $e?$ + 2 s . Es fehlten B, E, F, H.

NB. In einem Falle schien die Combination 1 a + 4 s + 1 o vorzuliegen, da sich neben a und s eine dunkelgrüne, mit dünner Membran versehene, 50μ grosse, runde Zelle vorfand, die vielleicht eine junge Oospore ein konnte. Ferner fand ich im August den Fall 1 a + 2 $e?$ + 2 o . in welchem die 2 o normale Oosporen waren. Vielleicht ist dieser Fall dem vorigen gleichwerthig.

Volvox tertius scheint in Deutschland auch an anderen Orten vorzukommen, wenigstens sprechen einige Angaben dafür, dass auch andere Autoren ihn in den Händen gehabt haben, ihn aber theilweise mit *auzeus*, theilweise mit *globator* verwechselt haben. Deutlich scheint mir folgender Satz von Klein (1891, Separatabdruck, S. 22) für diese Annahme zu sprechen, den ich hier einfüge, weil er sich auf das Ebengesagte bezieht:

»Im Juni und namentlich im Juli blieben die Eier bei *V. aureus* an einzelnen wasserarm gewordenen Fundorten grossentheils oder nahezu sämmtlich hellgrün, ihr Plasma schien durch zahlreiche grosse Vacuolen stark schaumig (Fig. 4); in jeder der grösseren Vacuolen befand sich ein kleiner stabförmiger Krystall von oxalsaurem Kalk. »Verbindungsfäden« liessen sich zwischen den mit sehr grossem Stigma versehenen vegetativen Zellen auch mit Reagentien nicht nachweisen, während die Cilien sehr deutlich waren. Hier lag offenbar eine pathologische Erscheinung vor, denn bei diesen Eiern fand, trotz zahlreichen Sphärosiren, niemals Befruchtung statt, während vereinzelt dunkelgrün gebliebene Eier ohne Vacuolen hier befruchtet wurden. Bemerkenswert sei noch, dass es sich hier nicht etwa um vereinzelt Colonien handelte, sondern um ein sehr reiches Vorkommen mit überwiegend sexuellen Kugeln.« Auch Angaben auf S. 23 und S. 27 scheinen sich auf *Volvox tertius* zu beziehen.

In physiologischer Beziehung beobachtete ich fast in allen Fällen einen deutlichen Unterschied zwischen *tertius* einerseits und *globator*, sowie *aureus* andererseits. In Uhrgläsern, welche in zerstreutem Lichte, einige Meter vom Fenster entfernt, standen, sammelten sich die Exemplare von *tertius* schnell an dem der Lichtquelle abgekehrten Rande, während *globator* und *aureus* dem Vorderrande des Glases zuschwammen.

Da mir ungemein reichliches Material von *Volvox tertius* zur Verfügung stand, habe ich die Entwicklung der Membran bei dieser Form noch etwas weiter verfolgt als früher bei *Volvox aureus*. Die in Theilung eintretende Spore (Parthenogonidie) bildet, wie man weiss, eine Membran um sich aus, innerhalb deren die Colonie ihre Entwicklung durchführt. Die in Theilung begriffenen Zellen der jungen Colonie grenzen sich gegeneinander durch etwas hellere Linien ab, die nur als Protoplasmagrenzen zu bezeichnen sind, da man annehmen muss, dass die Grenzen durch organisirtes, lebendes Cytoplasma gebildet werden. Erst wenn die Zelltheilung erlischt und die Cilien gebildet werden, rücken die Zellen auseinander, indem zwischen ihnen plötzlich eine Membran ausgeschieden wird, deren Beschaffenheit zeigt, dass sie nicht protoplasmatischer Natur ist. Diese Membran besteht, sobald man sie nachweisen kann, schon aus der Hülllamelle und der Gallertschicht. Anfangs ist die Gallertmasse relativ dünn (Fig. A 1), wächst aber bald relativ stark, also schneller als der Protoplast, wie das aus den Figuren A 2, 3, 4 hervorgeht. Das Wachstum der Gallertmasse erfolgt unter Schichtenbildung.

Die Gallertschichten scheinen nicht erst im festen Zustande ausgeschieden zu werden, um dann, wie es ja durch Fermente möglich wäre, erst in den Gallertzustand überzugehen, sondern sie scheinen sofort als Gallerte gebildet zu werden. Solche Gallerten bestehen meiner Anschauung nach aus Tröpfchen von zähflüssigen Lösungen von Wasser in einer »quellbaren« Substanz, gleichen also in ihrer physikalischen Beschaffenheit der verkleisterten Stärke (siehe Arthur Meyer, 1895, S. 130), welche einen Tröpfchenschwamm vorstellt. Sie würden, wenn sie diese Structur besässen, leicht durch weitere Lösung von Wasser und anderen Substanzen wachsen können. Diese Gallertmembranen würden sich danach vielleicht wesentlich unterscheiden von den normalen Cellulosemembranen, welche mir, wie die Stärkekörner, der Hauptsache nach aus Trichiten aufgebaut zu sein scheinen. Ich mache übrigens darauf aufmerksam, dass solche »amorphe« Membranen, wie sie die Gallertmembranen sind, auch ausserhalb des Protoplasten durch Ausscheidungen von zähen Lösungen aus wirklichen Lösungen entstehen können. Ich habe einen solchen Fall für die Vitae der Umbelliferen nachgewiesen (1889).

Die Membranstructur der Zellen von *Volvox aureus* scheint mir nicht ohne Interesse für die Auffassung der fibrillären Intercellularsubstanzen thierischer Zellen zu sein. Die

morphologischen Bestandtheile der thierischen Zellgewebe, welche Intercellularsubstanzen genannt worden, werden mehr und mehr von den Histologen den pflanzlichen Zellmembranen morphologisch und physiologisch gleichgesetzt, mehr und mehr als unorganisirte Ausscheidungen der vererbbar organisirten, lebenden Protoplasten betrachtet. So sagt z. B. Bergh (1894, S. 67): »Die Intercellularsubstanzen sind keine activen lebenden Substanzen in dem Sinne wie die Substanz der Zellen (Protoplasma und Kernsubstanzen).« Und wenn auch der folgende Satz Berg's (S. 60) etwas stark nach den Principien des Aufbaues der Pflanzenzelle schematisirt erscheint, so trifft er doch wohl im Grossen und Ganzen das Richtige: »Scheiden die Zellen eines Gewebes an ihrer ganzen Oberfläche Membranen ab, und wird dieser Abscheidungsvorgang (oder die Umbildung der äussersten Schichten der Zellsubstanz in die Membran) immer fortgesetzt, sodass immer neue Schichten zwischen den Zellen abgelagert werden, so wird eine Intercellularsubstanz oder Grundsubstanz gebildet.« Die Intercellularsubstanzen der Binde substanz-Gewebe der Histologen sind also als Zellmembranen zu betrachten, in denen Mittellamelle und Schichtung gewöhnlich nicht zu erkennen ist; würden wir die »Hülllamelle« oder Mittellamelle der Zellen von *Volvox globator* entfernen können, so würden wir ein Gewebe mit gallertartiger Intercellularsubstanz vor uns haben. In der Intercellularsubstanz der einfachen Binde substanz manches Knorpelgewebes, elastischen Gewebes und Bindegewebes kommen nun Fibrillen vor, welche jetzt allgemein als Differenzirungen der Intercellularsubstanz betrachtet werden (z. B. Kölliker, 1889, S. 103 und 126). Es ist nun interessant, dass bei *Volvox aureus* solche Fibrillen dadurch entstehen, dass nur die Zwickel der Hülllamelle stehen bleiben und als Fäden in der zur normalen Intercellularsubstanz gewordenen Gallertschicht der Membran verlaufen. Würden mehr Fibrillen in der Membran von *Volvox aureus* entstehen, so würden die Zellen dieser Pflanze denen des Bindegewebes des Froschschwanzes sehr ähnlich sein, von denen wir nachher reden werden.

II.

Die Plasmaverbindungen der drei *Volvox*arten.

Unsere Kenntnisse über die Plasmaverbindungen der *Volvox*arten waren bisher relativ gering. Wie aus dem Folgenden hervorgeht, war es bisher noch nicht entschieden, ob die Arme der Protoplasten Tüpfelfüllungen oder wirkliche Plasmaverbindungen seien. Bütschli (1883—1887, S. 775) sagt: »Besonders charakteristisch für *Volvox* ist weiterhin, dass das Plasma sämmtlicher Zellen in organischer Verbindung steht, indem von jedem Zelleibe sechs Plasmafäden gegen die Mitte der sechs Seiten der Zellhülle ausstrahlen und, diese durchbrechend, in die entsprechenden Fäden der sechs Nachbarzellen übergehen.« Bütschli hat dabei *Volvox globator* im Auge, für welchen diese Behauptung, wie wir sehen werden, nicht ohne Weiteres gilt, und hat er sich wohl, ohne ganz gründliche Untersuchung, von dem directen Augenscheine leiten lassen. Dasselbe ist möglicherweise auch bei Klebs (1886, S. 401) der Fall gewesen, welcher sagt: »Die plasmatischen Verbindungsstränge zwischen den Nachbarzellen gehen ununterbrochen von einer Zelle

zur anderen,« obgleich sich Klebs' Angaben, wie aus einzelnen Momenten seiner Beschreibung hervorgeht, auf *V. aureus* beziehen. Dagegen hat Klein (1889, S. 159) die Plasmaverbindungen der *Volvox*-arten genauer angesehen und sagt von denselben für *V. globator*: »Es sind Fortsätze des Protoplasten, welche correspondirende Tüpfelkanäle erfüllen, die in der Gallertmembran verlaufen und am Ende geschlossen sind, wie Cohn zuerst hervorhob.« Für *V. aureus*: »Nach diesen Befunden und nach Analogie mit *Volvox globator* halte ich diese Verbindungsfäden von *Volvox aureus* ebenfalls für Protoplasmafortsätze in correspondirenden Tüpfeln, die sich ausserordentlich stark nähern.« »Ob diese Tüpfelkanäle in allen Fällen wirklich geschlossen sind, oder ob sie gelegentlich, die Mittellamelle durchbohrend, mit einander verschmelzen, wage ich nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden, halte es aber nicht für wahrscheinlich und jedenfalls für einen Ausnahmefall.« Klein hält an diesen Ausführungen, trotz des Widerspruches von Overton, fest, wie aus folgenden Worten Klein's (1891) hervorgeht: »Auf einige Differenzpunkte untergeordneter Natur, wie die Continuität der »Verbindungsfäden«, die Zweizahl der contractilen Vacuolen in den Protoplasten von *Volvox globator* etc., gehe ich hier nicht weiter ein, da diese Dinge in meinen Studien bereits zur Genüge erörtert sind.« Dasselbe geht auch aus der Bemerkung hervor, welche Klein auf S. 12 der Abhandlung über die Verbindungsfäden macht.

Overton (1889, S. 117, 180 und 275) behauptet, dass bei *Volvox aureus* und *globator* kein Zweifel darüber aufkommen könne, dass die Verbindungsfäden ununterbrochen von einer Zelle zur anderen laufen. Er hat jedoch die Frage durchaus nicht so eingehend und sauber untersucht, dass er eine Entscheidung darüber mit Recht treffen konnte, wie schon aus den Abbildungen Taf. I, 1 und 4 hervorgeht. In den Figuren bildet er halbzerstörte Plasmaverbindungen ab.

Aus dem Texte geht hervor, dass er bei *V. globator* die ganzen, die dicken Tüpfelkanäle ausfüllenden Cytoplasmamassen für die direct in Verbindung stehenden Plasmaverbindungen gehalten, die feinen Perforationen der Mittellamelle der Membran nicht gesehen hat. Overton's Behauptungen stützen sich also auch nur auf ein oberflächliches Ansehen der Objecte, welches stets direct zu der Meinung führen wird, die »Tüpfeln« durchsetzten bei beiden Species die Mittellamelle. Overton sagt S. 117: »Bekanntlich sind zwischen den einzelnen *Volvox*-zellen Verbindungsfäden vorhanden, die aber nach Cohn die einzelnen Protoplastkörper nicht in directe Communication setzen, da sie nach seiner Auffassung die Seitenwände nicht durchbohren. Cohn's Behauptung liegt indessen ein leicht verzeihlicher Beobachtungsfehler zu Grunde. Er hat nämlich die eigentlichen Verbindungsfäden nicht gesehen, sondern nur die Ausläufer der Chromatophoren, die, wie wir gesehen, bei *V. globator* in der That bei nicht zu alten Colonien die Seitenwände erreichen, dagegen natürlicher Weise nicht in ununterbrochenem Zusammenhange stehen; bei ganz alten Stöcken, oder solchen, die nicht schnell genug fixirt wurden, ziehen sich die Chromatophoren-Ausläufer mehr zurück, und dann sind die eigentlichen farblosen Verbindungsfäden zu sehen.«

Die in Folgendem beschriebenen Resultate meiner Untersuchung der Plasmaverbindungen der drei *Volvox*-arten sind mit Hülfe des Apochromates »Homogene Immersion 1,30 : 2 mm« von Zeiss ausgeführt worden. Ich habe besonderen Werth darauf gelegt, auch das Verhalten der Plasmaverbindungen gegen mikrochemische Reagentien, speciell Fixirungsmittel, zu untersuchen, weil diese Untersuchungen für andere pflanzliche Objecte, bei denen die Verhältnisse meist viel ungünstiger liegen, als Richtschnur dienen können

und vielleicht auch für den Histologen der Thiere einige Bedeutung haben. Sie geben uns übrigens auch in trefflicher Weise Aufschluss über den Werth und die Wirkungsweise der Fixierungsmittel im Allgemeinen.

A. Die Plasmaverbindungen von *Volvox aureus*.

a. Reactionen der Plasmaverbindungen. Die Protoplasten von *Volvox aureus* senden, wie ich (1895, S. 225) gezeigt habe, ihre Plasmaverbindungen durch eine homogene Gallerte hindurch. Die Gallerte ist so weich, dass selbst die verquellenden Massen absterbender Protoplasten leicht in sie eindringen, und Vacuolen, welche in den sterbenden Plasmaverbindungen entstehen, die Gallerte aus einander treiben können. Jeder der fast eiförmigen Protoplasten der trophischen Hemisphäre der Kugel sendet, wie es Fig. B 1 zeigt, 5—6 Plasmaverbindungen aus, durch welche er mit 5—6 Nachbarzellen correspondirt.

