©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Studien an colchizinierten Pflanzen

I. Teil:

Anatomische Untersuchungen

Von

Konrad WEISSENBÖCK

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Graz)

Mit 4 Textabbildungen

Einleitung

Die Erforschung der Wirkung des Colchizins auf den pflanzlichen Organismus wurde durch die grundlegenden Arbeiten von DUSTIN, HAVAS und LITS (1937), von BLAKESLEE und AVERY (1937), EIGSTI (1938) sowie NEBEL und RUTTLE (1938) ganz besonders auf das Verhalten des sich teilenden Zellkernes hingelenkt. Seitdem haben die Störungen des Ablaufes der Mitose Zytologen und Genetiker in gleicher Weise in ihren Bann gezogen, sodaß der karyologische Effekt des Colchizins eingehend erforscht ist, obwohl der eigentliche Mechanismus der Wirkung dieses Alkaloids auf die Mitose noch keineswegs eindeutig geklärt ist:

NEBEL und RUTTLE u. a. nehmen eine Hemmung der Spindelbildung an, WALKER (1938) spricht von einer Änderung der Organisation des Cytoplasmas sowie von einer Hemmung der Spindelfaserbildung, LEVAN (1938), SATÔ (1939) und SHIMAMURA (1939) hingegen von einer Untätigkeit der Spindelfigur. WADA (1940) kommt auf Grund der Lebendbeobachtung colchizinierter *Tradescantia*-Staubfadenhaare zu der Annahme, daß das Colchizin in der sich teilenden Zelle als oberflächenaktive Substanz wirkt, die Grenzflächenspannung des Atraktoplasmas herabsetzt und dadurch den abnormalen Verlauf der Mitose bedingt.

Stand also in den ersten Jahren der Colchizinforschung vornehmlich die Wirkung auf die Mitose und in ihrer Folge das Polyploidwerden des Zellkernes im Vordergrund der Betrachtungen, so griff schließlich doch die Erkenntnis Platz, daß dieser so oft studierte Vorgang der C-Mitose (LEVAN 1938) nur einen kleinen Ausschnitt aus der Fülle der Reaktionen der Zelle und damit der ganzen Pflanze darstellt (BOAS und GISTL 1939, WERNER 1939).

MAIROLD (1943), der wir eine Zusammenfassung der einschlägigen Literatur verdanken, betont, daß sich die Wirkungen des Colchi-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

zins keineswegs nur auf die Mitose und ihre Vor- bzw. Folgestadien beschränken, sondern daß auch außerhalb dieser Haupteinflußsphäre (in der die Pflanzenzelle gegen die meisten äußeren Einflüsse besonders empfindlich ist) Veränderungen in der Zelle ausgelöst werden. Diese können allerdings erst durch geeignete Methoden, wie sie besonders die „Protoplasmatische Pflanzenanatomie" (WEBER 1930 b) ausgearbeitet hat, der Beobachtung zugänglich gemacht werden. Mit Hilfe von Plasmolyseform- und Zeitstudien konnte MAIROLD zeigen, daß die physikochemischen Eigenschaften des Protoplasten auch in differenzierten Zellen, die von einer Kernteilung weit entfernt sind, durch Colchizin Abänderungen erfahren.

Die charakteristischen, schon makroskopisch erkennbaren Sonderheiten in der Ausbildung der Organe colchizinierter Blütenpflanzen pflegt man als „typischen Colchizineffekt" zu bezeichnen und man versteht darunter die Hemmung des Wurzellängenwachstums verbunden mit einer Verdickung oder Keulenbildung („C-tumour réaction" nach LEVAN 1938), eine Stauchung und Verdickung des Hypokotyls bzw. des ganzen Stengels und eine Verdickung oder Kräuselung der Blätter.

Obwohl wir schon in den grundlegenden Arbeiten (s. o.) weiters auch bei BOAS und GISTL (1939), GYÖRFFY (1940), MAIROLD (1943) u. a. Darstellungen der makromorphologischen Veränderungen colchizinierter Pflanzen vorfinden und vielfach auch Einblick in die cytologisch-histologischen Verhältnisse erhalten, haben die anatomischen Veränderungen, die den Änderungen im Habitus zugrunde liegen, von einigen Andeutungen abgesehen [DERMEN 1938 (Staubfadenhaare), DERMEN und BROWN 1940 (plant tumours), BHADURI 1939 (Wurzeln von *Vicia faba*) sowie BOAS und GISTL 1939 (Gerstenkoleoptile)] soweit wir aus der uns zur Verfügung stehenden Literatur entnehmen können, noch keine eingehende Darstellung gefunden.

Im I. Teil der vorliegenden Arbeit wird versucht, einen Ausschnitt aus der Fülle der Änderungen der Pflanzen und besonders ihres anatomischen Baues nach Einwirkung von Colchizin darzustellen und damit ein noch wenig bearbeitetes Kapitel der pathologischen Pflanzenanatomie (KÜSTER 1915) zu erweitern. Im II. Teil wird die schon von WEBER (1943) beobachtete Verhinderung der vollständigen Ausbildung des Spaltöffnungsapparates einer gesonderten Betrachtung mit Hilfe der Methoden der Protoplasmatik unterzogen und damit die von MAIROLD begonnene Untersuchung der durch das Colchizin hervorgerufenen Zustandsänderungen des Protoplasten fortgesetzt.

Methode

Bei allen Versuchen wurde Colchicinum puriss. cryst. der Heilmittelwerke Wien verwendet. Die 0,1%ige Stammlösung in dest. Wasser, deren Wirksamkeit auch nach monatelanger Aufbewahrung anscheinend

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

ungeändert erhalten blieb, wurde in der Regel vor der Verwendung mit Leitungswasser auf das Fünffache verdünnt. Bei der Mehrzahl der Versuche wurden die Samen in dieser 0,02%igen Lösung gequollen, eine Behandlungsmethode, wie sie schon von BLAKESLEE und AVERY (1937) angewendet wurde.

Die so vorbehandelten Samen sowie in reinem Leitungswasser gequollene Kontrollen wurden in der Regel zur weiteren Entwicklung in Gartenerde kultiviert.

Versuche

a) *Phaseolus vulgaris*

Entwicklung der Keimlinge: In den ersten Tagen nach dem Einpflanzen der Samen zeigt sich eine starke Hemmung des Wachstums der colchizinierten Pflanzen. Am achten Tage haben diese erst eine Höhe von etwa 2 cm bei ca. 8 cm hohen Kontrollen. Im weiteren Verlauf des Wachstums holen die colchizinierten Keimlinge etwas auf. Trotz sorgfältiger Auswahl der Samen und völlig gleicher Behandlung ist die Reaktion der einzelnen Pflanzen individuell verschieden. Unter den gegebenen Versuchsbedingungen (die Versuche wurden im November 1946 durchgeführt) neigten die Kontrollpflanzen zu schwacher Vergeilung.

Der Wuchs der colchizinierten Pflanzen blieb jedoch gedrungen. Die Colchizinierung wirkt also der Etiolement-Verlängerung entgegen. Bei den behandelten Keimlingen ergrünen die Kotyledonen und bleiben, wenn auch etwas geschrumpft, erhalten, was bei *Phaseolus vulgaris* sonst nicht der Fall ist.