Jede Plasmaverbindung ist, solange die Zellen normal leben, ein fadenförmiges, gerades, farbloses und homogenes Gebilde, und alle Reactionen dieses Fadens sprechen dafür, dass er nicht grob structurirt ist. Wenn man die *Volvox*-Kugel durch einen schwachen Druck auf das Deckglas ein wenig schädigt, so verändert sich die Plasmaverbindung: sie scheint sich etwas abzuflachen, etwas zu quellen und schwächer lichtbrechend zu werden. Sie wird durch den Reiz anscheinend veranlasst, mehr Wasser aufzunehmen. Weiter gehen die Veränderungen in der Form der Plasmaverbindungen, wenn man die Kugel stärker drückt, so dass sie platzt, oder wenn man die Kugel längere Zeit unter Druck erhält, so dass die Zellen langsam absterben.

Die ganze Masse der gequollenen Plasmaverbindungen scheint dann mehr und mehr den Gesetzen zu gehorchen, welche leblose Flüssigkeiten beherrschen. Man erhält Erscheinungen, wie sie bei jeder zähflüssigen Flüssigkeit zu beobachten sind, welche man im Wasser zu einem Faden ausgezogen hat. Es entstehen im Faden spindelförmige Anschwellungen, an deren Enden der Faden verdünnt erscheint; die Spindeln ziehen sich mehr und mehr zu Kugeln zusammen, welche dann nur durch sehr feine Fäden verbunden sind (»kettig« gewordene Plasmaverbindungen), die unter Umständen auch durchreißen können (»Tropfigwerden« der Plasmaverbindungen).

Tödtet man Plasmaverbindungen dadurch, dass man Chloroformdampf auf die im Wasser liegenden Kugeln einwirken lässt, so werden sie ebenfalls regelmässig kettig.

Es ist die Frage aufzuwerfen, ob dieses Kettigwerden stets als eine Degenerationserscheinung aufzufassen ist, wie eine solche nach Verworn's Auffassung bei abgeschnittenen Pseudopodien von *Orbitolites* (Verworn, 1892, S. 33) kurz nach dem Tode auftritt, oder ob man sie noch zu den Reizerscheinungen rechnen soll, wie sie Verworn z. B. für *Orbitolites* auf S. 29 schildert. Ich will mich in eine Erörterung der Frage nach dem Unterschiede von Degenerations- und Reizerscheinungen des Protoplasmas hier nicht einlassen.

Kettigwerden, dann Tropfigwerden der Plasmaverbindungen tritt auch bei Zusatz von etwas Salmiakgeist zu einem Tropfen Wasser ein, in dem die *Volvox*-Kugeln liegen. Stärkerer Salmiakgeist und schwache Kalilauge verquellen die ganzen Protoplasten sofort, und man sieht, dass die Reste des Plasmaleibes in die Kanäle der mit verquellenden Protoplasmaverbindungen hineinschiessen. Gerade bei dieser Reaction kann man leicht erkennen, dass bei Verquellung allerhand Inhaltsstoffe der Protoplasten in die Kanäle der Plasmaverbindungen hineingetrieben werden. Dasselbe erfolgt in allen Fällen, in denen

zu langsame Härtung der Protoplasten erfolgt, und daraus erklärt sich auch das Vorkommen von Stärkekörnchen in Plasmaverbindungen von *Volvox*-Kugeln, die zu langsam in heissem Wasser abstarben.

Versucht man die Plasmaverbindungen durch heisses Wasser zu fixiren, so tritt stets Kettigwerden oder sogar unregelmässiges Tropfigwerden ein, ehe Härtung erfolgt. Fig. *D 1* stellt eine Plasmaverbindung aus einer *Volvox*-Kugel dar, welche in ein Schälchen mit kochendem Wasser hineingeworfen worden war. Die Plasmaverbindung wurde mit Säurefuchsin gefärbt, wodurch Körnchen in ihr bemerkbar werden. Durch Jod färben sich derartige Körnchen dunkelbraun; selten finden sich blau werdende Körnchen (Stärke). Fig. *D 2* ist nach Plasmaverbindungen einer *Volvox*-Kugel gezeichnet, die in einen Tropfen Wasser geworfen wurde, welcher vorher auf dem Objectträger zum Sieden gebracht worden war.

Setzt man etwas dreiprocentige Essigsäure einem Tropfen Wasser zu, in dem eine *Volvox*-Kugel unter dem Deckglase liegt, so schwellen die Plasmaverbindungen sofort an und werden undeutlicher, dann werden sie kettig und schliesslich tropfig. Trägt man die Kugeln in viel dreiprocentige Essigsäure ein, und lässt man sie darin zwei Tage liegen, so werden die Plasmaverbindungen zarter und dabei unregelmässig »körnig-kettig« und »körnig« (Fig. *E*).

Auch einprocentiger Formaldehyd verhält sich ähnlich wie die verdünnte dreiprocentige Essigsäure, aber selbst vierzigprocentige Formaldehydlösung fixirt die Plasmaverbindungen nicht, sondern bringt sie zum unregelmässigen Zerfall.

Merkwürdiger Weise zerfallen die Plasmaverbindungen auch sofort in fünfundzwanzigprocentiger Salzsäure.

Auch einprocentige Chromsäurelösung gehört zu denjenigen Stoffen, welche das Kettigwerden nicht verhindern können; Tropfigwerden tritt dagegen in einer einprocentigen Chromsäurelösung nicht mehr ein. Lässt man eine *Volvox*-Kugel drei Stunden in einprocentiger Chromsäure liegen, so sind die Plasmaverbindungen entschieden zahlreicher und die Tropfen der Ketten unregelmässig (Fig. *F*) contrahirt. Es tritt Oxydationslösung ein, die bei concentrirter Chromsäure so schnell verläuft, dass man sie unter dem Mikroskop direct verfolgen kann. Die Chromsäure löst Zellkern und Pyrenoid zuletzt.

Vierprocentige Ferrocyankaliumlösung contrahirt die Protoplasten und auch die Protoplastmaverbindungen, fixirt letztere aber nicht, sondern bewirkt den Zerfall derselben zu Tropfen und Körnern. Säuert man die Lösung mit etwas Essigsäure an, so wirkt die Lösung quellend und zerstörend auf die Plasmaverbindungen, während sie die Cilien gut erhält.

Eine Reihe von Stoffen, welche man als mehr oder weniger gute

Fixirungsmittel der Plasmaverbindungen

bezeichnen kann, tödten die Plasmaverbindungen so schnell, dass Kettigwerden nicht mehr eintritt, oder nur dann, wenn die Stoffe zu langsam eindringen, und dass die Plasmaverbindungen ihre gleichmässige Dicke nicht verlieren, wir wollen sagen, »lineal« bleiben. Dabei verändern jedoch diese Fixirungsmittel die Plasmaverbindungen mehr oder weniger, indem sie wohl mit einem oder dem anderen Stoffe der zähen Flüssigkeit eine Verbindung eingehen, so dass die linealen Plasmaverbindungen inhomogen werden können. Von diesen Fixirungsmitteln wirkt zuerst die Osmiumsäure vorzüglich.

Trägt man die Kugeln in einprocentige Osmiumsäurelösung ein und lässt man sie eine Stunde darin liegen, so findet man sie meist homogen, lineal und farblos (Fig. *G*) und hier und da sieht man einzelne Vacuolen in den Fäden auftreten, selten einzelne

Tropfen. Dagegen fixiren Flemming's Lösung und Altmann's Lösung schlecht. Sehr gut fixirend wirkt eine zweiprocentige Lösung von Goldchloridnatrium dann, wenn man die Kugeln in die Lösung einträgt und einen Tag darin liegen lässt. Selbst wenn man nur zu der im Wasser unter dem Deckglase liegenden Kugel seitlich etwas der Goldchloridlösung zufließen lässt, bleiben die Fäden lineal und werden kaum etwas homogen.

Dagegen zerstört Platinchlorid in fünfprocentiger Lösung die Plasmaverbindungen.

Jod in verschiedenen Lösungen wirkt gut fixirend. Am homogensten bleiben die Plasmaverbindungen bei Behandlung mit Wismuthjodidjodkalium¹⁾.

Legt man die Kugeln in die braune Lösung 12 Stunden ein, so ist die Fixirung eine vollständige und schöne. Die Plasmaverbindungen färben sich in der Lösung braun.

Gut fixirend wirkt auch eine jodreiche Jodjodkaliumlösung (I) von folgender Zusammensetzung: 3 Jod + 3 Jodkalium + 20 Wasser. Die Plasmaverbindungen bleiben darin lineal, zerfallen aber meist in kurze Stäbchen (sie werden »stäbig«) oder Körnchen. Die Cilien werden dabei glatt fixirt und etwas weniger dunkel gefärbt als die Plasmaverbindungen.

Eine schwächere Jodjodkaliumlösung (II), bestehend aus 0,5 Jodkalium + 100 Wasser und Jod im Ueberschusse, fixirt viel schlechter. Meist reissen die Plasmaverbindungen in dieser Lösung an beliebigen Stellen durch und werden wellig und körnig.

Kaliumquecksilberjodid lässt Zellen und Plasmaverbindungen sofort verquellen und letztere tropfig werden und zerfallen; nur der Stärkeherd der Zellen tritt scharf hervor.

Pikrinsäure in gesättigter Lösung fixirt sofort ziemlich gut, so dass die Plasmaverbindungen darin erhalten bleiben; aber stets werden letztere stäbig oder körnig.

Von Säuren wirkt concentrirte Salpetersäure gut fixirend, macht die Verbindungen aber zart. Sie färbt die Verbindungen schwach gelblich; die Färbung wird nach Zusatz von Ammoniak etwas kräftiger.

Etwas weniger gut wirkt Millon's Reagens, doch bleiben in demselben die Plasmaverbindungen auch nach zwölfstündigem Liegen gut erhalten.

Eine eigenthümliche Wirkung übt Phosphormolybdänsäure (fünfprocentig) aus. Legt man die Kugeln einige Stunden in diese Lösung, so findet man die Plasmaverbindungen anscheinend in etwas unregelmässige, aber doch fast lineale Röhren verwandelt, welche Körnchen in verschiedener Zahl einschliessen, wie es in Fig. H dargestellt ist.

Kaliumbichromat in dreiprocentiger Lösung contrahirt die Protoplasten stark. Lässt man die Kugeln 12 Stunden in der Lösung, so sind viele Plasmaverbindungen noch erhalten, aber alle mehr oder weniger gekrümmt, schwach körnig und schwach vacuolig, so dass Kaliumbichromat zu den schlechten Fixirungsmitteln zu rechnen ist.

Ueber die

Färbung der fixirten Plasmaverbindungen

habe ich nur wenige Versuche gemacht, die ich kurz mit noch einigen anderen Reactionen beschreiben will.

¹⁾ Wismuthjodidjodkalium stellt man folgendermassen her: 80 g bas. Wismuthnitrat löst man in 200 cc. reiner Salpetersäure von 1,8 sp. Gew., andererseits 272 g Jodkalium in wenig Wasser und giesst dann die Wismuthlösung langsam und unter Umschütten in die Jodjodkaliumlösung. Den auskrystallisirenden Salpeter entfernt man. Die Lösung ist im Dunkeln aufzubewahren.

Am einfachsten lassen sich die Plasmaverbindungen mit Jod färben.

Behandelt man die mit Osmiumsäure fixirten Plasmaverbindungen mit der Jodjodkaliumlösung II, so färben sie sich nur schwach gelbbraun, fügt man aber dann mit Jod gesättigte Schwefelsäure ($1 \text{ SO}^4\text{H}^2 + 2 \text{ H}^2\text{O}$) zu, so scheidet sich Jod in Kryställchen aus und lagert sich zugleich in grösserer Menge in den Plasmaverbindungen ab, sodass diese, wie der ganze übrige Protoplast, höchst intensiv braun gefärbt werden, während die Flüssigkeit relativ hell gefärbt erscheint. In der Schwefelsäurejodlösung bleiben übrigens die mit Osmiumsäure gehärteten Verbindungsfäden völlig gut erhalten. Auch ältere Kaliumwismuthjodidlösung färbt die mit Osmiumsäure gehärteten Plasmaverbindungen schön braun und erhält sie gut.

Selbstverständlich kann man in gleicher Weise die Färbung der mit Jodjodkalium gehärteten Verbindungen durch Zusatz der Schwefelsäure erhöhen. Dabei werden die Plasmaverbindungen etwas zarter, die Cilien quellen ein wenig. Die directe Jodfärbung erhält sich auch in Salzsäure von 25 Procent. Bei längerem Liegen in Salzsäure quillt die Gallerte, die Plasmaverbindungen werden gedehnt und dadurch körnig und stäbig (Fig. J). Salpetersäure färbt die mit Jod behandelten Plasmaverbindungen erst dunkler, entfärbt sie dann aber völlig, indem das Jod auskrystallisirt. Chlorzinklösung (3 + 1 Wasser) verhält sich ähnlich wie Salpetersäure.

Werden 12 Stunden lang in Goldchloridnatrium-Lösung gebadete Kugeln von *Volvox* schnell mit Wasser abgewaschen und in 2 cc Wasser, dem einige Tropfen Ameisensäure zugesetzt worden sind, 12 Stunden belichtet, so färbt sich der ganze Protoplast, also auch die Plasmaverbindungen, röthlich.

Legt man die mit Osmiumsäurelösung fixirten Kugeln direct in ein Gemisch von Wasser mit einigen Tropfen Alkohol und Glycerin und belichtet man sie dann, so färbt sich der Protoplast schwärzlich, die Plasmaverbindungen graubraun.

Relativ gute, aber schwache Färbungen der mit Osmiumsäure gehärteten Plasmaverbindungen erhält man, wenn man die Kugeln 12 Stunden in einer sehr verdünnten wässrigen Methylviolettlösung (5 B 59 von Bayer) liegen lässt. Cilien und Plasmaverbindungen färben sich intensiver als die Gallertmembranen, und erträgt die Färbung das Einlegen in Glycerin.

Aehnlich färben sich mit Chromsäure gehärtete Plasmaverbindungen, wenn man die Kugeln direct aus der Härtingsflüssigkeit in Säurefuchsin einbringt.

Viel intensiver färben sich Plasmaverbindungen, in denen Jod enthalten ist, mit Methylviolett, weil dieser Farbstoff mit Jod einen Niederschlag giebt. Setzt man zu einer mit Osmiumsäure gehärteten Kugel, unter Deckglas, erst Jodjodkalium II, dann verdünnte Schwefelsäure (2 Wasser + 1 Schwefelsäure), zieht mit Fliesspapier die Hälfte der Schwefelsäure ab, und fügt man dann seitlich dunkelviolette Methylviolettlösung hinzu, so sieht man, dass sich in der Berührungzone der Flüssigkeiten ein körniger, bräunlicher Niederschlag bildet, der sich an die Plasmaverbindungen ansetzen und dieselben so verdicken kann (Fig. K); wirft man den Objectträger mit der theilweise grünlich gewordenen Lösung in ein Schälchen mit Wasser, so wird die Lösung blau, und man findet die Plasmaverbindungen dunkelblau gefärbt.

b. Entwicklung, Lage und Zahl der Plasmaverbindungen. Da wir für die Plasmaverbindungen der Phanerogamen die Entstehungsgeschichte noch gar nicht kennen, meines Wissens ebensowenig für thierische Zellen die Entwicklungsgeschichte genau verfolgt ist, so schien es mir von Interesse, bei *Volvox* den Versuch zu machen,

die Bildung der Plasmaverbindungen zu beobachten. Selbst wenn ich die Annahme mache, dass Kienitz sich bei der Untersuchung der jüngsten Cambiumzellen von *Viscum* (S. 38) nicht habe durch Tüpfelkanäle täuschen lassen, so ist die wahrscheinliche und naheliegende Annahme, dass die Plasmaverbindungen von vorne herein, während der Zellwandbildung, angelegt werden, durch Kienitz nicht bewiesen worden, da Kienitz in der jugendlichen, nicht quellbaren Zellwand (S. 43) die Plasmaverbindungen nicht auffinden konnte. *Volvox* ist leider wegen der Form der jungen Zellen kein günstiges Object, und so kann auch ich noch keinen vollständigen Aufschluss über die Entstehung der Plasmaverbindungen geben.

So lange die Zelltheilung in der aus einer Spore hervorgehenden Tochterkugel noch andauert, sind die Zellen durch helle Grenzlinien getrennt, welche höchst wahrscheinlich rein protoplasmatischer (vielleicht alloplasmatischer) Natur sind. Dass man in diesem Zustande keine Plasmaverbindungen erkennen kann, ist selbstverständlich; leider kann man aber auch in solchen Kugeln, die eben die Cilien gebildet haben, noch nichts von diesen Gebilden sehen. Die Zellen sind in diesem Zustande, von oben gesehen, sechseckig (Fig. *L*), dabei längs gestreckt und dicht aneinander liegend (Fig. *M*). Es ist so unmöglich, die relativ weit unten am Protoplasten entstehenden Plasmaverbindungen zu sehen, ehe die Zellen sich etwas mehr abrunden oder auseinanderrücken. So wie jedoch letzteres geschieht, kaum so stark, wie es in Fig. *N* dargestellt ist, lassen sich die Plasmaverbindungen an mit Osmiumsäure gehärteten, mit Jodjodkalium II und Schwefelsäure (1 + 2 Wasser) gefärbten Kugeln erkennen. Sie sind schon anfangs ziemlich kräftig (Fig. *N* und *O*), wachsen aber später immer stark in die Länge, wohl auch etwas in die Dicke.

Im Allgemeinen entstehen die Plasmaverbindungen der Kugeln sofort beim Auseinanderrücken der Zellen, so dass vegetative und generative Zellen im Allgemeinen schon von vorne herein ihrer Natur nach bestimmt erscheinen (Fig. *O*).

Dennoch ist es fraglich, ob alle Plasmaverbindungen von vorne herein gebildet werden. Einige Beobachtungen machen es mir wahrscheinlich, dass die Anlage von Plasmaverbindungen auch später noch möglich ist.

Wie wir sehen werden, sind die Sporen und Eizellen im entwickelten Zustande meist durch 3—7 Plasmaverbindungen mit jeder ihrer Nachbarzellen verbunden, eine einzelne kommt dazwischen sehr selten vor. Dennoch fand ich in noch jungen Colonien hier und da junge Eier und Sporen, die nur durch je eine Verbindung mit jeder Nachbarzelle zusammenhängen. Solche ganz junge Eizellen kamen neben völlig reifen Eiern in einer Kugel vor, so dass es den Anschein hatte, als würden manchmal aus vegetativen Zellen Eier nachträglich gebildet. An diesen Eiern konnte man manchmal gespaltene Verbindungen (Fig. *P*) oder auch ganz dicke Plasmaverbindungen (Fig. *Q*) erkennen. Im letzteren Falle sah es aus, als habe sich zwischen Eizelle und Nachbarzelle eine neue Plasmabrücke zum Zwecke des Ausziehens einer neuen Plasmaverbindung gebildet. Dafür, dass sich Plasmaverbindungen unter Umständen in der Gallerte verschieben können, scheinen mir Fälle, wie der in Fig. *R* aus einer intacten Kugel abgebildete, seltene Fall der Lage von Plasmaverbindungen zu sprechen.

In keinem Falle habe ich Entstehung einer neuen Plasmaverbindung an ausgewachsenen, überhaupt an Zellen mit Membranen, direct beobachten können, so dass es zweifelhaft bleibt, ob dieser Entwicklungsmodus der Plasmaverbindungen bei *Volvox aureus* vorkommt.

Was Zahl und Lage der Plasmaverbindungen von *Volvox aureus* anbelangt, so ist darüber Folgendes zu sagen.

Jede Zelle der bei der Bewegung nach vorn gerichteten trophischen Hemisphäre,

deren Protoplast sich auch durch die besonders stark ausgebildeten Augenflecke von denen der generativen Hemisphäre unterscheidet, steht meist mit 6 Nachbarzellen durch Plasmafäden in directer Verbindung, selten mit 5, noch seltener mit 4 oder 7. Jede der 6 Nachbarzellen steht meist nur durch einen Plasmafaden mit der centralen Zelle in Verbindung, seltener finden sich zwischen einzelnen Zellen 2 Plasmaverbindungen.

In der generativen Hemisphäre sind die vegetativen Zellen stets durch zahlreichere Plasmaverbindungen mit ihren Nachbarzellen verbunden. Bei Zellen, welche nicht mit solchen vegetativen Zellen in Verbindung standen, die Fäden nach einer Spore sandten, zählte ich z. B. folgende Anzahl von Plasmaverbindungen: 112113; 23133; 112122; 303103. Es giebt jedoch auch Fälle, in denen die Zahlen niedriger sind. Je näher die Zellen einer Spore liegen, um so zahlreicher werden die Plasmaverbindungen, so dass die direct der Spore angrenzenden Zellen oft Zahlen wie 42633; 45634 aufweisen. Die grösste Zahl der Fäden senden dann stets die Nachbarzellen der Spore nach dieser. Der in Fig. *S* dargestellte Fall 64364 ist einer von mittlerer Zahl. Es kommen z. B. Fälle mit 656465 vor. Die Spore rückt, während sie heranwächst, ihr Centrum ziemlich tief nach der Kugelmitte zu, und der am weitesten peripher (bezogen auf die Mutterkugel) gelegene Punkt ihrer Peripherie liegt tiefer nach innen als die Mitte eines Protoplasten der vegetativen Zellen. Die Plasmaverbindungen treffen, wie es in Fig. *S* dargestellt ist, von oben auf die anfangs nackte Spore auf. Ehe die Theilung der Spore beginnt, umgiebt sich die Spore mit einer Membran, in welcher Löcher für die Plasmaverbindungen ausgespart werden. Es ist dies wohl der erste Fall, der sicher beweist, dass Membranen um die Plasmaverbindungen herum ausgeschieden werden. Theilt sich die Spore im Innern der Membran, so bleiben die sich streckenden Plasmaverbindungen auch mit den Theilproducten in Verbindung. Die Furchen laufen oft zwischen Fäden einer Nachbarzelle hindurch. In Fig. *T* ist das vierzellige Entwicklungsstadium einer Kugel abgebildet. Die Fig. *U* stellt ein Stück von einer *Volvox*-Kugel dar, bei welcher ich schon 15 Zellen in der Peripherie zählte. Es zeigt dieser Fall, dass die Plasmaverbindungen sehr lange, vielleicht bis zur Vollendung des Zelltheilungsprocesses der Tochterkugel erhalten bleiben. Wenn später die Tochterkugeln sich in ihrer Membran zu bewegen beginnen, müssen selbstverständlich die Plasmaverbindungen gelöst werden.

In rein weiblichen Kugeln scheint die Zahl der Plasmaverbindungen in der generativen Hemisphäre etwas geringer zu sein als in sporenerzeugenden Kugeln. Bei fertigen Antheridien ist die Zahl der von ihnen ausstrahlenden Plasmaverbindungen noch geringer als bei den Eiern. Ich zählte an einem fertigen Antheridium z. B. 21222 Verbindungsfäden.

B. Die Plasmaverbindungen von *Volvox globator* und *tertius*.

Die Zellen der trophischen Hemisphäre von *Volvox globator* bieten ein ganz anderes Bild als die von *Volvox aureus*. Wie wir sahen, sind die Zellen in der Richtung des Kugelradius wenig gestreckt und von oben gesehen fünf- bis siebeneckig. Eine relativ dichte Hülllamelle (*m*, Fig. *V*) trennt die Gallertmassen (*g*, Fig. *V*) der Membranen von einander. Die Zellen sind in der Richtung des Radius der Kugel zusammengedrückt; sie scheinen bei oberflächlicher Betrachtung durch fünf bis sieben dicke Cytoplasmafortsätze mit fünf bis sieben Nachbarzellen in directer Verbindung zu stehen. Das Chromatophor *Ch* ist eckig und streckt nicht selten Spitzen tief in die Cytoplasmafortsätze hinein.

Manchmal liegen die beiden contractilen Vacuolen (*c*) der Zellen oder eine davon in einem Cytoplasmafortsatze. Nicht selten sieht man zwischen den Cytoplasmafortsätzen einzelne Anastomosen auftreten, wie es z. B. in Fig. *H* dargestellt ist.

Beobachtet man die Cytoplasmafortsätze der in Wasser liegenden, lebenden *Volvox*-Kugeln sehr genau, so sieht man, dass sie nicht homogen sind, sondern dass sie, ungefähr in der Mitte, Differenzirungen zeigen. Fasst man zuerst relativ dünne Cytoplasmafortsätze ins Auge, so sieht man in deren Mitte ein stärker lichtbrechendes Körnchen liegen (Fig. *X*, *α*), welches bei tiefer Einstellung dunkelgrau erscheint. In dickeren Fortsätzen sieht man zwei bis 4 Körnchen, welche durch schwach lichtbrechende Stellen von einander getrennt sind (Fig. *X*, *β*). Lässt man Kaliumwismuthjodid zufließen und beobachtet man sofort, so sieht man allermeist, an Stelle der grauen Punkte, relativ dunkel gefärbte Tröpfchen (Fig. *X*, *γ*). Osmiumsäure fixirt gut und die Körnchen treten stärker hervor. Färbt man die so fixirten Protoplasten mit verdünnter Säurefuchsinlösung, so werden die breiten Cytoplasmafortsätze sofort röthlich, die Körnchen dunkelroth, und da sich bald auch die Hülllamelle färbt, so sieht man jetzt deutlich, dass die Körnchen die Hülllamelle durchsetzen. Methylviolett verhält sich ähnlich wie Säurefuchsin. Goldchloridnatrium eignet sich zur Fixirung weniger gut als Osmiumsäure.

Nach Analogie mit den höheren Pflanzen müssen wir die dicken Cytoplasmafortsätze als Tüpfelbildungen bezeichnen. Die fünf bis sieben Tüpfel der vegetativen Zellen sind durch die Hülllamelle geschlossen, welche zugleich die Tüpfelschliesshäute bildet. Die Tüpfelschliesshäute werden nur an einzelnen punktförmigen Stellen von kurzen Plasmaverbindungen durchsetzt, den Gebilden, welche wir bisher als Körnchen bezeichnet haben.

Bei *Volvox globator* gruppiren sich um die jungen Sporen eine grössere Anzahl von Zellen, als um die vegetative Zelle. Ich zählte oft zwölf Nachbarzellen für eine generative Zelle. Alle diese Nachbarzellen stehen dann durch Tüpfel mit der generativen Zelle in Verbindung (Fig. *Y*) und durch die Tüpfelschliessmembranen senden die Tüpfelfüllungen ihre Plasmaverbindungen. Wir sehen also, dass auch hier durch die zahlreichen Tüpfel der Nachbarzellen grössere Mengen von Nährstoffen zu einer generativen Zelle geführt werden können als eventuell nach einer vegetativen Zelle. Dass die Tüpfel auch die sich theilenden Sporen noch mit den vegetativen Zellen verbinden, geht schon aus den Angaben von Overton (1889, S. 180 und Fig. 16, Taf. III), sowie von Klein (1891, Fig. 6, 9, 10, 12, 17) hervor.

Volvox tertius. Plasmaverbindungen vom Aussehen der Plasmafäden von *Volvox aureus* lassen sich in den lebenden, noch nicht geborenen Tochterzellen von *Volvox tertius* ziemlich leicht erkennen. Sie sind dann etwas dünner als bei *aureus* und, wie bei diesem, in den Tochterkugeln noch relativ kurz. Besser sieht man sie an mit Kaliumwismuthjodid gefärbtem Materiale, vorzüglich dann, wenn man dasselbe nach der Fixirung und Färbung, etwas zerdrückt, so dass die Tochterkugeln aus der Mutterkugel heraustreten. Interessant ist die Thatsache, dass man bei *Volvox tertius* an den über den relativ tief liegenden Eiern oder Sporen liegenden vegetativen Zellen der generativen Hemisphäre (Fig. *a*) nur je ein bis zwei Plasmaverbindungen von Zelle zu Zelle ziehen sieht, während bei *Volvox aureus* (Fig. *S*) die Zahl eine grössere war. Ich halte es deshalb für wahrscheinlich, obgleich ich es nicht zu entscheiden im Stande war, dass auch von der Spore zu den Nachbarzellen eine nur geringe Zahl von Plasmafäden führt.

Dementsprechend scheinen die Sporen grösser zu werden als bei *aureus*, also selbst mehr Reservestoffe zu bilden, ehe sie in Theilung eintreten.