Morphologie: *Phaseolus*, schon von WERNER (1939) zu Versuchen mit Colchizin verwendet, zeigt bei obiger Behandlungsmethode die bekannten morphologischen Effekte in schwach ausgeprägter Form. Die „C-tumour-réaction" der Wurzel wird bei dieser Pflanze relativ rasch überwunden, die anfänglich starke Hemmung des Wurzelwachstums ist zwar noch deutlich zu erkennen, die „Keule" an der Spitze der Hauptwurzel ist jedoch bereits durchwachsen, die Nebenwurzeln bleiben kurz, sind im übrigen aber normal entwickelt.

Am Hypokotyl sind makroskopisch außer einer nicht sehr bedeutenden Verstärkung keine Veränderungen gegenüber der Norm festzustellen.

Wesentlich stärker werden die Unterschiede beim Epikotyl, das bei den colchizinierten Pflanzen ungefähr nur halb so lang ist wie bei den Kontrollen, dagegen etwa den doppelten Durchmesser besitzt. Auch das erste Stengelglied ist auffallend gestaucht. Die Vegetationsspitze ist überhaupt verkümmert. Am Ende des Stengels steht somit ein Blatt. Die Stiele der Primärblätter der C-Pflanzen sind in den Gelenken außerordentlich verdickt. Die Primärblätter selbst sind dicker und dunkler

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

grün als die der Kontrollen und weisen eine gröbere Nervatur auf. Soweit der makroskopische Befund.

Anatomie: Obwohl *Phaseolus* bei der angewandten Methode keine so ausgesprochen pathologischen Wuchsformen zeigte, wie wir sie von anderen Pflanzen her kennen, und auch für anatomische Untersuchungen des Stengels bzw. der Gefäßbündel kein besonders günstiges Objekt darstellt (vgl. KOLDA 1937), lieferten doch die mikroskopischen Schnitte eine Reihe interessanter Einzelheiten.

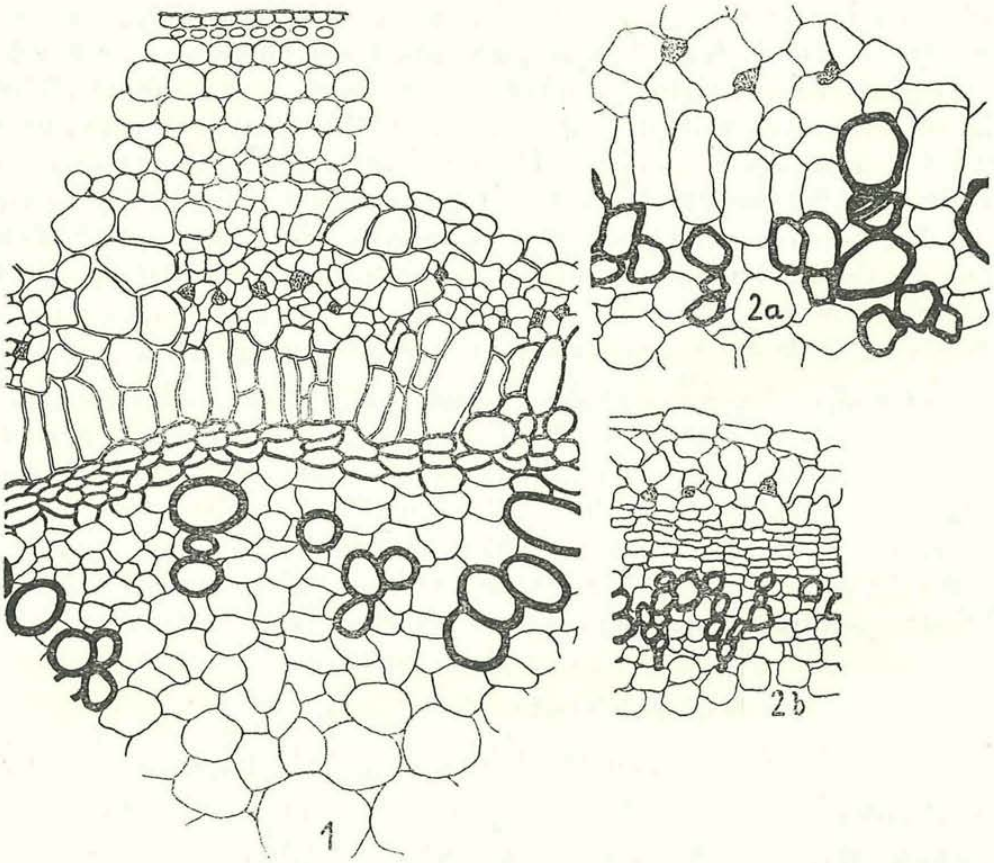

Fig. 1. *Phaseolus vulgaris.* Colchizinierte Pflanze. Hypokotyl-Querschnitt.
Fig. 2. *Lupinus albus.* Hypokotyl-Querschnitt. a) Colchizinierte Pflanze mit veränderter Cambium-Zone. b) Kontrollpflanze mit normaler Cambium-Zone.

Zur vergleichenden Untersuchung der Anatomie des Stengels wurde eine besonders lange Kontrollpflanze und eine stark gestauchte colchizinierte Pflanze herangezogen.

Länge der untersuchten Sproßteile:

	Kontrolle	C-Pflanze
Hypokotyl	4 cm	4 cm
Epikotyl	12 cm	3 cm
1. Stengelglied	8 cm	1 cm

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

1. Hypokotyl : Querschnitt.

Abgesehen von einer Vergrößerung der Krickelhaare um etwa ein Drittel, treten an der Epidermis und dem darunterliegenden Kollenchym- und Parenchymzellen bis zur Endodermis keine besonderen Abweichungen von der Norm auf. Im Bau und der Anordnung der Gefäßbündelelemente fallen jedoch schon bei schwacher Vergrößerung starke Veränderungen auf. Besonders deutlich ist eine Auflockerung der leitenden Elemente im Holzteil zu erkennen. Das Phloem ist im Bau nicht geändert; die Gerbstoffschlauchzellen im Siebteil der Leitbündel (vgl. SACHS 1887), die bei den Kontrollen vollgefüllt mit Gerbstoffen sind, zeigen sich bei den colchizinierten Pflanzen ohne Ausnahme vollkommen leer. Entsprechend der besonderen Wirkung des Colchizins auf teilungsfähige Zellen bzw. Gewebe ist das Cambium sowohl im faszikularen als auch im interfaszikularen Bereich vollkommen verändert: Besteht dieses bei normalen Pflanzen aus 4 bis 7 Zellagen von meristematischen Zellen, so sind bei den C-Pflanzen die tangentialen Teilungen unterblieben und die Cambiuminitiale hat sich in radialer Richtung gestreckt, sodaß wir eine einzige Zellschicht radial gestreckter ziemlich dickwandiger Zellen an Stelle der Cambium-Zone vor uns haben (Fig. 1).

Besonders deutlich sind die Unterschiede im interfaszikularen Bereich. Das 3- bis 5schichtige Cambium, das bei den Kontrollen nach außen zu in Parenchym, nach innen in ein mehrschichtiges verholztes Gewebe übergeht, fehlt bei den C-Pflanzen vollständig. Die Verholzung im interfaszikularen Bereich ist geringer, vielfach nur auf eine einzige Zellschichte beschränkt. Die Markzellen sind bei den colchizinierten Pflanzen vergrößert und der zentrale Hohlraum etwas erweitert.