Sobald die Kugeln von *Volvox tertius* frei werden, lassen sich die Plasmaverbindungen

nicht mehr nachweisen. Ich habe in ausgewachsenen Kugeln weder durch Kaliumwismuthjodid, noch durch Jodjodkalium und Schwefelsäure, mit oder ohne nachfolgende Färbung durch Methylviolett, ebensowenig an durch Osmiumsäure gehärtetem Materiale Plasmaverbindungen erkennen können. Zwei neben einander liegende Zellen der Kugel scheinen, wie es in Fig. Z dargestellt ist, ganz ohne Verbindung mit einander zu sein.

Es fragt sich nun, ob die Plasmaverbindungen ganz fehlen oder nur so fein sind, dass wir sie nicht sehen können. Ich möchte mich für die letztere Annahme entscheiden, weil ich Spuren derselben in einigen Fällen gesehen zu haben glaube.

Erhält man nämlich ausgewachsene Kugeln längere Zeit unter schwachem Deckglasdrucke, und färbt man dann mit Kaliumwismuthjodid, so sieht man häufig zwischen den Zellen Kügelchen auftreten, welche wohl von tropfig gewordenen Plasmaverbindungen herrühren können, dicker als die Plasmaverbindungen und deshalb sichtbar sind.

Es ist interessant, dass wir bei den drei so nahe verwandten *Volvox*arten gerade die Plasmaverbindungen in morphologischer Beziehung so verschiedenartig finden. Es sind das jedoch ganz ähnliche Verhältnisse, wie wir sie für die Endosperme der Phanerogamen kennen. In dem Gewebe ein und desselben Palmensamen-Endosperms giebt es ungetüpfelte Zellen mit langen Plasmaverbindungen, welche die Zellwand überall als einfache Fäden durchsetzen (Fig. b), und getüpfelte Zellen mit kürzeren, nur die Tüpfelschliesshaut durchziehenden Protoplasmafäden (Fig. c). Der erstere Fall gleicht dem von *Volvox aureus*, der zweite dem von *Volvox globator*. Zellen mit ungemein zarten Plasmaverbindungen finden sich bei den Angiospermen sehr häufig, und sie sind mit den Zellen von *Volvox tertius*, in gewisser Hinsicht, vergleichbar.

Es lehren uns diese Erfahrungen, dass für die physiologische Leistung der Plasmaverbindungen wahrscheinlich nur die feinste Organisation des Fadens in Betracht kommt, dass die gröbere Morphologie, auch die Dicke und Länge der Fäden ohne wesentliche Bedeutung ist, und dass die Tüpfelfüllungen für die Plasmaverbindungen gleichsam eintreten können.

Diese Beobachtungen, sowie das mikrochemische Verhalten der Plasmaverbindungen, rufen den Eindruck hervor, als habe man es in den Plasmaverbindungen mit Strängen von normalem Cytoplasma zu thun, dessen Structur nicht in besonderer Weise umgestaltet sei, wie etwa das der Nervenfibrillen. Dass auch die vergleichende Betrachtung der thierischen Plasmaverbindungen zu der gleichen Anschauung hinleitet, soll im nächsten Abschnitte gezeigt werden.

Die leicht zugänglichen Plasmaverbindungen der *Volvox*arten scheinen mir zur Untersuchung der Eigenschaften dieser Theile der Protoplasten sehr geeignete Objecte zu sein und zugleich den für eine vergleichende Untersuchung der thierischen und pflanzlichen Plasmaverbindungen wichtigen Vortheil zu bieten, dass sie als Uebergangsformen zwischen den Plasmaverbindungen der höheren Thiere und der höheren Pflanzen betrachtet werden dürfen, da die *Volvox*species selbst zu den schönsten Uebergangsgliedern zwischen dem Thier- und dem Pflanzenreiche zu rechnen sind. Die Zellen der *Volvox*kugel sind den thierischen Zellen relativ ähnlich; die durch Furchung des Eies entstehenden jungen Zellen sind anfangs membranlos, erzeugen später eine im Wesentlichen weiche, gallertartige Intercellularsubstanz und tragen zeitlebens Cilien. Es kommt hinzu, dass der ganze Entwicklungsgang der *Volvox*kugel aus dem Ei der Blastulabildung der Thiere völlig entspricht, so dass wir die Zellschicht der *Volvox*kugel geradezu als eine primäre, einfache Epithelschicht bezeichnen könnten. Dagegen documentiren sich die *Volvox*arten durch den Besitz von Chromatophoren, Pyrenoiden und Stärkekörnern als gute Pflanzen.

Von diesem Gesichtspunkte aus habe ich die Plasmaverbindungen der *Volvox*arten etwas genauer untersucht und sie mit den thierischen Plasmaverbindungen und den schwerer zugänglichen Plasmaverbindungen der Angiospermen, die ich gleichzeitig untersuchte, und über die ich später noch einige Mittheilungen machen will, nach einigen Richtungen hin verglichen. Wenn die Resultate dieser kleinen Abhandlung auch nichts weniger als abschliessend sind, so hoffe ich doch, dass sie Anregungen zu weiteren Untersuchungen über die Plasmaverbindungen der Pflanzen und Thiere geben mögen. Gleichzeitig habe ich die eigenthümlichen Fibrillen von *Volvox aureus* besonders ins Auge gefasst, weil es mir scheint, als müsse dieses Beispiel der Fibrillenbildung für die Histologen deshalb von einigem Interesse sein, weil die Acten über die morphologische und entwicklungsgeschichtliche Bedeutung der Fibrillen der Bindesubstanzen durchaus noch nicht völlig geschlossen sind.

III.

Die Plasmaverbindungen bei Thieren und Pflanzen und die Meinungen der Zoologen und Botaniker über die Bedeutung der Intercellularbrücken.

Die Thatsache, dass das physikalische und chemische Verhalten der pflanzlichen Zellmembran so wesentlich von dem des Protoplasmas abweicht, dass man die Zellmembran der höheren Pflanzen als etwas die Protoplasten trennendes aufzufassen berechtigt war, veranlasste es, dass die Botaniker der Auffindung der Plasmaverbindungen in den Endospermzellen durch Tangl (1879) sogleich ein sehr grosses Interesse entgegenbrachten und sofort geneigt waren, die Meinung zu hegen, dass wohl alle Zellen eines Pflanzenindividuums mit einander durch Plasmaverbindungen verbunden sein möchten. Hanstein (1879) hat vor der Entdeckung der Plasmaverbindungen Folgendes ausgesprochen: »Für den Körper der höheren Thiere haben wir Grund, das Nervensystem und zumal dessen Centralorgan als Quelle und Hauptangriffspunkt der psychischen Kräftewirkungen anzusehen. Etwas Aehnliches vermissen wir im Körper der mehrzelligen Pflanzen. Es sei denn, man wollte die durch diese sich hinziehenden, fadenförmigen Protoplasmavereinigungen, wie besonders etwa die sehr künstlich geformten Siebröhren, als materielle Verbindungswege anschauen, auf denen Reize zu Gestaltungs-Anordnungen sich fortpflanzen, etwa den thierischen Nerven vergleichbar. Doch lässt sich das heutzutage noch nicht nachweisen. Auch bleibe dann weiter zu fragen, wie die Protoplasten der anderen, einzeln in ihrer Umwandlung abgeschlossene Zellen mit einander in Verständigung treten. Freilich, man kann zur Zeit sagen, ob nicht Protoplastin-Vereinigungen durch die Zellwände hindurch in einer Feinheit stattfinden können, welche jenseits der Leistung unserer heutigen Mikroskope liegt? Es giebt nicht wenig Fälle, die solches vermuthen liessen?«

Strasburger sagt bald nach Tangl's Entdeckung (Strasburger 1882, S. 246): »Von grösster Bedeutung wäre es für unsere Auffassung von dem Gesamtorganismus der Pflanze, wenn es sich wirklich feststellen liesse, dass alle lebenden Plasmakörper der Zellen durch directe Fortsätze zusammenhängen. Das einheitliche Zusammenwirken des Ganzen wäre um so begreiflicher geworden.«

So hat Russow (1883, S. 581) schon 1883 zwar nicht vom morphologischen, aber doch vom physiologischen Standpunkte das Recht gehabt zu sagen: »Ich glaube nicht auf Widerspruch zu stossen, wenn ich durch Untersuchung zahlreicher Objecte aus verschiedenen Pflanzengruppen und verschiedenen Pflanzentheilen eruirte Thatsache verallgemeinere und behaupte, dass in jeder Pflanze während ihres ganzen Lebens das Gesamtprotoplasma in Continuität steht. Die multicelluläre Pflanze wäre von der unicellulären hauptsächlich darin verschieden, dass in ersterer das Protoplasma von zahlreichen sieb- oder gitterartig durchbrochenen Platten durchsetzt wird, während bei letzterer das Protoplasma ungekammert bleibt. Wir können somit die Pflanze auffassen als einen Protoplasmakörper, der bei den einzelligen kleinen Formen nur an seiner Oberfläche eine Membran ausscheidet, bei den vielzelligen, meist grossen und sehr grossen Formen, auch in seinem Innern und zwar meist sehr zahlreiche Membranen ausscheidet, die zur Wahrung der Continuität der lebenden Körpersubstanz sich in Form durchlöcherter Platten ausbilden.« Aehnliches sagt Gardiner 1888 (S. 86).

Ich behauptete, Russow habe wohl vom physiologischen, aber nicht vom morphologischen Standpunkte das Recht gehabt, diese Behauptung aufzustellen. Letzteres wird mir, trotz der Vortrefflichkeit der Russow'schen Untersuchungen, ohne Weiteres zugegeben werden müssen, denn noch heute sind nur einige wenige zuverlässige Beobachtungen vorhanden, welche zwar sicher zeigen, dass Plasmaverbindungen in verschiedenen Geweben verschiedener Pflanzen vorkommen, aber keinen genügend sicheren Aufschluss darüber geben, ob die Zellen einer jeden Gewebeform unter einander in Verbindung stehen, ob alle verschiedenen Gewebearten unter einander zusammenhängen, und ob dieser protoplasmatische Zusammenhang an allen Stellen stattfindet. Kienitz-Gerloff (1891), welcher diese Punkte sicher zu begründen versuchte, hat leider, wie ich (1896) in einer kleinen Abhandlung gezeigt habe, nicht genügend kritisch gearbeitet, so dass er alle seine Beispiele nochmals nachuntersuchen müsste, um zu entscheiden, wo er Tüpfelfüllungen für Plasmaverbindungen gehalten, und wo er thatsächlich Plasmaverbindungen gesehen hat.

In physiologischer Beziehung waren aber, wie gesagt, schon vor der Entdeckung der Plasmaverbindungen in den Parenchymzellen Thatsachen bekannt, welche dahin drängten, anzunehmen, dass alle Protoplasten einer Pflanze in directem Zusammenhang ständen. Besonders war es die Erscheinung, dass alle Zellen einer höheren Pflanze nach einem einheitlichen Plane arbeiten, welche dafür sprach, dass ein inniger Zusammenhang zwischen den Einzelzellen bestehen müsse. Sie ist es wohl auch gewesen, die Hofmeister (1867, S. 129) die Bewegung der ganzen Vegetationspunkte als das Ursprüngliche auffassen liess, welcher die Einzelzellen in ihrem Wachsthum nur folgten, und welche Sachs (Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1882, S. 93) die Zellen lieber als Theile einer vielzelligen Pflanze als als selbständige Elementarorganismen betrachten liess.

Sobald die Plasmaverbindungen entdeckt waren, brauchten die Zellwände nicht mehr ignorirt zu werden; sie erschienen nicht mehr als absolute Grenzen der Zellen, da die Botaniker die Plasmaverbindungen für Bahnen ansprechen durften, auf welchen die Reize wanderten. So haben auch Gardiner, Schmitz, Haberlandt und Russow, später Noll (1888) die Plasmaverbindungen in erster Linie als Reizbahnen aufgefasst. In zweiter Linie wurden sie als Wege für Nährstoffe betrachtet, vorzüglich für solche, welche die Zellmembran nicht durchwandern können. So z. B. sagt Klebs (1884, S. 448) in seiner referirenden Zusammenfassung: »Gardiner und Russow haben schon hingewiesen, wie für die Vermittelung von dynamischen Reizen die verbindenden Protoplasmafäden von

grosser Bedeutung sein werden. Aber auch auf manche Fragen der Stoffmetamorphose und Stoffwanderung werden wahrscheinlich diese Verhältnisse neues Licht werfen. Denn obwohl die Verbindungsfäden sehr zart sind, so ist es doch sehr wohl vorstellbar, dass sie bei der merkwürdigen Wanderung des Oeles bei keimenden Kürbissamen, bei der oft so schnellen Wanderung der transitorischen Stärke als directe Leitungsbahnen dienen.«

Pfurtscheller (1883, S. 63) betrachtet die Plasmaverbindungen der Endospermzellen und der Blattpolster als Leitungsbahnen für Nährstoffe; für die Endospermzellen ist auch Gardiner derselben Meinung, und für die Siebröhren ist man allgemein dieser Ansicht. Kienitz-Gerloff glaubt, sie seien allein nur Leitungsbahnen für Nährstoffe, nicht für Reize; das geht aus folgendem Satze (1891, S. 67) hervor: »Sollte meine Deutung der physiologischen Rolle der Plasmaverbindungen richtig sein, so hat man sie in allen Pflanzen nicht zu erwarten, deren sämtliche Zellen in gleicher Weise zur Stoffproduction befähigt sind.« Erwähnen muss ich noch die von Wortmann, Kienitz-Gerloff, Lange, Jönsson, Bengt vertretene Hypothese, die Membrankanälchen seien Wege für die Protoplasmawanderung, Wege auf denen der Protoplast sogar aus der Zelle auswandern könne. Mir erscheint es schwierig, sich vorzustellen, der organisirte, lebende Protoplast könne mit Zellkern und Chromatophoren durch eine oder mehrere dieser Poren hindurchkriechen, und einen Wahrscheinlichkeitsbeweis für diese Annahme kenne ich nicht. Es sieht übrigens so aus, als stellten sich die genannten Autoren theilweise vor, die Organisation des Protoplasten zerfalle vor der Wanderung; dann aber würde es sich nicht um Wanderung des Protoplasmas, sondern um Wanderung todter Stoffe, die der Nährstoffwanderung wesentlich gleichwerthig sein würde, handeln.