2. Epikotyl : Querschnitt.

	Kontrollpflanze	C-Pflanze
Durchmesser	1,6 mm	4 mm
Epidermiszellen	im Querschnitt keine Unterschiede	
Rindenzellen	isodiametrisch	vergrößert, in radialer Richtung gestreckt
Gefäßbündel	4 große (primäre) 2 mittlere (Spurstränge d. Primärbl.) 6 kleine (sekundäre)	4 große (primäre) 2 mittlere 6 kleine
	normale offene kollaterale Bündel	infolge der Auflockerung der Bündelelemente fehlt die scharfe Abgrenzung d. einzelnen Bündel

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Cambium	2 bis 4 Schichten flacher Zellen über einen Ring verholzter Zellen liegend	nur schwach ausgebildet, statt Querteilung Wachstum häufig in radialer Richtung
Xylem	bildet einen geschlossenen Ring	Xylem unregelmäßig ausgebildet, zwischen den Leitbündeln oft fehlend
Mark	Markzellen durch zentralen Hohlraum ersetzt	Markzellen stark vergrößert isodiametrisch, füllen den ganzen zentralen Teil des Epikotyls aus

3. Erstes Stengelglied: Entsprechend der stärksten morphologischen Änderung (s. o.) ist auch die Änderung im anatomischen Aufbau am deutlichsten.

	Kontrollpflanze	C-Pflanze
Gerbstoffschlauchzellen:	leer	inhaltsreich
Cambium:	schwach entwickelt, 1—2 Zellschichten	fehlend
Xylem:	besteht aus einem geschlossenen Holzring, in dem die Xylemstrahlen der Leitbündel deutlich hervortreten	nur einzelne verstreute Elemente sind verholzt

4. Epidermis des Stengels:

Da das Wachstum der Oberhautzellen stets in enger Beziehung zum Wachstum des betreffenden Organes steht (HEINEMANN 1926, LINSBAUER 1930), war eine Abhängigkeit der Größe und Form der Epidermiszellen von den morphologischen Verhältnissen zu erwarten. BOAS und GISTL (1939) zeigten dies bereits an den Epidermiszellen von durch Colchizinierung veränderten Gerstenkoleoptilen. Auch beim *Phaseolus*-Stengel finden wir die gleichen Verhältnisse, d. h. in der Form der Epidermiszellen spiegeln sich die morphologischen Verhältnisse wider. An den gestreckten Kontrollen finden wir langgestreckte Epidermiszellen, während diese am extrem gestauchten ersten Stengelglied der C-Pflanze fast gleich lang wie breit sind. Dazwischen finden wir alle Übergänge.

Nur die Schließzellen der Spaltöffnungen nehmen an dieser Änderung nicht im gleichen Ausmaße teil. Wohl finden wir, entsprechend der Morphologie des Organes, kürzere oder mehr gestreckte Schließzellen an den durchwegs längs orientierten Spaltöffnungen, häufig kommt es jedoch vor, daß, wie bereits WEBER (1943) an colchizinierten Sprossen von *Tradescantia* beobachtete, die Spaltöffnungsmutterzelle ungeteilt bleibt. Je mehr der Sproß in seiner äußeren Morphologie von der Norm

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

abweicht, desto häufiger finden wir diese steckengebliebenen Initialen, die sich durch die stärker verdickte Membran, vor allem aber dadurch, daß sie prall mit Chloroplasten gefüllt sind, von den übrigen Epdermiszellen unterscheiden.

Bei diesen Anomalien des Spaltöffnungsapparates handelt es sich um eine direkte Folge der C-Behandlung und nicht, wie angenommen werden könnte, um eine Verzögerung in der Entwicklung. Das zweite noch kaum entwickelte Stengelglied der Kontrollpflanze besitzt bereits vollausgebildete Stomata.

5. Blatt:

Das Blatt ist jenes Organ, das in seiner Anatomie und Morphologie auf Umwelteinflüsse am leichtesten reagiert. (KÜSTER 1925 u. a. m.). GYÖRFFY (1940) gibt uns eine allgemeine Charakteristik der Blätter colchizinierter Pflanzen: verkleinerter Längen- und Breitenindex, derbere Beschaffenheit, dunkler grüne Färbung und gröbere Behaarung kennzeichnen im allgemeinen die tetraploiden Blätter der C-Pflanzen. Besonders die vergrößerten Stomata sind nach GYÖRFFY ein typisches Kennzeichen der Tetraploidie. (Siehe auch ERNOULD 1946.)

Phaseolus-Blätter zeigen diese „typischen C-Effekte" in den verschiedensten Abstufungen, die auf die individuelle Verschiedenheit der Reaktionsbereitschaft der einzelnen Samen zurückgeführt werden müssen, da diese immer wieder in gleicher Weise behandelt wurden. Bei stärkster Reaktion bleiben die Primärblätter klein und haben ein fast sukkulentes Aussehen. In diesem Falle ist die Anzahl der abnormal gebauten Spaltöffnungen bzw. Schließzellen besonders groß. Am häufigsten finden wir die zur Dauerzelle gewordene Spaltöffnungsmutterzelle (in den folgenden Abschnitten kurz als Spaltöffnungsmutterzelle = Spmz. bezeichnet) prall gefüllt mit großen, außerordentlich viel Stärke führenden Chloroplasten. Aber auch alle anderen Entwicklungsstadien (vgl. WEBER 1943) bis zur vollentwickelten, in diesem Fall aber immer etwa um ein Drittel vergrößerten Spaltöffnung sind vorhanden. Äußert sich die Reaktion des Blattes in weniger ausgeprägter Form, so erhalten wir Primärblätter von fast normaler Größe, die jedoch dunkler grün und deutlicher grobnervig erscheinen. Bei mikroskopischer Betrachtung läßt sich eine merkliche Vergrößerung aller Zellen im Blatt feststellen, die umso stärker wird, je ausgeprägter die makromorphologische Änderung des Blattes ist, sodaß also die Zellen der kleinsten Primärblätter am größten sind.

Ohne Ausnahme sind Zahl, Größe und Form der Stomata außerordentlichen Schwankungen unterlegen. In vielen Fällen läßt sich die von GYÖRFFY geschilderte Vergrößerung feststellen, die fast immer, wie genaue Zählungen ergaben, mit einer Verdoppelung der Zahl der

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Chloroplasten in den Schließzellen verbunden ist. Dabei kommt es bei den C-Pflanzen regelmäßig, wie schon WEBER (1943) erwähnt, zu Stomata-Mißbildungen in gehäufter Zahl.

b) *Lupinus albus*

Im Gegensatz zur Bohne gehört die Lupine zu den auf C-Behandlung außerordentlich stark reagierenden Pflanzen. Schon nach wenigen Tagen macht sich bei den behandelten Keimlingen eine Hemmung des Wachstums, verbunden mit einer Stauchung und Verdicktung des Hypokotyls bemerkbar. Nach etwa vier Wochen besitzen die Kontrollen vier vollentwickelte und entfaltete Blätter. Die Kotyledonen sind noch vorhanden, jedoch schon vergilbt und verschrumpft.

Die C-Pflanzen besitzen ebenfalls vier Blätter, diese erinnern jedoch in ihrer Form nur mehr entfernt an die Norm. Das handförmig gefiederte Blatt besitzt vollkommen verzwergte und stark sukkulente Blättchen.

Die Wurzel hat die C-Wirkung am schnellsten überwunden. Der in den ersten Stadien der Entwicklung beobachtete „C-tumour" tritt nicht mehr zutage und die anfängliche Entwicklungshemmung ist fast ausgeglichen. Das Hypokotyl ist in unserem Fall sogar etwas gestreckt. Die Kotyledonen sind dunkelgrün und vollkommen turgeszent. Die vergilbten Kotyledonen der Kontrollen sind bereits abgefallen. Ein weiterer Zuwachs an Blättern ist im Gegensatz zu den Kontrollpflanzen nicht mehr erfolgt. Auch eine Größenzunahme der verzwergten und sukkulenten Blättchen fand nicht statt. Der von zusammengefalteten Blättchen umhüllten Sproßspitze der Kontrollen entspricht bei den C-Pflanzen ein morphologisch vollkommen undifferenziertes Gebilde, aus dem im weiteren Verlauf der Entwicklung aber regelmäßig ein normaler Sproß entsteht.

1. Hypokotyl.

Anatomie: Entsprechend der ausgeprägten morphologischen Änderung der Lupine erschienen genauere anatomische Studien bei diesem Objekt von besonderem Interesse. Der Querschnitt durch das gestauchte und verdickte Hypokotyl einer 10 Tage alten Keimpflanze zeigte schon bei geringer Vergrößerung eine generelle Vergrößerung aller Zellelemente. Die leitenden Teile des Hypokotyls sind nicht in einzelne Bündel gegliedert, sondern bilden einen ziemlich unregelmäßigen Ring. Am auffälligsten erscheint (wie bei *Phaseolus)* das vollkommene Fehlen des Cambiums bei den C-Pflanzen. Dieses ist durch eine Schicht großer radial gestreckter Zellen ersetzt (Fig. 2 a). Die Zahl der Xylem-Elemente ist wesentlich verringert, die einzelnen Xylemzellen jedoch im Querdurchmesser stark vergrößert. Auch die Bestandteile des Phloems und ebenso die Parenchymzellen des Marks sind stark vergrößert. Die entsprechenden Längsschnitte zeigen besonders anschaulich die Verschie-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

bung der Größenverhältnisse der Zellelemente und vor allem das vollkommene Fehlen der Differenzierung der Zellen des Xylems. Während bei den Kontrollen Ring-, Schrauben- und Netzgefäße nebeneinander liegen, besitzen die C-Pflanzen im Hypokotyl nur einen einheitlichen Typus von Holzzellen, die kaum mehr als Prosenchymzellen angesehen werden können und in ihren Verdickungen eine Übergangs- und Zwischenstufe vom Ring- zum Netzgefäß darstellen. Änderungen in der Wandmizellierung bzw. ihrer Streichungsrichtung (ZIEGENSPECK 1942) lassen sich im Polarisationsmikroskop an diesen Zellen nicht feststellen. Äußerlich ganz ähnliche Elemente fand PRILLIEUX (1875) im „Gallenholz" von Apfelbäumen.

2. Blatt.

Blattstiel: In noch höherem Maße tritt die durch das Colchizin verursachte Zellvergrößerung und Differenzierungshemmung am Querschnitt des Blattstieles in Erscheinung. Bei der Kontrolle finden wir eine normale, mit einem Cuticula überzogene Epidermis, Haare und Drüsenzellen. Darunter liegt ein Lückenkollenchym und weiter nach innen zu folgen Parenchymzellen. Die äußeren Zellagen der Blattstiele von C-Pflanzen sind aus stark vergrößerten, in keiner Weise irgendwie spezialisierten, einheitlich parenchymatisch aussehenden Zellen aufgebaut. Auch die Haarzellen sind stark vergrößert. Eine Cuticula ist mit Sudan nicht nachweisbar.

Blattspreite: Die makromorphologischen Folgen der Colchizinierung finden in der Ausbildung der „Zwergblättchen" ihre höchste Steigerung. Dem entspricht auch eine völlige Änderung der Blattanatomie. Die Lupine entwickelt normalerweise an der Blattober- und Unterseite eine echte Papillenepidermis (LINSBAUER 1930), das Mesophyll besteht aus zwei Schichten Palisadenzellen und dem Schwammparenchym. Die Zwergblättchen hingegen bestehen, abgesehen von den Haarzellen, aus einem vollkommen undifferenzierten Gewebe Chlorophyll-führender Riesenzellen. Die Regel von der Gleichheit der Zellgröße in gleichen Organen (AMELUNG 1893, LINSBAUER 1930) ist in diesem Falle vollkommen durchbrochen.

3. Epidermis des Hypokotyls.

Die Epidermis des Hypokotyls besteht aus meist längsgestreckten Zellen ungleicher Form und Größe. Ebenso sind auch die Stomata nicht einheitlich ausgebildet; an ein und demselben Schnitt können wir solche mit langgestrecktem, andere wieder mit nierenförmigen gedrungenen Schließzellen beobachten. An den stark gestauchten und verdickten hypokotylen Stengelgliedern der C-Pflanzen ist die Bildung von Spaltöffnungen in der bekannten Art und Weise unterblieben. An Stelle der

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Stomata finden wir Spaltöffnungsmutterzellen mit verstärkten Zellwänden und der einfachen (!) Chloroplastenzahl. Die übrigen Epidermiszellen sind vor allem in der Breite stark vergrößert. Jeder Spaltöffnungsmutterzelle ist eine kleinere Zelle („Nebenzelle") angelagert, was in diesem Fall besonders auffällig erscheint, weil die regulären Stomata der Kontrollen am Hypokotyl keine Nebenzellen besitzen.

4. Epidermis der Kotyledonen.

Wie wir gesehen haben, zeichnen sich die Kotyledonen der C-Pflanzen durch eine verlängerte Lebensdauer aus, die wahrscheinlich in der

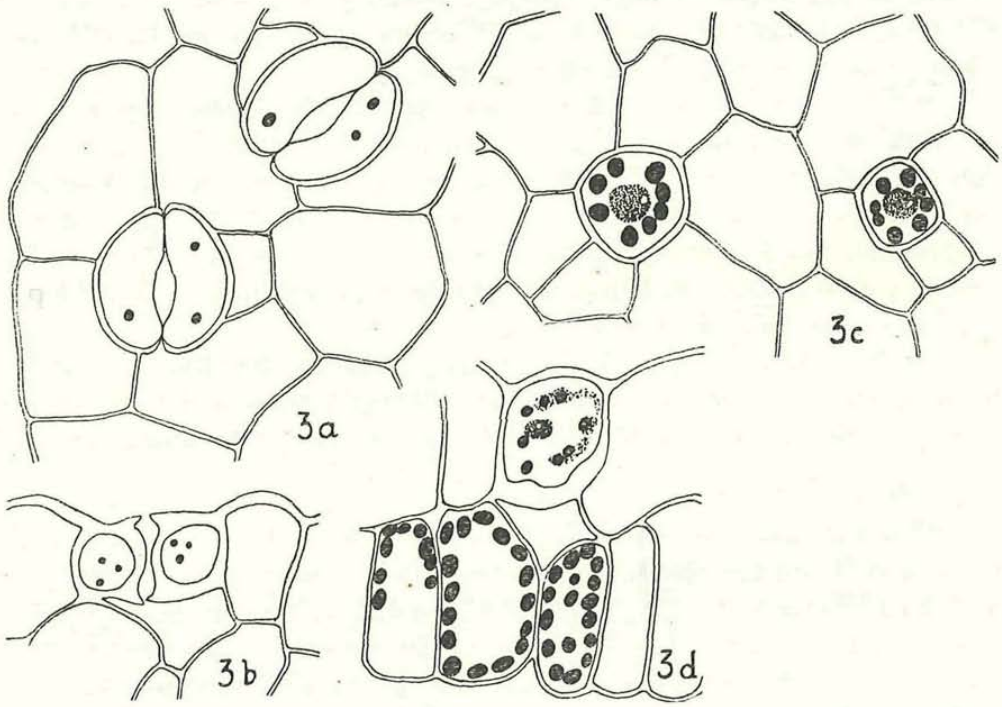

Fig. 3. *Lupinus albus*, Kotyledo Epidermis. a) Flächenbild (Kontrolle) normale Stomata. b) Querschnitt (Kontrolle) normale Spaltöffnung. c) Flächenbild (colchizinierte Pflanze) persistierende Spaltöffnungsmutterzellen. d) Querschnitt (colchizinierte Pflanze) eine persistierende Spaltöffnungsmutterzelle.