Auch für die Annahme, dass die Plasmaverbindungen Leitungsbahnen für Nährstoffe seien, giebt es nur ganz wenige Stützen. Im Allgemeinen muss festgehalten werden, dass die Ernährung der Pflanzengewebe mittelst diffusionsfähiger organischer Verbindungen auch ohne Hülfe der Plasmaverbindungen möglich ist; es wird dieses ja z. B. durch die Möglichkeit erwiesen, Laubblätter durch Glycerin etc. zu ernähren und durch die Thatsache, dass die Embryonen sich aus dem Endosperm, die Pilzhyphen aus dem Wirthe direct mit Nährstoffen versorgen. Die Plasmaverbindungen sind also durchaus nicht unbedingt zur Aufnahme und zum Transporte der Nährstoffe nothwendig. Unter diesem Gesichtspunkt verliert folgende von Kienitz (S. 20) behauptete, allerdings noch nachzuprüfende Thatsache als Beweismittel ihren Werth.

Kienitz findet, dass die Schliesszellen der Laubblätter allein von allen Zellen der Pflanze keine Plasmaverbindungen besitzen und sieht, dass sie allein unter allen Zellen des Blattes beim herbstillichen Absterben ihre mit Nährstoffen gefüllten Protoplasten behalten. Man könnte nun so schliessen: In allen Zellen, welche Plasmaverbindungen besitzen, findet Auswanderung der Stoffe statt, in Zellen, denen die Verbindungen fehlen, verbleiben die Stoffe, folglich ist es wahrscheinlich, dass die Plasmaverbindungen eine Rolle bei der Stoffwanderung spielen. Da aber die Stoffe auch ohne Plasmaverbindungen anzuwandern fähig sind, so ist die Wahrscheinlichkeit dieser Beziehung eine sehr geringe, und man könnte eher darau denken, dass die Schliesszellen ihre Nährstoffe nicht abgeben, weil sie, aus Mangel an Reizbahnen, ausserhalb des Gesamtbetriebes der Pflanze stehen.

Wenn es sicher erwiesen wäre, dass die Siebröhren Leitungsbahnen für Nährstoffe seien, und wenn es sicher wäre, dass die Plasmaverbindungen der Siebröhren und der übrigen Zellformen gleicher Natur wären, so würde dieses eine Stütze für die Ansicht sein, dass die Plasmaverbindungen auch als Leitungsbahnen für Nährstoffe dienen könnten.

Es spricht mancherlei (siehe Klein, 1889, S. 180) dafür, dass die heranwachsenden Eier und Sporen Nährstoffe von den vegetativen Zellen der *Volvox*-Kugel zugeführt erhalten, obgleich sie selbst zur Kohlenstoffassimilation befähigt sind. Wir fanden nun, dass die Nachbarzellen einer Spore durch relativ zahlreiche Plasmaverbindungen mit letzterer verbunden sind, diese selbst relativ zahlreiche Brücken zwischen sich ausbilden, deren Zahl um so mehr abnimmt, je weiter die Zellen schliesslich von den besonders zu ernährenden Zellen entfernt liegen. Diese Erscheinung lässt sich verstehen, wenn man annimmt, dass die Plasmaverbindungen Bahnen sind, auf denen der heranwachsenden Spore und der daraus erwachsenden Tochterkugel Nährstoffe zugeführt werden. Dann wird es auch verständlich, dass die weniger Nährstoffe brauchenden Eier und Antheridiummutterzellen gleich von vorne herein mit weniger Plasmafäden versehen sind als die Sporen. Diese Deutung liegt so nahe, dass schon Cohn (1875, S. 100), welcher die Plasmaverbindungen für Tüpfeln hielt, nach Analogie unserer Anschauung über die Bedeutung der Tüpfel der höheren Pflanzen, diese Gebilde als Wege betrachtet, auf welchen Nährstoffe zugeführt werden. Ebenso fasst Klein (1889, S. 206 und 182) die Natur und Leistung der Verbindungsfäden von *Volvox aureus* auf.

Wenn wir in den Tüpfeln Einrichtungen sehen, welche die Wanderung der diffusionsfähigen Substanzen befördern sollen, so ist ja eigentlich selbstverständlich, dass wir die Plasmaverbindungen ebenfalls für die beschleunigte Wanderung diffusionsfähiger Substanzen in Anspruch nehmen dürfen. Ja, es wäre nicht unlogisch, wenn wir uns dächten, die Plasmafäden seien in die Tüpfelschliesshäute ausgespannt, um ähnlich wie die Wurzelhaare, die Nährstoffe aufzusaugen, welche in die Membranen eindringen. Eine andere Frage ist es aber, ob wir die Annahme machen dürfen, dass Beförderung grösserer, in Wasser oder dem Cytoplasma unlöslicher Substanzpartikel durch die Plasmaverbindungen stattfinden könne. Meine Untersuchungen haben keine Resultate zu Tage gefördert, welche der zuletzt erwähnten Annahme eine Stütze bieten könnten. Ebenso wenig wie Overton (1889, S. 118) habe ich Plasmaströmung in den Verbindungen nachweisen können, und bezüglich der Angaben Overton's (S. 117, Fig. 1), es kämen Stärkekörnchen in den Verbindungsfäden vor, habe ich gefunden, dass diese Angaben unrichtig sind. Härtet man die *Volvox*-Kugeln sorgfältigst mit Osmiumsäure und behandelt man sie dann mit Chloraljod¹⁾ oder sehr schwacher Jodlösung, so sieht man niemals blaue Körnchen. Behandelt man durch Druck oder Reagentien langsam getödtete Kugeln in gleicher Weise, so findet man Stärkekörnchen, weil beim Verquellen der Protoplasten häufig Stärkekörnchen in die Verbindungskanäle gepresst werden.

Recapituliren wir, so können wir sagen, dass in der Botanik Thatsachen bekannt sind, welche die Annahme gestatten, dass die Plasmaverbindungen dynamische Reize und auch Nährstoff leiten. Zwingende Beweise für eine der Anschauungen sind nicht erbracht.

Unter diesen Umständen ist es für den Botaniker sehr interessant, zu verfolgen, welche Meinung sich die Zoologen und Histologen über die physiologische Bedeutung der den pflanzlichen Plasmaverbindungen anscheinend morphologisch völlig gleichwerthigen »Intercellularbrücken« der thierischen Zellen gebildet haben. Dem Histologen, der sich immer erinnert, dass die Reizübertragung in sehr vollkommener Weise von besonderen Zellfortsätzen, den Nervenfibrillen, besorgt wird, und in den Zwischensubstanzen und Kittten nicht

¹⁾ Zimmermann (Botanische Mikrotechnik, Tübingen 1892, S. 221) hat Unrecht, wenn er behauptet, Chloralhydratlösung sei unbrauchbar zur Nachweisung sehr kleiner Stärkemengen, weil sie Stärke zersetze. Chloraljod, welches unverändert ist, zerstört die Stärke nicht und macht die kleinsten Stärkekörnchen sichtbar.

ohne weiteres eine so scharfe physiologische Grenzmauer anzuerkennen gezwungen ist, wie wir in den Cellulosemembranen, musste von vornherein der Gedanke ferne liegen, die Plasmaverbindungen als Wege für dynamische Reize anzusehen. Dieser Gedanke ist, wo er auftritt, wohl wesentlich durch botanische Einflüsse veranlasst worden. Dem Histologen lag eine total andere Anschauung viel näher, auf welche wir nicht verfallen konnten, nämlich die, dass die Plasmaverbindungen dazu vorhanden seien, die Zellen, welche durch lymphführende Intercellularräume gleichsam auseinandergedrängt worden seien, mechanisch mit einander fest zu verknüpfen. So sagt z. B. Werner (1894, S. 11): Die Art der intimen Verbindung mit den Nachbarzellen hat ebenfalls eine grosse Anzahl von Forschern beschäftigt. Diese kann nach unseren jetzigen Anschauungen auf verschiedene Weise zu Stande kommen: 1. mit Hülfe einer Kittsubstanz, 2. mit Hülfe von Bindegewebe, 3. mit Hülfe protoplasmatischer Verbindungen.« Ebenso bemerkt Cohn (1895): »Das rein mechanische Moment der Verklebung oder Vereinigung benachbarter Zellen möchte ich mehr in den Hintergrund stellen; bei der Epidermis z. B. werden die Zellen schon durch die Intercellularbrücken in sehr solider Weise unter einander vereinigt.« Garten, der sich mit der Function der Plasmaverbindungen besonders beschäftigt, sagt (1895, S. 405): »Als sicher gestellte Leistungen der Intercellularbrücken für die äussere Haut hätten wir demnach nur die folgenden anzusehen: Durch die Brücken wird die Lage der Zellen gegen einander fixirt, zugleich aber entstehen durch sie die Intercellularräume, die es möglich machen, dass andersartige, nicht epitheliale Körperbestandtheile zwischen den Epithelien verkehren. In erster Linie würde hier der von der Tiefe gegen die Oberfläche gerichtete Flüssigkeitsstrom in Betracht kommen.« S. 426 lesen wir: »Was nun am Magenepithel die Leistungen der Brücken betrifft, so sei auch hier an erster Stelle ihre mechanische Function erwähnt. Abgesehen von der Befestigung der Epithelien auf der Membrana propria mit ihren Bestandtheilen dürften die gegenseitigen Verbindungen der Zellen durch die Brücken den Epithelien den wesentlichsten Halt verschaffen.«

Allerdings sind über die Bedeutung der thierischen Intercellularbrücken auch die früher für die pflanzlichen Plasmaverbindungen erwähnten Hypothesen ausgesprochen worden, doch immer erst in zweiter Linie. Hierher gehörende Bemerkungen finden wir bei Pflüger (1889), Barfurth (1891), Schuberg (1893, S. 50). Garten (1895) sagt in dieser Beziehung Folgendes: »Eine dritte, den Intercellularbrücken der Epithelien zufallende Aufgabe, das Protoplasma der Nachbarzellen in directe Verbindung zu setzen, ist entsprechend den verschiedenen bis jetzt noch herrschenden Ansichten über die histologische Zusammensetzung der Brücke, sowie des Protoplasmas strittig. Nach Heitzmann's Hypothese (*Microscopical Morphology and the animal Body*, New York 1883) von der Protoplasmaverbindung zwischen allen Zellen des Thierkörpers sind die Zähne der Epithelzellen nur Protoplasmaverlängerungen, die sich in dem Kitt treffen. Die Ansicht Heitzmann's, dass die Brücken eine Verbindung des Protoplasmas herstellen, wird durch Ranvier (*Compt. rend.* 1879, 667 und 1882, 1374) weiter ausgeführt. Er erkennt den fibrillären Bau des Rete Malpighii und beobachtet, dass sich diese Fibrillen (die der Filarmasse Flemming's entsprechen) in die Brücke fortsetzen. Sie erhalten hier aber einen Mantel des im Protoplasma noch vorhandenen interfibrillären Protoplasmas (Interfilarmasse Flemming's). Diese Annahme ergänzt Ramon y Cajal (*Internationale Monatsschrift* III, S. 251) noch dahin, dass er, nach Annahme einer Zellmembran, auch mit dieser als äusseren Mantel die Brücke umgiebt. Dagegen kommt Manike Ide (*La Membrane des cellules du corps muqueux de Malpighi*, Louvain 1888) nach Untersuchung

des mit vielschichtigem Epithel ausgekleideten Blättermagens von Kalbsembryonen zu einem ganz anderen Resultat. Nach ihm sind die Brücken nur Anhänge der Zellmembran, und zwar Reste der primitiven, zwei Nachbarzellen gemeinsamen »Zellmembran«, die bei dem Auseinanderweichen der Zellen stehen bleiben und sich strecken. Die Zellmembran selbst stellt ein Netzwerk dar. Am Hufe von Kalbsembryonen findet er allerdings auch (Nouvelles observations sur les cellules épithéliales, Louvain 1889), dass das hier vorhandene Fasernetz des Protoplasmas mit dem Membrannetz (also auch mit den Brücken) eng verbunden sei, zwischen ihnen also kein Unterschied besteht. Wenn es sich bestätigt, dass durch die Brücken eine Protoplasma-Verbindung zwischen Nachbarzellen hergestellt wird, so ist wohl anzunehmen, dass für gewisse Zellen die Bedeutung der Brücken in der Fortpflanzung von Erregungszuständen von Zelle zu Zelle liegen dürfte.«

Diese referierende Auseinandersetzung Garten's ist auch noch in anderer Hinsicht von Interesse für uns. Sie zeigt uns, dass die Frage nach der reinen Plasmatur der thierischen Intercellularbrücken durchaus nicht als erledigt betrachtet wird. Bei der Pflanzenzelle, selbst bei *Volvox*, ist es leicht, die Membransubstanz von der Protoplasmasubstanz zu unterscheiden, bei der thierischen Zelle ist es so schwierig, dass die Frage gestellt werden muss, ob eine Intercellularbrücke nur aus Protoplasma oder ganz oder theilweise aus einer Membransubstanz bestehe.

Die Frage nach dem feineren protoplasmatischen Baue der Plasmaverbindungen, in welche Ranvier eintritt, ist für die Plasmaverbindungen der Pflanzen weder untersucht noch ernstlich discutirt worden; Noll (1880) hat behauptet, sie seien nur Fortsätze der »Hautschicht« des Protoplasmas, doch hat er keine Beweise dafür erbracht.

Nach dem Gesagten ist es wohl einleuchtend, dass eine vergleichende Betrachtung der Plasmaverbindungen und der thierischen Intercellularbrücken nicht werthlos sein wird, und ich will deshalb eine kurze Besprechung einiger von mir untersuchter Fälle und der Litteratur über die thierischen Protoplasma-Verbindungen geben. Eine ziemlich reichhaltige Zusammenstellung (105 Nummern, theilweise auch botanischen Inhaltes) dieser Litteratur, bis zum Jahre 1891, findet man bei Klecki (1891) und ich verweise für die in dem Folgenden mit Namen und Jahreszahl angegebene Litteratur, die nicht in meinem Litteraturverzeichnisse Aufnahme fand, auf diese Arbeit. Auch auf die Litteraturangaben in Henneguy, *Leçons sur la Cellule*, Paris 1896, S. 442 — mache ich aufmerksam. Bemerken möchte ich zu dem Folgenden noch, dass ich wohl weiss, dass ich mich jetzt auf ein Gebiet begeben, auf dem ich nicht genügend zu Hause bin, um überall das relativ Richtige treffen zu können, und ich bitte das Folgende von diesem Standpunkte aus beurtheilen zu wollen.