Entwicklungshemmung des übrigen Sprosses ihre Ursache hat. Besondere makromorphologische Änderungen lassen sich hingegen nicht beobachten. Form und Größe der Kotyledonen ist ja bereits im Samen festgelegt; nach der Quellung des Samens tritt keine Größenzunahme mehr ein.

Hingegen zeigt uns die mikroskopische Untersuchung, daß die Ausbildung der Stomata wiederum in der typischen Weise unterblieben ist (Fig. 3). Bei ungeänderter Ausbildung der Epidermiszellen, einschließ-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

lich der Nebenzellen, finden sich an den colchinizierten Pflanzen nur Spaltöffnungsmutterzellen, die im Flächenschnitt durch ihre Chloroplasten und ihre stärkere Zellwand sofort auffallen. Anders geartete Entwicklungsstörungen des Spaltöffnungsapparates treten (im Gegensatz zu *Phaseolus)* an den Kotyledonen nach unseren Erfahrungen niemals auf. Ein Querschnitt zeigt, daß trotz unterbliebener Teilung der Spmz. die Bildung einer normalen Atemhöhle erfolgt. Bemerkenswert erscheinen auch die eigenartigen Membranverdickungen der Spmz.

c) *Tradescantia fluminensis*

Nach der von WEBER (1943) angegebenen Methode wurden 20 bis 30 cm lange, abgeschnittene Sprosse, nachdem sie vorher in Wasser Wurzeln gebildet hatten, mehrere Wochen hindurch in KNOPscher Nährlösung mit 0,02% Colchizin kultiviert.

Schon nach einigen Tagen bilden sich an den Wurzelspitzen die charakteristischen Keulen. Die kleinen, an den Knoten hervorbrechenden Würzelchen wachsen zu Kugeln aus. Später stellen die Wurzeln ihr Wachstum vollkommen ein. Auch jegliche Neubildung von Wurzeln unterbleibt. Nach mehrwöchiger Kultur in den Lösungen treten die bereits von WEBER beschriebenen knolligen Verdickungen an den Knoten der oberen Sproßteile auf.

Verdickungen und epinastische Krümmungen der Blätter wurden bei unseren Versuchen nicht beobachtet. Ebenso erwiesen sich im Gegensatz zu WEBER die Spaltöffnungen der Blätter als vollkommen normal.

1. Anatomie des Stengels:

Über die Anatomie des Sprosses von *Tradescantia fluminensis* sind wir durch die ausführlichen Darstellungen von GRAVIS (1898), SCOTT und PRIESTLEY (1925) und SOLEREDER (1929) in bester Weise orientiert. Der Vergleich eines normalen Stengels mit einem Querschnitt durch den verdickten Knoten zeigte, daß keine grundsätzlichen Änderungen im Stammbau erfolgen. Hingegen erfolge in transversaler Richtung eine außerordentliche Steigerung des Wachstums aller Zellen, ausgenommen die Xylemelemente der Gefäßbündel.

Die „Knollenbildung" am Knoten ist nur durch die enorme Steigerung des Wachstums der Zellen in der Querrichtung verursacht. Alle parenchymatischen Zellen des Stengels, besonders aber die in der Nähe der Gefäßbündel liegenden, sind mit hellgrünen Chloroplasten mit schwachgeschichteten, nicht selten zusammengesetzten Stärkekörnern erfüllt.

Es gelang nicht, derart „vergiftete" Pflanzen zum Weiterwachsen oder auch nur zur Wurzelbildung selbst nach Rückversetzung unter normale Bedingungen zu bringen. Die wieder in Erde gebrachten C-Pflanzen bleiben zwar monatelang am Leben, wachsen jedoch niemals weiter, während die Kontrollen schon in 4 bis 5 Tagen Wurzeln bilden.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

An einem Längsschnitt an der Stelle der stärksten Verdickung erkennen wir deutlich, daß die Stärkebildung besonders oberhalb der Knoten erfolgt; aber auch noch 2 bis 3 Schichten unterhalb des Kno-