Wie die Frage der Protoplasma-Verbindungen in der Botanik eigentlich erst seit Tangl's Entdeckung¹⁾ dieser Gebilde bei den Endospermzellen, im Jahre 1880, in Fluss kam, obgleich Plasmaverbindungen für die Siebröhren längst bekannt waren, so ist die Frage der Intercellularbrücken bei den Histologen erst discutirt worden, nachdem Bizzozero (1872), Ranvier, Flemming (1876) erkannt hatten, dass die sogenannten Riffzellen oder Stachelzellen, die von Max Schultze 1864 in den tieferen Schichten der Epidermis

¹⁾ Es wäre kritiklos, wollte man, wie Kienitz-Gerloff es thut, Fromann irgend ein Verdienst an der Entdeckung der Plasmaverbindungen zusprechen. Seine 1859 gemachten Angaben (S. 56), dass die Plasmazellen benachbarter Zellen unter einander durch »Spalten und Lücken« der Zellmembranen zusammenhängen, haben mit den Plasmaverbindungen gar nichts zu thun und beruhen auf groben Beobachtungsfehlern, ebenso wie seine Angaben, dass in der Membran Chlorophyllkörner lägen, die er selbst 1884 (S. 325) noch aufrecht erhält.

etc., entdeckt worden waren, Zellen sind, welche durch protoplasmatische Fortsätze, die Flemming Intercellularbrücken nannte, verbunden sind. Den phantastischen Beobachtungen und Behauptungen, welche Heitzmann von 1873 (Untersuchungen über das Protoplasma I, Bau des Protoplasmas. Sitzungsber. d. k. Akad. der Wissensch. in Wien, April 1873; auch abgedruckt in Heitzmann 1883, S. 21) bis 1883 veröffentlichte, haben keinen Anspruch auf wissenschaftliche Berücksichtigung, wenn sich auch unter dem Wuste von Falschem zufällig eine Wahrheit finden sollte; ich führe sie nur an, weil Kölliker sich in einem für uns interessanten Passus damit beschäftigt. Kölliker sagt (1889, S. 8): »Eine neue Auffassung der Elemente der Organismen hat Heitzmann anzubahnen versucht, indem er behauptet, dass alle Elementartheile der Thiere und Pflanzen untereinander zusammenhängen, so dass der Körper auch der höchsten Organismen ein Individuum, d. h. nur eine einzige kolossale Elementarform und nicht ein Komplex von solchen darstellen. Ausgenommen sind nur die Elemente des Blutes, die den isolirten Körnern einer Amöbe verglichen werden, die in deren Vacuolen schwimmen. Die Unterschiede der Gewebe beruhen nach Heitzmann nur auf Gegenwart einer leblosen interstitiellen oder Grundsubstanz, die als Product der leblosen Protoplasmaflüssigkeit anzusprechen sei, während die lebende Materie selbst vorwiegend als Netzwerk von wechselnder Gestalt erscheint und im Gesamtkörper nirgends unterbrochen ist (l. c. S. 58).

Hierzu bemerke ich Folgendes: Es ist ganz unzweifelhaft, dass sehr viele Elemente des thierischen Organismus keinerlei Verbindungen unter einander eingehen und ganz selbstständig sind. Als solche mache ich namhaft: a) die Elemente des Blutes und vieler Drüsensäfte, b) die typischen quergestreiften und glatten Muskelfasern, c) die Fettzellen, d) viele Epithelzellen mit Membranen, wie die Darmcylinder, die Drüsenepithelien, die Linsenfasern etc., e) alle Epidermiszellen in ihren Beziehungen zum mittleren Keimblatte mit Ausnahme vielleicht der sogenannten Nervenendzellen, f) viele Knorpelzellen, die Zellen der *Chorda dorsalis*, g) die Eier und Samenzellen, h) die Furchungskugeln vieler Embryonen.

Auf der andern Seite ist längst bekannt, dass bei Thieren auch Elemente vorkommen, die untereinander zu einem Netzwerke verbunden sind, und wusste man lange vor Heitzmann, dass die Protoplasten oder Zellen der Bindesubstanz, wie die des Bindegewebes, der Knochen und Zähne, aufs reichlichste untereinander sich verbinden. Auch von gewissen Muskelfasern (Insecten) und Epithelzellen (Schmelzorgan), Epithel der Graaf'schen Follikel des Barsches, endlich von den Elementen niederer Thiere (Spongien) war Aehnliches bekannt. Ebenso wurde für viele Pflanzenzellen ohne Zuthun Heitzmann's nachgewiesen, dass dieselben, d. h. deren Inhalt durch sehr zarte Fäden verbunden ist. Heitzmann hat diesen Thatsachen nichts Neues beigefügt, denn was er über Verbindungen der Knorpelzellen aussagt, ist sehr wenig beweisend. Dagegen kann er allerdings unbeanstandet das zweifelhafte Verdienst sich zuschreiben, Verhältnisse, die in bestimmten Geweben vorkommen, ohne zwingende Gründe verallgemeinert und den Versuch unternommen zu haben, die Gewebelehre in eine neue Schablone zu zwingen, die sicherlich weniger einladend ist, als die, die er bekämpft.

Knochenzellen und Bindegewebezellen rechnet also Kölliker danach zu den Elementen, für welche er Plasmaverbindungen als erwiesen annimmt. S. 274 sagt er über die Knochenzellen: »In frischen Knochen findet man in jeder Knochenhöhle eine sie ganz erfüllende Zelle (Protoplasten) mit hellem Inhalte und einem Kerne, welche mit vielen feinen Ausläufern in die Knochenkanälchen sich erstreckt und mit ähnlichen Ausläufern benachbarter Zellen sich verbindet. Ich nenne diese Zellen, die als Vermittler

der Säftecirculation in hartem Knochengewebe eine grosse physiologische Bedeutung besitzen, ihrem Entdecker zu Ehren die Virchow'schen Knochenzellen.«

Wie es scheint, gleicht das Knochengewebe bezüglich der Verbindung der Zellen untereinander dem Endospermgewebe von dem Typus der Fig. b; nur sind die Kanälchen der Knochenzellenmembran verzweigt, wie die Tüpfelkanäle vieler Sklerenchymzellen, und gleichen auch ihrer Weite nach eher diesen, denn sie sind, 1,1—1,8 μ weit, also dicker als die Plasmaverbindungen von *Volvox aureus*. Allerdings muss ich bemerken, dass es, soweit ich die Litteratur kenne, nicht sicher festgestellt erscheint, dass thatsächlich Continuität zwischen den Ausläufern der Protoplasten besteht. Die Verbindung der Protoplasten ist nur aus der Continuität der Kanälchen erschlossen. Die Protoplasten des Knochengewebes, von denen man nur wenig weiss, könnten ja auch isolirt in den Knochenhöhlen liegen, nur Fortsätze in die Knochenkanälchen hineinsendend, die frei endigten.

Von den Bindegewebszellen habe ich mir die Zellen des bindegewebsartigen Gewebes, welches unter der Epidermis des Schwanzes der Larve von *Alytes* liegt, darauf hin angesehen, ob die Protoplasten derselben mit ihren Fortsätzen direct verbunden sind. Im lebenden Zustande der Larve sind die Protoplasten und ihre Fortsätze, da sie stärker lichtbrechend sind, als die Intercellularsubstanz (die gallertartige Membran), gut zu erkennen, doch lässt sich nur schwierig an einzelnen Stellen erkennen, dass Fortsätze benachbarter Zellen in directer Verbindung stehen.

Sicher kann man sich von dem Zusammenhange dieser Bindegewebszellen überzeugen, wenn man das Gewebe auf folgende Weise präparirt und untersucht. Man härtet das lebende Gewebe des Schwanzes in einprocentiger Osmiumsäure 12 Stunden, wäscht das Material dann mit Wasser einige Mal schnell ab, legt es in 60procentigen Alkohol und setzt es der Sonne aus, bis es dunkelbraun ist. Man wechselt dann den Alkohol und setzt ihm etwas Glycerin zu. Man beobachtet die Präparate in diesem Glycerinalkohol oder reinem Glycerin. In diesem Materiale erscheint der Protoplast der Zellen bräunlich, der Zellkern fast homogen, das Cytoplasma in der Nähe des Zellkernes körnig-faserig; die Zwischensubstanz ist kaum gefärbt und die Membranfibrillen treten nur wenig hervor.

Die Protoplasten bieten, wenn man die Ränder des Schwanzes von der Fläche betrachtet, das in Fig. i dargestellte Bild. Man erkennt deutlich, dass die zahlreichen, sich verzweigenden Fortsätze, welche die Protoplasten nach allen Seiten hin aussenden (z. B. π), schliesslich alle mit ihren feinsten Endigungen sich an die fädigen Fortsätze von Nachbarzellen ansetzen, dass keiner frei endigt. Schwieriger kann man erkennen, dass auch die Pigmentzellen durch feine, oft farblose Fortsätze mit den Bindegewebsprotoplasten zusammenhängen.

Die feinen Zweige des Cytoplasmas der Zelle verhalten sich also ganz ähnlich wie die Plasmaverbindungen von *Volvox aureus*, nur sind letztere nicht verzweigt und liegen alle in einer Ebene. Interessant ist es, dass auch die letzten Fortsätze der Bindegewebszellen wie die Plasmaverbindungen von *Volvox aureus* in einer zweiprocentigen Goldchloridnatriumlösung fast völlig homogen bleiben und gut gehärtet werden. Man lässt 2—3 Tage im Goldchloridnatrium liegen und beobachtet in wenig verdünntem Glycerin.

Wirft man einen lebendigen Froschschwanz in siedendes Wasser, so lösen sich die Epithelzellen ab, und die Bindegewebszellen werden so frei gelegt, dass man sie in Wasser oder Glycerin gut beobachten kann. Man sieht dann, dass der Protoplast mit Ausnahme der feinsten Ausläufer relativ gut erhalten, aber durchweg körnig ist. Die Ausläufer der Zelle und ihre letzten Verbindungen sind in Körnchenreihen aufgelöst. Die Nervenfibrillen scheinen dagegen gut erhalten zu sein.

Mit Safraninlösung oder Methylenblau kann man die Protoplasten färben. Pikrinhoffmannsblau färbt die Protoplasten gelb, die Intercellularsubstanz, vorzüglich die Fibrillen, blau, wenn man richtig manipulirt.

Gesättigte Pikrinsäurelösung härtet die Plasmaverbindungen gut, macht sie aber völlig körnig. Man beobachtet sie deutlich, wenn man die Pikrinsäurepräparate in 60procentigen Alkohol unter das Deckglas bringt.

Lässt man zu lebenden Gewebestückchen dreiprocentige Essigsäure zufließen, so tritt der Zellkern deutlich hervor, das Cytoplasma aber wird blass, und die Plasmaverbindungen werden völlig undeutlich.

Im Allgemeinen lässt sich kein Unterschied zwischen den Verbindungsstellen zweier Ausläufer und der Substanz dickerer Stellen der Ausläufer erkennen, was dafür spricht, dass auch die feinsten Endigungen der verzweigten Zellen nur Cytoplasma sind, nicht besonders differenzirte Organe des Protoplasten vorstellen.

Die Membran, welche von den Plasmafäden durchsetzt wird, ist, wie bei *Volvox aureus*, gallertartig und fibrillär. Die Fibrillen (α , Fig. *k* und Fig. *i*), welche ich oberflächlich untersucht habe, kann man schon sehen, wenn man dünne Stellen des Schwanzes des lebenden Thieres von der Fläche untersucht. Sie treten als starke lichtbrechende Punkte (α , Fig. *i*) zwischen den Ausläufern der Protoplasten, in der Gallerte auf. Härtet man den Schwanz in Osmiumsäure, dann in 60procentigem Alkohol, bettet in Seife ein, schneidet ihn, und legt man die Schnitte in 60procentigen Alkohol, auf den Objectträger, so kann man in den von Seife befreiten Präparaten leicht Folgendes erkennen. Zu äusserst liegen die beiden Schichten von Epithelzellen (ε und δ , Fig. *k*), dann folgt eine Haut, die aus gekreuzten Fibrillen (Fig. *l* zeigt die Flächenansicht der Haut) besteht. An die Haut legen sich die Erzeuger der Fibrillen und ihrer Kittsubstanz, die Protoplasten β , direct an. Zwischen den beiden peripheren Häuten γ und γ' ist die Bindesubstanz gleichartig. Sie besteht aus den locker gelagerten Protoplasten (Fig. *i*) und der dazwischen liegenden Gallerte *t*, welche von die beiden Häute γ und γ' direct verbindenden Fibrillen (α , Fig. *k* und *i*) durchzogen ist. In der Fig. *k* sind die Protoplasten, die in der Gallerte liegen, nicht gezeichnet. Der Bau der Bindesubstanz der dünnen Stellen des Schwanzes ist also dem Bau der Zellschicht von *Volvox aureus* gar nicht so unähnlich, nur ist die *Volvox*-kugel nur aus einer Zellschicht aufgebaut und die peripheren Hülllamellen (*p* und *h*, Fig. 4) ersetzen die faserigen Häute. Die Fibrillen sind bei *Volvox* das Product einer Zellschicht, bei *Alytes* das mehrerer Zellschichten, die gleichsinnig arbeiteten. Die Fibrillen (α und γ , Fig. *k*) der mit Osmiumsäure behandelten Intercellularsubstanz lösen sich nicht in 10procentiger Kalilauge und nicht in dreiprocentiger Essigsäure, verquellen aber in beiden Reagentien mässig stark.

Behandelt man Schnitte des lebendfrischen Schwanzes, die man zwischen Hollundermark mit dem Rasirmesser leicht erhalten kann, mit dreiprocentiger Essigsäure, so verquillt die fibrilläre Haut etwas, die Fibrillen α aber werden bald körnig und verschwinden schliesslich. In zehnprocentiger Kalilauge tritt die fibrilläre Structur der Haut (γ) stark hervor und die Fibrillen bleiben deutlich, während die Fibrillen α schnell undeutlich werden. Die Fibrillen α scheinen also mit den normalen elastischen Fasern nicht ganz übereinzustimmen.

Von Epithelzellen sind vorzüglich die Epidermiszellen von Amphibienlarven und Amphibien untersucht worden. Eberth 1860, Langerhans 1872, Schultze 1867, Leydig 1876, Peremeschko 1879, Pfitzner 1880, Flemming 1882 und 1889, sowie 1895, Cohn 1895 haben die wichtigsten Beiträge zur Kenntniss der Plasmaverbindungen dieser Zellen geliefert.

Ich habe zur Orientirung über diese Zellform die Epithelzellen des Schwanzes der Geburtshelferkröte (*Alytes*) benutzt. Die Zellen der äusseren Epithelschicht sind in ihrer oberen Hälfte fest mit einander verbunden, sie haben unbedingt zwischen sich eine Membransubstanz (Kittsubstanz) ausgeschieden. Diese Membran ist schon als relativ stark lichtbrechende Linie (*a*, Fig. *e*) zu verfolgen, wenn man die lebenden Zellen betrachtet. An mit Osmiumsäure und 60procentigem Alkohol gehärtetem Materiale erkennt man die Membran leicht, wenn man die Zellen in schwach alkoholische Saffraninlösung, oder noch besser, in Pikrinhoffmannsblau einlegt. Die Kittsubstanz färbt sich dann dunkler als das Protoplasma und man kann sie bis in die Höhe des Zellkernes hinab verfolgen (*a*, Fig. *f*), allerdings löst sie sich dort in gefärbte Strichelchen auf und scheint dann schon von den Plasmaverbindungen durchbrochen zu werden. Cohn (1895) hat die Kittsubstanz in der Haut des Axolotls mit Heidenhain'scher Eisenhämatoxylinfärbung in ähnlicher Weise tingiren können. Es ist also, im Gegensatz zur Annahme Pfitzner's (1880), die Epidermisschicht aussen dicht geschlossen, wenn auch die Zellen durch Druck leicht von einander losgerissen werden können. Stellt man tiefer auf lebende Zellen ein, so sieht man, dass zwischen den Zellen nun ein schwach lichtbrechender, von Brückchen übersetzter Streifen auftritt, ähnlich wie in Fig. *g*. Unter der Mitte der Zellen treten nämlich die Protoplasten etwas auseinander und lassen einen Interzellularraum zwischen sich, welcher nur von den zarten, fadenförmigen Plasmaverbindungen überbrückt wird. Diese Erscheinung kann man besser an der zweiten lebenden, oder mit Osmiumsäure gehärteten Epithelzellschicht erkennen. Fig. *g* stellt eine mit Osmiumsäure gehärtete, am Lichte etwas gefärbte, in 60procentigem Alkohol, dem etwas Glycerin zugefügt war, liegende Zelle dar. Sie war braun gefärbt, während der Interzellularraum *i* farblos war. Die Plasmaverbindungen traten scharf und deutlich, braun gefärbt, hervor. Dass der Interzellularraum *i* keine feste oder gallertartige Substanz enthält, scheint mir sicher zu sein; es gelang mir nicht, durch irgend ein Färbemittel die Interzellularräume der lebenden oder mit Osmiumsäure und 60procentigem Alkohol behandelten Zellen so zu färben, dass die Annahme zulässig erschien, es sei eine Membransubstanz vorhanden. Wahrscheinlich sind die Interzellularräume von einer Flüssigkeit erfüllt. Dass diese Flüssigkeit nicht normale Lymphe ist, geht wohl aus Flemming's (1895) Erfahrung hervor, dass die Interzellularräume bei Silberbehandlung eine braune Farbe annehmen können. Die Plasmaverbindungen, welche, wie bei den Pflanzenzellen, die Zwickel (*i*, Fig. *g*) frei lassen, und ungefähr so dick sind, wie die von *Viscum* (Fig. *d*), durchsetzen hier also mit Flüssigkeit gefüllte Interzellularräume, während sie bei *Volvox* Gallertmembranen, bei *Viscum* Cellulosemembranen durchziehen. Die Plasmaverbindungen verhalten sich gegen die bei *Volvox* angegebenen Reagentien wesentlich wie die Plasmaverbindungen von *Volvox*. Da die Interzellularräume keinen Widerstand bieten, so kann sich die Plasmanatur der Interzellularbrücken auch noch in anderer Weise zeigen. Legt man auf den lebenden Larvenschwanz ein grösseres Deckglas, welches einen schwachen Druckreiz ausübt, und verfolgt man das Aussehen der Zellen unter dem Mikroskop continuirlich, so kann man sehr häufig sehen, dass sich die Interzellularräume erweitern, die Brücken mehr und mehr dehnen, unter Umständen auch ganz kurz werden, während die Protoplasten näher zusammenrücken. Behandelt man lebende Zellen mit ganz verdünnter Chloralhydratlösung, so sieht man sie häufig langsam absterben, und dann können sich einzelne Protoplasmaverbindungen oft so verlängern, wie es in Fig. *h* dargestellt ist, andere reissen durch und werden eingezogen. Es scheint mir danach kaum zweifelhaft, dass die Interzellularbrücken der Epithelzellen den Plasmaverbindungen der Pflanzen gleichwerthig sind.

Einen ganz ähnlichen Bau wie die Epithelzellen der Haut der Krötenlarven besitzen nach Kolossow (1893) die Zellen des Pleuroperitonealepithels. Ich will noch darauf aufmerksam machen, dass in den Arbeiten von Schuberg (1891 und 1893) der Zusammenhang zwischen Epithel und Bindegewebe nachgewiesen wird.

Sehr interessant sind auch die Angaben von Kultschitzky (1888), Barfurth (1891), Busachi (1889), Klecki (1891), Werner (1894), Schuberg (1893) und Bohemann (1894) über die Plasmaverbindungen der glatten Muskulatur. Werner meint, die Muskelzellen besäßen Längsleisten, welche direct zusammenhängen. Mir ist es wahrscheinlicher, dass erst auf diesen Längsleisten die eigentlichen Plasmaverbindungen in Form feiner Fädchen sitzen, wenn nicht, wie Bohemann angiebt, nur fädchenförmige Verbindungen vorhanden sind.

Wie ich im Vorhergehenden schon ausgesprochen habe, macht es den Eindruck, als seien die Plasmaverbindungen der Angiospermen, der *Volvox*arten und der Wirbelthiere gleichwerthige Gebilde, und soweit ich aus den Angaben der Litteratur schliessen kann, scheint es sich für Rhodophyceen und Phaeophyceen, sowie Schizophyceen ähnlich zu verhalten¹⁾. Soweit ich die Sache jetzt übersehen kann, sind alle Erfahrungen der Vermuthung günstig, dass Plasmaverbindungen zwischen allen Zellen eines jeden Individuums vorkommen, dass das thierische und pflanzliche Individuum dadurch charakterisirt ist, dass es eine einheitliche Cytoplasmamasse besitzt, dabei eine einkernige Zelle, eine vielkernige Zelle oder ein System von Zellen sein kann, deren Cytoplasma ein zusammenhängendes Ganzes bildet. Freilich sind noch viele Thier- und Pflanzengruppen viel eingehender auf diese Frage zu untersuchen, als es bisher für vereinzelte geschehen ist, ehe wir diese Vermuthung als bewiesen ansehen dürfen.

Wir können die morphologischen Bestandtheile der einkernigen Pflanzenzelle in vier Kategorien einordnen. Diese sind:

1. Die »protoplasmatischen« Organe des einkernigen Protoplasten;
2. Die »alloplasmatischen« Organe, welche durch Umgestaltung eines Theiles eines normalen Organes oder eines ganzen Organes hervorgingen;
3. »Ergastische Gebilde«, welche durch Arbeit des Protoplasmas neu gebildet wurden:
 - a. Die Einschlüsse des Protoplasten,
 - b. Die Ausscheidungen des Protoplasten.

Die normalen Organe der Protoplasten, die »protoplasmatischen Organe«, sind alle daran zu erkennen, dass sie nicht mehr entstehen können, dass ihre Zahl nur dadurch wachsen kann, dass sich die Organe theilen. Sie sind Theilsysteme des Flüssigkeitssystemes (siehe Arthur Meyer, 1895, S. 307), welches wir Protoplast nennen, deren Organisation phylogenetisch geworden ist, sich nicht mehr direct aus Anorganischem aufbauen kann. Normale Organe sind also das Cytoplasma, die Zellkerne, die Trophoplasten (Chromatophoren) und vielleicht die Centrosomen.

Auch die »alloplasmatischen Organe« können nicht neu entstehen, sie müssen sich stets aus normalen Organen des Protoplasten bilden. Sie entstehen unter Umlagerung der normalen Structur der Organe und verlieren die Fähigkeit, sich durch Theilung zu vermehren; sie können ihre Structur, die nur für bestimmte einseitige Leistungen brauchbar ist, nicht direct vererben. Dahin gehören z. B. die Cilien der *Volvox*arten. Wir sind

¹⁾ Die Angaben über andere Chlorophyceen, sowie Farne und Moose sind unsicher und nochmals kritisch nachzuuntersuchen.

durch die Eigenschaften dieser Gebilde gezwungen, sie als directe Abkömmlinge des Protoplasmas zu betrachten, wir können sie nicht zu den Ausscheidungen rechnen und werden wohl das Rechte treffen, wenn wir ihre Bedeutung so auffassen, wie ich es thue. Die Cilie geht aus normalem jugendlichen Cytoplasma in ähnlicher Weise hervor, wie ein Kronenblatt aus einer Laubblattanlage entsteht. Allem Anscheine nach gehören auch die Muskelfibrillen und die Nervenfibrillen zu den alloplasmatischen Organen der Protoplasten.

Ganz ähnlich wie die alloplasmatischen Muskelfibrillen entstehen die Einschlüsse innerhalb der Organe, innerhalb des Zellkernes, der Trophoplasten (Chromatophoren) oder des Cytoplasmas; sie sind aber nicht organisirt, sie sind entweder aus dem Protoplasten ausgeschiedene gewöhnliche Flüssigkeitstropfen, oder Emulsionen, oder auch krystallinische Gebilde. Zu ihnen gehören z. B. die so interessant gebauten krystallinischen Stärkekörner und die Oxalatkristalle.

Die Ausscheidungen sind den Einschlüssen gleichwerthige, nach aussen abgechiedene Massen, wie z. B. die Cellulosemembranen.

Es fragt sich nun, zu welcher dieser Kategorien die Plasmaverbindungen zu rechnen sind. Ihre Eigenschaften scheinen mir stets die des normalen Cytoplasmas derjenigen Zellen zu sein, denen sie zugehören. Sie scheinen nicht wie die Nervenfibrillen für bestimmte Zwecke eingerichtete, alloplasmatische Organe zu sein, sondern Brücken normalen Cytoplasmas, welche das Cytoplasma der Nachbarzellen verbinden. Ihre Bedeutung besteht also wahrscheinlich darin, dass alle Umlagerungen und stofflichen Aenderungen in dem Theile des vielzelligen Systemes (des Individuums), welchen wir einen Protoplasten nennen, direct auch auf die Constitution von dessen Cytoplasmafortsätzen einwirken, und dass die Verschiebungen, welche in der Organisation von diesen eintreten, wieder alle ihren directen Einfluss auf das Getriebe der Nachbarzellen geltend machen können.

Litteratur-Verzeichniss.

- Barfurth, Ueber Zellbrücken glatter Muskelfasern; Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 38. Heft 1, 1891, S. 38.
- Bergh, Vorlesungen über die Zelle und die einfachen Gewebe des thierischen Körpers; Wiesbaden 1894.
- Bohemann, H., Intercellularbrücken und Safräume der glatten Muskulatur. Vorläufige Mittheilung. Anatom. Anzeiger. X. Bd. Nr. 10. 1894, S. 301.
- Bütschli, Protozoa. I. Bd. von Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. 1883—87.
- Carter, H. J., On the Fecundation in the two Volvoes and their Specific Differences; Annals of Natur. History. IV. Ser., Vol. III, 1859, p. 1—20, Pl. I, Fig. 1—11.
- Cohn, Die Entwicklungsgeschichte der Gattung *Volvox*; Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen; Bd. I, Heft III, 1875, S. 93.
- Cohn, Ueber Intercellularbrücken und Kittsubstanz; Anatomische Hefte, 1895, S. 295.
- Flemming, Ueber Intercellularlücken des Epithels und ihren Inhalt; Anatomische Hefte, I. Abthlg. 1895, S. 3.
- Fromann, Ueber die Structur der Ganglienzellen der *Retina*; Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften, 1879, XIII. Bd., S. 51.
- Fromann, Untersuchungen über Structur, Lebenserscheinungen und Reactionen thierischer und pflanzlicher Zellen, 1884.
- Garten, Die Intercellularbrücken der Epithelien und ihre Function; Archiv für Anatomie und Physiologie, 1895, S. 401.
- Hanstein, Das Protoplasma; Winter, Heidelberg, 1880.
- Heitzmann, Mikroskopische Morphologie des Thierkörpers im gesunden und kranken Zustande. Wien 1883.
- Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867.
- Kienitz-Gerloff, Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebeelementen in der Pflanze. Botanische Zeitung, 1891, Nr. 1—5.
- Klebs, Ueber die neueren Forschungen der Protoplasmaverbindungen benachbarter Zellen. Botanische Zeitung, 1884, S. 443.
- Klebs, Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Tübinger Untersuchungen, Bd. II. 1886, S. 333.
- Klecki, Experimentelle Untersuchungen über die Zellbrücken in der Darmmuskulatur der Rauhthiere. Dorpater Dissertation, 1891.
- Klein, Ludwig, Morphologische und biologische Studien über die Gattung *Volvox*; Pringsheim's Jahrbücher, 1889, Bd. XX, Heft 2, 133.
- Klein, Ludwig, Vergleichende Untersuchungen über Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung *Volvox*; Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B., 1891, 5. Bd.

Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. I. Bd. 1889, Leipzig.

Kolosow, Ueber die Structur des Pleuroperitoneal- und Gefässepithels; Archiv für mikroskopische Anatomie. 1893, S. 318.

Meyer, Arthur, Die Entstehung der Scheidewände in dem sekretführenden, plasmafreien Intercellularraume der Vittae der Umbelliferen; Botanische Zeitung, 1889, S. 341.

Meyer, Arthur, Ueber den Bau von *Volvox aureus* Ehrenb. und *Volvox globator* Ehrenb. Botan. Centralblatt. 1895, Bd. 63, Nr. 8, S. 225.

Meyer, Arthur, Untersuchungen über die Stärkekörner, Jena 1895.

Meyer, Arthur, Das Irrthümliche der Angaben über das Vorkommen dicker Protoplasmaverbindungen zwischen den Parenchymzellen einiger Filicineen und Angiospermen; Berichte der Deutsch. Botan. Gesellschaft. 1896, S. 144.

Noll, Referat; Naturwissenschaftliche Rundschau, 1888, Nr. 24.

Overton, Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Volvox*; Botanisches Centralblatt, 1889, Bd. 39, Nr. 3/4, S. 64.