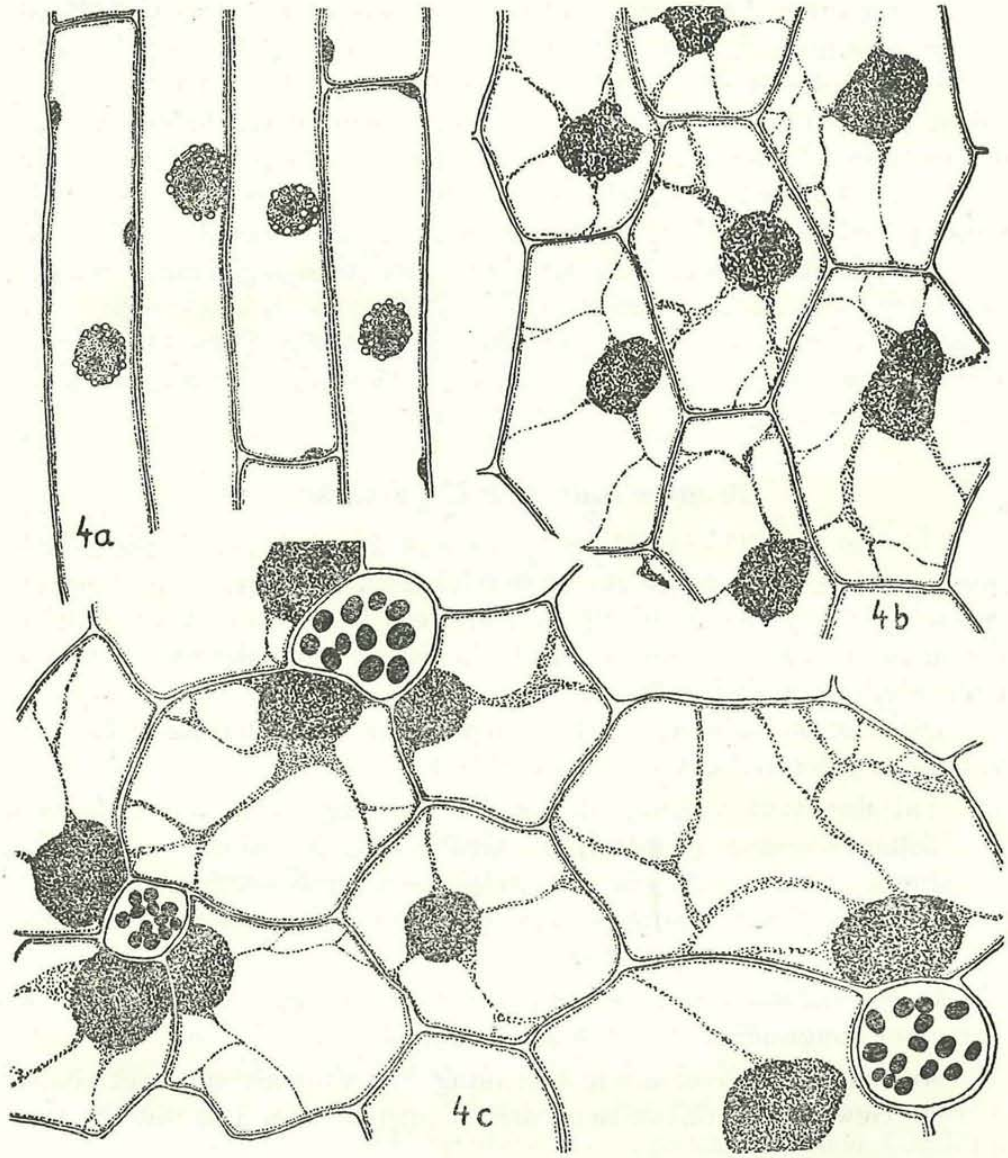

Fig. 4. *Tradescantia fluminensis*, Flächenbild der Epidermiszellen oberhalb der Stengelknoten. a) Kontrolle: Langgestreckte Zellen. b) Colchizinierte Pflanze: Isodiametrische Zellen. c) Epidermisstück mit persistierenden Spaltöffnungsmutterzellen.

tens führen alle Parenchymzellen reichliche Stärke. In den Kontrollen finden wir Stärkekörner gleichen Aussehens in geringer Menge in den Parenchymscheiden der Gefäßbündel.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

2. Stamm-Epidermis:

Die vergleichende Betrachtung der Flächenschnitte, die teils an normalen Objekten, teils an colchizinierten und zwar an den „Knollen" ausgeführt wurden, zeigen wiederum, wie sich in den Maßen der Epidermiszellen das Wachstum des Organs widerspiegelt. Dem aufs Höchste gesteigerten Dickenwachstum des Organs entspricht auch die vollkommene Umkehrung des Längen-Breiten-Verhältnisses der Epidermiszellen (Fig. 4). Die Bildung von Spaltöffnungen ist verhindert, wir finden an diesen Stellen wiederum die Initiale mit vollentwickelten Chloroplasten in einfacher Zahl, wie sie in der Regel in einer Schließzelle vorhanden sind. Die Zellkerne der an die Spmz. angrenzenden Zellen, die keineswegs dem Nebenzellentypus der Commelinaceen gleichen, sind fast durchwegs der Spmz. angelagert. Die Zellkerne sind vergrößert, das Cytoplasma, im Normalfall regelmäßig wandständig, bildet ein netziges Fadensystem und erscheint auch in seiner Struktur sichtlich verändert (vgl. WADA 1940).

Besprechung der Ergebnisse

Mit dem von BOAS und GISTL (1939) wohl mit Recht als phyletisch-plasmatisches Universalreagens bezeichneten Colchizin ist uns ein besonders geeignetes Mittel in die Hand gegeben, Pflanzen zu erzielen, die in ihrem Habitus und besonders in ihrem anatomischen Bau mehr oder minder von der Norm abweichen.

Die morphologischen und anatomischen Veränderungen beruhen auf verschiedenen Reaktionen der Pflanze:

1. Auf der Verhinderung der Zellvermehrung. Die teilungsfähigen Zellen wachsen zu abnormer Größe aus. Allerdings wird durch dieses Streckungswachstum meist kein größenmäßig quantitativ gleicher Ersatz geboten. Aus solchen „Riesenzellen" gebildete Organe bleiben „verzwergt".
2. In der transversalen Förderung des Streckungswachstums, die mit einer longitudinalen Hemmung verbunden ist.
3. Auf einer Differenzierungshemmung. Die Entwicklung spezialisierter Gewebe ist vollkommen oder wenigstens zum Teil unterbunden.

In typischer Weise können wir diese dreifache Reaktionsweise an der Ausbildung der Gefäßbündel colchizinierter Pflanzen feststellen:

1. Das Cambium, nicht mehr befähigt, ein sekundäres Wachstum herbeizuführen, d. h. neue Zellelemente zu bilden, wächst in transversaler Richtung zu einem aus großen Zellen bestehenden Dauergewebe aus.
2. Die Elemente des Phloems und Xylems sind infolgedessen in wesentlich geringerer Zahl, jedoch mit stark vergrößertem Durchmesser

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

vorhanden. Das unterbliebene sekundäre Dickenwachstum ist also in einem gewissen Ausmaß durch das primäre Wachstum kompensiert.

3. Die durch das gesteigerte Wachstum gebildeten großen, in manchen Fällen fast isodiametrisch werdenden Xylemzellen sind einander vollkommen gleich, sie verlieren den prosenchymatischen Charakter.

Entscheidend für die Wirkung der Colchizinbehandlung ist der Grad der Wachstumsfähigkeit der Zellen; dabei ist es, wie MAIROLD sagt, gleichgültig, ob es sich um Plasma- oder Streckungswachstum handelt. Die Wirkung auf die im Streckungswachstum stehenden Zellen ist makromorphologisch oftmals augenfälliger als die äußerlichen Folgeerscheinungen der C-Mitosen innerhalb der meristematischen Zone; Quellenlassen der Samen in der C-Lösung hat eine außerordentlich nachhaltige, langsam abklingende Wirkung des Alkaloids zur Folge; diese kann aber offenbar im Laufe der weiteren Entwicklung der Pflanze wieder überwunden werden. Bei genügend langer Kultur entwickelt sowohl *Phaseolus* als auch *Lupinus* schließlich vollkommen normal aussehende Organe. Die Sproßspitze bildet offenbar ein normales Gewebe; bis zur Blüte gezogene Versuchsobjekte von *Phaseolus* und *Helianthus* zeigten bei extremsten Abweichungen in den ersten Keimungsstadien später keinerlei auffallende Veränderungen, die auf eine Polyploidisierung der ganzen Pflanze hindeuten würden (vgl. GYÖRFFY 1940, STRAUB 1941).

Seit Beginn der Colchizinforschung versucht man den tieferen Ursachen der cytologischen und morphologischen Wirkungen näher zu kommen. Die Erkenntnis des Einflusses des Alkaloids auf die Kernspindel und die dadurch bedingte Stathmokinese (DUSTIN und Mitarb. 1937) oder C-Mitose (LEVAN 1938) stellt sicherlich den bedeutendsten Fortschritt in der Klärung dieses immer mehr anwachsenden Fragenkomplexes dar. LEVAN (1942) gelang nun in eleganter Weise der Nachweis, daß die makromorphologischen Abweichungen im Erscheinungsbild der Pflanze (C-tumour-Bildung) von den Vorgängen im Zellkern nicht abhängig sind.

Förderung des Wachstums in transversaler Richtung bei gleichzeitiger Hemmung in der Längsrichtung können durch die verschiedensten äußeren Einflüsse und Agentien hervorgerufen werden (GERTZ 1919, BORGSTRÖM 1939). Besonders Heteroauxin ist eine Substanz, mit der sich an verschiedenen Zellen und Geweben Wirkungen erzielen lassen, die sich von Colchizineffekten äußerlich in keiner Weise unterscheiden. Nach den von CZAJA (1935 a, b), JOST und REISS (1936), SCHLENKER (1937) gegebenen Darstellungen von mit Wuchsstoffen behandelten Pflanzen erscheint es verlockend, bezüglich des Streckungswachstums einen gleichen Mechanismus in der Wirkung von Colchizin und Hetero-Auxin und im weiteren Sinn aller Wuchshormone anzunehmen.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Allerdings fehlt zum genauen Vergleich dieser äußerlich oft verblüffend gleich aussehenden Reaktion eine anatomische Untersuchung der Objekte. Doch ist bekannt, daß mit Auxinen die Cambiumtätigkeit, und zwar Holz- und Siebteilbildung angeregt werden kann (SNOW und LE FANU 1935, GOUWENTAK 1936 und SÖDING 1936), wogegen die Cambiumtätigkeit, wie wir gesehen haben, nach C-Einwirkung vollkommen sistiert wird.

Die mit Wuchsstoff erzielten Schwellungen oder Keulenbildungen sind, abgesehen von der Änderung der Rinden- oder Markzellen (RUGE 1937, WEISSENBÖCK und STERN 1939), anatomisch verschieden von den C-Tumoren. Die gegensätzliche Wirkung auf das Teilungswachstum bildet also einen grundsätzlichen Unterschied zwischen Colchizinwirkung und dem Effekt der als „Wuchsstoffe" bezeichneten Substanzen.

Trotzdem kann eine Fülle von Beobachtungen herangezogen werden (HAVAS 1938, LEVAN 1942), die es nahelegen, Colchizin doch unter die Phytohormone einzureihen. Sehen wir im Hetero-Auxin mit GUTTENBERG (1942) und im Colchizin, wie es HAVAS (1937, 1938) in Erwägung zieht, nicht selbst wachstumsauslösende Substanzen, sondern lediglich Aktivatoren, so bleibt hinsichtlich ihrer Wirkung jedoch noch ein weiterer wesentlicher Umstand: Hetero-Auxin, das außerdem in stärkeren Verdünnungen in Anwendung gebracht werden muß, kann je nach der Stärke der angewandten Konzentration wachstumsfördernden oder -hemmenden Einfluß ausüben (AMLONG 1936) und je nach Versuchsanstellung das Streckungswachstum in der Längs- oder Querrichtung fördern (RUGE 1937).

Colchizin ist in seiner Wirkung in einem weiten Bereich unabhängig von seiner Konzentration und verursacht, soweit bisher bekannt, ausnahmslos eine Steigerung des Wachstums in der Querrichtung. Diese Förderung der Querrichtung ist, wenn wir der Theorie von CZAJA (1935 b) folgen, durch einen quergerichteten Wuchsstoffstrom hervorgerufen. Daß diese Querverschiebung des Wuchsstoffes, der durch verschiedene äußere Einflüsse, wie hohe Feuchtigkeit, tiefe und hohe Temperaturen oder verschiedene Chemikalien (BORGSTRÖM 1939) hervorgerufen werden kann, in jungen Zellen viel leichter vor sich geht als in älteren, zeigte bereits KOCH (1934). Besonders gut läßt sich das Ergebnis der Versuche mit *Tradescantia*-Stengeln mit diesen Vorstellungen in Einklang bringen. Gerade an der reaktions- oder wachstumsfähigen Basis der Stengelinternodien (HABERLANDT 1924) bewirkt Colchizin eine maximale Steigerung des transversalen Wachstums.

Die Tatsache, daß die Beeinflussung des Streckungswachstums nach den bisher bekannten Ergebnissen immer in Form einer Förderung in transversaler Richtung sichtbar wird, läßt vermuten, wie MAIROLD bereits andeutet, daß es sich hier tatsächlich um einen Spezialfall der „transverse reaction" (BORGSTRÖM 1939) handelt. Der Wuchsstoff

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

strömt in der durch das Colchizin umpolarisierten Zelle (WALKER 1938, HAVAS 1937) in der Querrichtung und bedingt dadurch die Änderung in der morphologischen Ausbildung.

Mit der Annahme einer Störung der normalen Polarität der Zellen und damit der Gewebe und Organe (WALKER 1938) lassen sich auch die scheinbar grundsätzlich verschiedenen Wirkungen des Colchizins einerseits auf durch Zellteilung, andererseits auf durch Zellstreckung wachsende Gewebe auf einen Nenner bringen. Die primäre Ursache der Stathmokinese (DUSTIN 1937) wie auch der „transverse reaction" können in der Störung der normalen Polarität der Zellen gesehen werden.

Folgerichtig müssen wir nun weiter nach den ersten Ursachen dieser Umpolarisierung suchen und kommen damit zwangsläufig zu der Frage nach dem ersten Einfluß des Colchizins auf die lebende Substanz. Dieser Einfluß kann unter günstigen Umständen durch die Methoden der Protoplasmatik der Beobachtung bis zu einem gewissen Grade zugänglich gemacht werden. (II. Teil dieser Abhandlung.)

Einer gesonderten Betrachtung seien die Stomata-Anomalien unterzogen. Unter „natürlichen Bedingungen" sich bildende anormale Spaltöffnungen wurden gelegentlich bereits beschrieben (vgl. GUTTENBERG 1905, KÜSTER 1930, LINSBAUER 1931 u. a.) Auch die von der Norm stark abweichenden Schließzellformen, wie sie nach Behandlung von Pflanzen mit Äther oder anderen Narcoticis (WASSERMANN 1924) oder nach Feuchtwarm- bzw. Feuchtdunkelkultur (GERTZ 1919) gebildet werden, scheinen oftmals den nach C-Behandlung erzielten Mißbildungen außerordentlich ähnlich.

Die ungeteilte, aber weiterentwickelte Spmz., die Hauptform der C-Abnormitäten, kann jedoch als eine spezifische Folge der Colchizineinwirkung bezeichnet werden: die Spmz. stellt eine Epidermiszelle dar, die in ihrer Entwicklung aus dem Entwicklungsgang der übrigen Epidermiszellen herausgehoben ist (LINSBAUER, Nachlaß aus ZIEGENSPECK 1942 a). Kausal damit verknüpft ist unter natürlichen Bedingungen die Teilungsfähigkeit (Schließzellenbildung) unter gleichzeitiger Hemmung der Wachstumsvorgänge (vgl. LINSBAUER 1916), und in unserem speziellen Fall eine besondere Erhöhung der Reaktionsfähigkeit gegenüber Colchizin. Wir können dabei verschiedene Wirkungsgrade unterscheiden. Die häufigste Anomalie, die immer dann auftritt, wenn die C-Wirkung schon zu Beginn der Spaltöffnungsentwicklung zu Geltung kommt, ist die persistierende Initiale, die infolge der C-Mitose an der regulären Kernteilung und damit auch an der Zellteilung gehindert wurde. In diesem Falle kommt es überhaupt nicht zur Bildung von Schließzellen oder einer Spaltöffnung. Die Initiale wächst in der Regel jedoch weiter, die ursprünglich kleinen Plastiden bilden sich zu großen Chloroplasten heran, die Zellwand wird verdickt.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Besonders erwähnenswert sind die im Querschnitt sichtbaren inneren Membranvorsprünge (Abb. 3 d). Dabei scheint in der Ausbildung der Zellwand der Spmz. noch eine bestimmte Entwicklung, nämlich die zur Schließzellenwand, weiterzulaufen. Die Wandverdickungen, die den Verstärkungen der Schließzellen entsprechen könnten, sind in der Spmz. natürlich „sinnlos". LINSBAUER sucht die Verdickungen der Schließzellwände auf das AMBRONNsche Prinzip (1864) zurückzuführen, wonach die Membranverdickungen an Stellen geringster Spannung auftreten (ZIEGENSPECK 1942). Die Tatsache, daß auch an den Spmz. sich Wandverdickungen bilden, deutet eher darauf hin, daß das Werden dieser Verdickungen vielfach ein erblich festgelegtes Geschehen ist, eine Vorstellung, die durch die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der Wandmizellierung von Spaltöffnungen (ZIEGENSPECK 1942 a) ebenfalls wahrscheinlich gemacht wird.