Pflüger, Die allgemeinen Lebenserscheinungen. Bonn 1889.

Pfurtscheller, Ueber die Innenhaut der Pflanzenzellen nebst Bemerkungen über offene Communication zwischen den Zellen. Wien 1883, Selbstverlag des Franz-Joseph-Gymnasiums, S. 40.

Russow, Ueber die Perforation der Zellwand und den Zusammenhang der Protoplasmakörper benachbarter Zellen. Sitzungsberichte der Dorpater naturforsch. Gesellschaft, 1883, Sept., Bd. VI, S. 562.

Schuberg, Ueber den Zusammenhang verschiedenartiger Gewebezellen im thierischen Organismus. Sitzungsberichte der Physik. med. Gesellschaft zu Würzburg, 1893, S. 44.

Stein, Der Organismus der Infusionsthier. III. Abthlg., 1878, Leipzig, S. 134.

Strasburger, Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882.

Verworn, Max, Die Bewegung der lebendigen Substanz. Jena, Fischer, 1892.

Werner, Die Histologie der glatten Muskulatur. Dissertation Dorpat, 1894.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren, mit Ausnahme von Fig. *b* und *c*, bei 1480facher Vergrößerung gezeichnet (Ap. 1,3; 2 mm, Oc. 4 von Zeiss).

Fig. *A* 1, 2, 3, 4, Entwicklungsstadien der Membranen von *Volvox tertius*. In 3 sind die Lamellen der Gallertschicht der Membran eingezeichnet.

Volvox aureus.

Fig. *B*, 1. Lebende Zelle von oben gesehen, mit fünf Plasmaverbindungen.

Fig. *B*, 2. Zwei Zellen, welche ihre Geisseln durch die Hülllamelle hindurchsenden, im Längsschnitt, beide Zellen sind durch eine vom Schnitte getroffene Plasmaverbindung verknüpft.

Fig. *C*, 1. Zellen mit Plasmaverbindungen, welche im langsamen Absterben begriffen sind und sich zusammenziehen. Zwei Stücke aus kettig gewordenen Plasmaverbindungen.

Fig. *D*, 1, 2. Durch heisses Wasser gehärtete, kettig gewordene Plasmaverbindungen.

Fig. *E*. Plasmaverbindung, welche zwei Tage in dreiprocentiger Essigsäure gelegen hatte.

Fig. *F*. Plasmaverbindung, welche drei Stunden in einprocentiger Chromsäure gelegen hatte.

Fig. *G*. Mittels Osmiumsäure gehärtete Plasmaverbindungen.

Fig. *H*. Mittels Phosphormolybdänsäure fixirte Plasmaverbindungen.

Fig. *I*. Plasmaverbindung, welche mit Jodjodkalium I und dann mit 25procentiger Salzsäure behandelt worden war und dadurch körnig-stäbig geworden ist.

Fig. *K*. Plasmaverbindung mit Ansatz von Farbstoffkörnchen.

Fig. *L*. Zellen einer jungen Tochterkugel, vor dem Auseinanderrücken, mittlere und hohe Einstellung combinirt.

Fig. *M*. Dieselben Zellen, im Längsschnitt.

Fig. *N*. Zellen einer ganz jungen Tochterkugel, mit Osmiumsäure gehärtet, mit Jodjodkalium und Schwefelsäure gefärbt.

Fig. *O*. Zellen einer wenig weiter entwickelten Tochterkugel. Spore und umgebende trophische Zellen.

Fig. *P*. Junges Ei, welches durch je eine Plasmaverbindung mit den Nachbarzellen zusammenhängt; eine Plasmaverbindung ist gespalten.

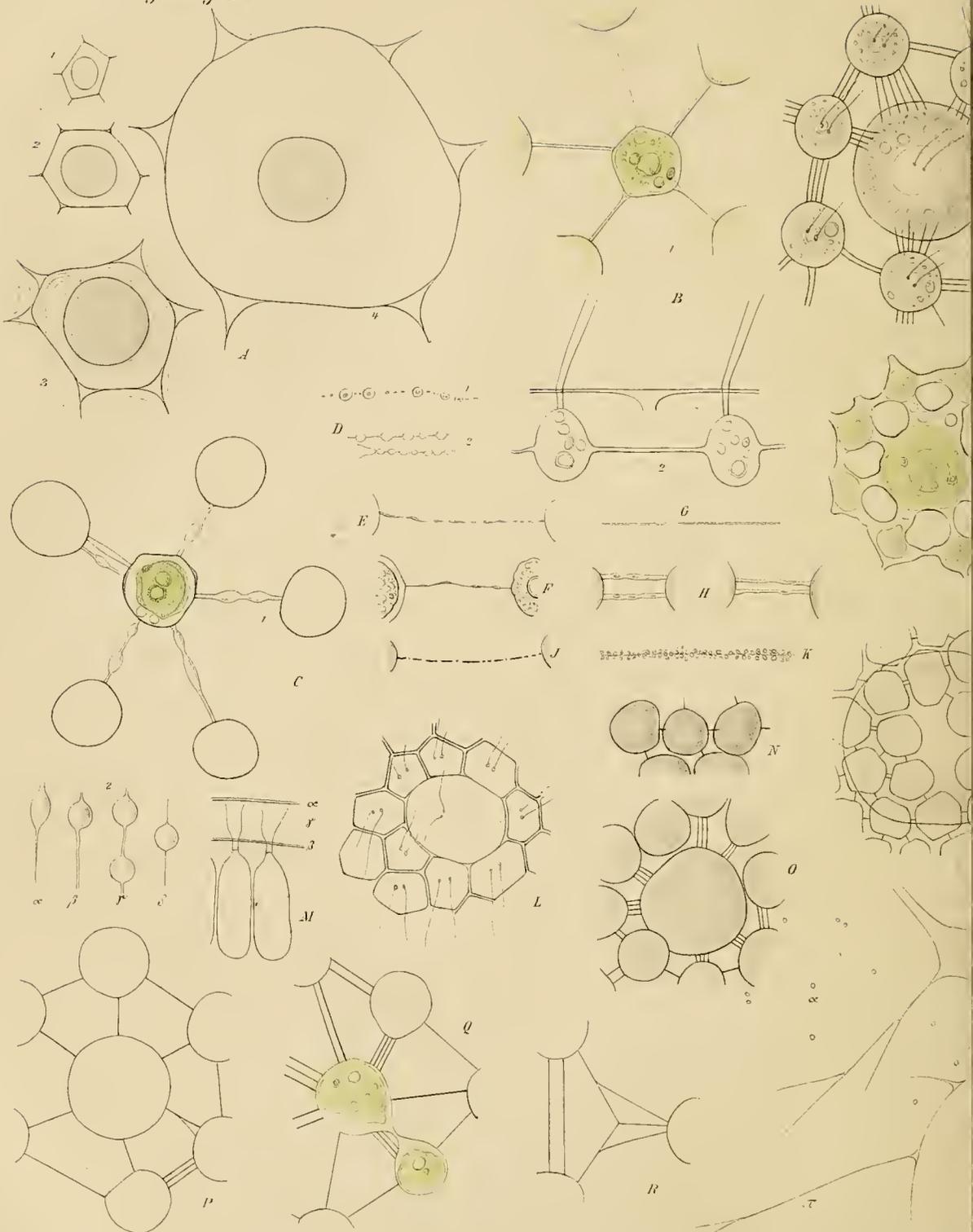
Fig. *Q*. Junges Ei mit einer Nachbarzelle durch dicken Fortsatz verbunden.

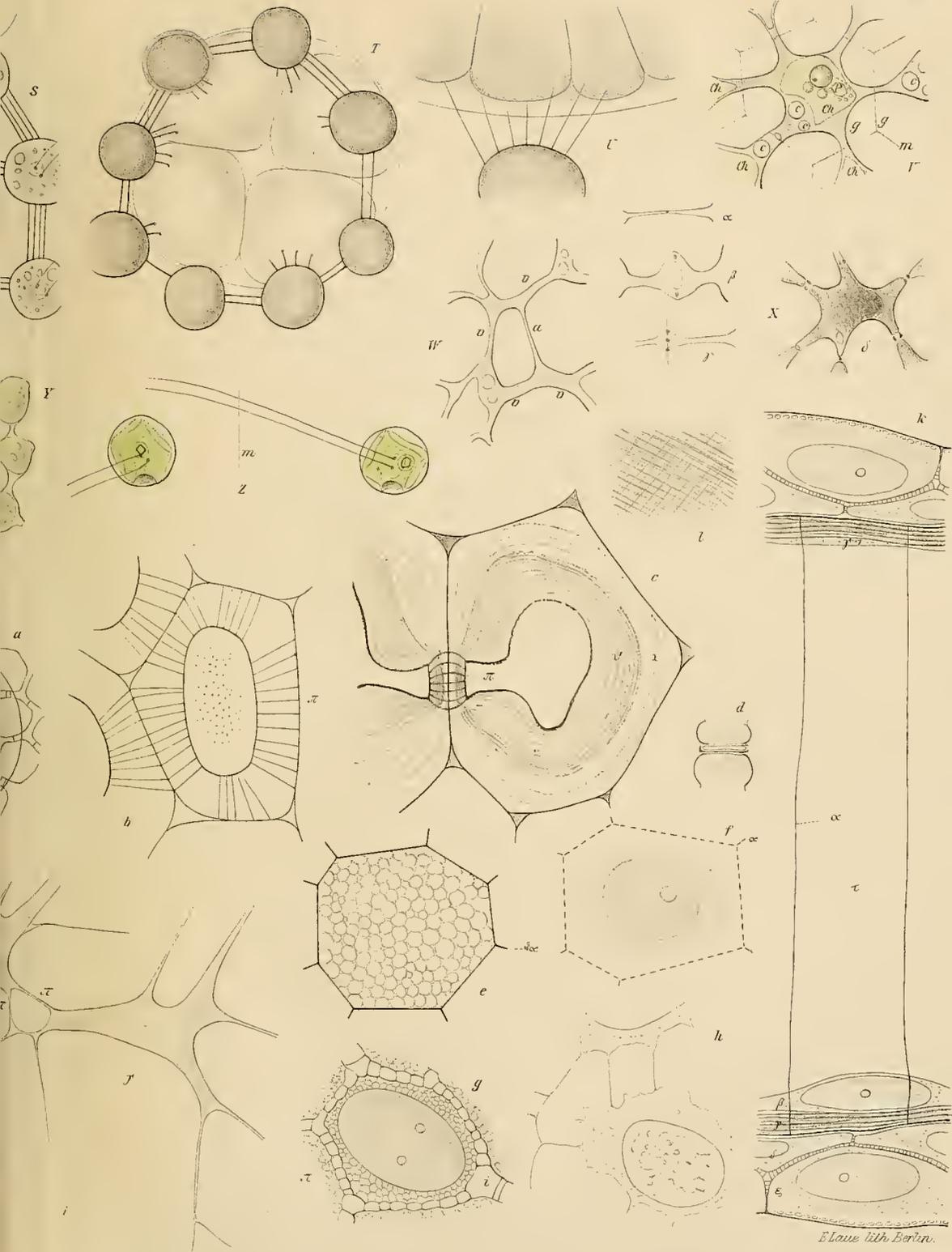
Fig. *R*. Anormale Plasmaverbindung.

Fig. *S*. Spore aus einer jungen, noch nicht ausgeschlüpften Kugel.

Fig. *T*. Junges Furchungsstadium einer Spore mit Plasmaverbindungen.

Fig. *U*. Stück einer relativ weit in der Furchung vorgeschrittenen Spore mit einer Nachbarzelle.





Volvox globator.

Fig. V. Protoplast der trophischen Hemisphäre, von oben gesehen; *c* contractile Vacuolen, *Ch* Chromatophor, *P* Pyrenoid, *m* die Hülllamelle, *g* Gallerte der Membran.

Fig. W. *a* Cytoplasmafaden als Anastomose zwischen zwei Cytoplasmafortsätzen, *v* und *ov*.

Fig. X. α, β, γ , Tüpfel mit Plasmaverbindungen; δ Protoplast mit Osmiumsäure gehärtet, die Plasmaverbindungen zeigend.

Fig. Y. Spore, von vegetativen Zellen umgeben.

Volvox tertius.

Fig. Z. Zwei Zellen von *Volvox tertius* im lebenden Zustande; *m* Stück der Hülllamelle.

Fig. a. Zellen einer jungen, noch nicht geborenen Tochterkugel von *Volvox tertius*, mit darunter liegender generativer Zelle.

Plasmaverbindungen angiospermer Pflanzen:

Fig. *b* und *c*. Zellen aus dem Endosperm von *Chamaerops excelsa*; *b* stammt aus der Peripherie des Endosperms, *c* aus der Mitte. Die Zellen wurden erst mit Kalilauge, dann mit Schwefelsäure (1 + 3 Wasser), hierauf mit Jodjodkalium II und wieder mit Schwefelsäure (1 + 3) und schliesslich mit Methylviolett behandelt. So werden die Kanäle (π) deutlich gefärbt, in denen die Plasmaverbindungen verliefen. 660fach vergrössert.

Fig. *d*. Zwei fadenförmige Plasmaverbindungen aus einer Zelle von *Viscum*, in einem Stückchen der Zellmembran. Das Präparat ist erst mit Osmiumsäure, dann mit Jodjodkalium und Schwefelsäure (1 + 3) behandelt worden.

Zellen des Schwanzes der Larve der Geburtshelferkröte (*Alytes*).

Fig. *e*. Zelle der äussersten Epithelzellanlage von oben gesehen; α Hülllamelle (Kittsubstanz).

Fig. *f*. Dieselbe Zelle bei tieferer Einstellung. Die Hülllamelle ist durchbrochen.

Fig. *g*. Zellen aus der zweiten Epithelzellenanlage.

Fig. *h*. Lebende Zelle, nach Behandlung mit schwacher Chloralhydratlösung.

Fig. *i*. Protoplasten der Bindesubstanz mit der Intercellulärsubstanz γ , in welche an einigen Stellen die Fibrillen (α) eingezeichnet sind; π die Plasmaverbindungen.

Fig. *k*. Querschnitt durch den Saum des Schwanzes; ε und δ die Epithelzellen, γ aus Fibrillen zusammengesetzte Haut, β Protoplast der Bindesubstanz, α Fibrillen der Intercellulärsubstanz, die anderen Zellen sind weggelassen.

Fig. *l*. Stückchen der Fibrillenhaut (γ , Fig. *k*) von oben gesehen.