Von ganz anderer Natur sind die vielgestaltigen verbildeten Stomata, die wir an den *Phaseolus*blättern finden: Der C-Einfluß kommt in diesem Fall meist erst nach Bildung der Spalten zur Geltung. Ob auch in den Zellen dieser Stomata noch eine C-Mitose vor sich gegangen ist, kann nicht mit Sicherheit gesagt werden. Die fast immer zu beobachtende Vermehrung (Verdoppelung oder auch Vervierfachung) der Chloroplastenzahl läßt es vermuten, da zwischen Kern und Plastiden gewisse in ihrer Natur allerdings nicht geklärte Zusammenhänge bestehen. So konnte NĚMEC (1910) bei *Anthoceros* eine klare Parallelität zwischen Chromatophoren- und Chromosomenzahl nachweisen. Auch nach WINKLER (1916) ist die „spezifische Größe der Chromatophoren" von der Chromosomenzahl des Kernes abhängig. WETTSTEIN (1922) lehnt allerdings eine Verallgemeinerung dieses Satzes ab, weist aber auf die Relation von Zellgröße und Chloroplastenzahl hin. Ob es sich also um den Einfluß der Kerngröße (vgl. auch GERASSIMOFF 1902), der Zellgröße oder der Kern-Plasma-Relation handelt, kann auf Grund der bisherigen Beobachtungen nicht gesagt werden.

Diese vom Standpunkt der pathologischen Pflanzenanatomie beachtenswerten Beobachtungen ermöglichen es, auch zu manchen physiologischen Fragen Stellung zu nehmen.

So ist seit langem bekannt, daß in den Nebenzellen der Spaltöffnungen der *Commelinaceae* die Zellkerne vorwiegend an der den Schließzellen zugewendeten Seite liegen. Die gleiche „anziehende Wirkung" ist nun auch bei persistierenden Spmz. zu beobachten. Damit ist der rein physikalische Erklärungsversuch KÜSTERS (1907) hinfällig, der die Form der Schließzellen-Rückenwände und die dadurch bedingte stärkere Adhäsionskraft als Ursache in Erwägung zieht, denn wir haben es in unserem Fall mit konvexen, konkaven oder auch geradlinigen Zellwänden zu tun.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Eher kann man in diesem Fall eine Bestätigung der HABERLANDTschen Regel sehen, wonach sich der Zellkern immer dort befindet, wo stärkeres Membranenwachstum stattfindet. Auch die neuere Erklärung HABERLANDTs (1924), daß die Initiale einen positiven chemotaktischen Reiz auf die Kerne der angrenzenden Zellen ausübt, stimmt mit unseren Beobachtungen gut überein [1]).

Auch zur Frage nach der Entstehung der Nebenzellen (STRASBURGER 1867) kann auf Grund der durch Colchizinierung gebildeten pathologischen Formen im einzelnen Fall eindeutig Stellung genommen werden. HABERLANDT (1924) hält es für bedeutungsvoll, daß die Teilung der Spmz., die zur Bildung der Schließzellen führt, den Teilungen der angrenzenden Epidermiszellen vorausgeht. DRAWERT (1942) zeigte nun an *Tradescantia virginica,* daß sich die lateralen Nebenzellen immer vor der Teilung der Initiale ausbilden. Für *Tradescantia fluminensis* ist nach unseren Versuchen keine Stellungnahme zu dieser Frage möglich, da infolge der C-Mitose (die „Riesenkerne" der Nebenzellen deuten darauf hin, daß solche stattgefunden haben) überhaupt keine Zellteilungen vor sich gehen.

An der Lupine können wir jedoch feststellen, daß die in diesem Fall einzige „Nebenzelle" schon vor der Teilung der Spmz. vorhanden sein muß.

Schließlich kann auf Grund unserer Beobachtungen auch zu der bereits von GOEBEL (1922) behandelten Frage nach der Entstehung der inneren Atemhöhle Stellung genommen werden. Es bestätigt sich die Auffassung GOEBELs, daß die Bildung der Atemhöhle durch einen schon von der Spmz. ausgehenden Reiz und nicht erst später veranlaßt wird.

Mit den wiedergegebenen Abbildungen und Beschreibungen ist die Mannigfaltigkeit der durch das Colchizin hervorgerufenen Entwicklungsstörungen bei weitem nicht erschöpft. Jede Pflanze bringt Sonderfälle von Mißbildungen.

Ein weiteres Studium der durch Colchizinierung erzielten Abnormitäten wird sich für die pathologische Anatomie und für die Klärung mancher strittiger physiologischer Fragen vermutlich als wertvoll erweisen.

---

[1]) In einer während des Druckes dieser Arbeit erschienenen Publikation von BÜNNING & SAGROMSKY (1948) wurde gezeigt, daß die Spaltöffnungsinitiale ein Hormon ausscheidet, dem u. a. auch die positive chemotaktische Wirkung auf die Zellkerne der benachbarten Epidermiszellen zugeschrieben wird. Aus den eigenen Beobachtungen ist ersichtlich, daß dieser Stoff auch von den colchizinierten persistierenden Spaltöffnungsmutterzellen ausgesendet wird (Vgl. Fig. 4 c).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Zusammenfassung

An Hand von morphologisch anatomischen Studien an *Phaseolus vulgaris*, *Lupinus albus* und *Tradescantia fluminensis* wurde versucht, ein genaueres Bild der Colchizinwirkungen auf den mikroskopischen Bau dieser Pflanzen zu gewinnen. Die wichtigsten Ergebnisse seien zusammenfassend angeführt:

1. Das Ausmaß der Reaktion auf die Colchizinierung ist hauptsächlich von der Wachstumsfähigkeit der Zellen abhängig. Dies gilt sowohl für das Teilungs- wie auch für das Streckungswachstum.

2. Die bekannte Wirkung des Colchizins auf den sich teilenden Zellkern verhindert die Zellteilungen im Cambium. An Stelle der Vermehrung der Zellzahl tritt eine Vergrößerung des Volumens der Cambiumzelle, die damit zur Dauerzelle wird und ihren Charakter als Meristemzelle verliert. Das sekundäre Dickenwachstum des Sprosses unterbleibt daher, wird aber durch ein verstärktes Wachstum der Zellen in der Querrichtung zum Teil ersetzt.

3. Die Beeinflussung des Streckungswachstums (Förderung in der Querrichtung, Hemmung in der Längsrichtung) der einzelnen Zellen, die in allen Geweben mehr oder minder zur Geltung kommt, führt makromorphologisch zu der gestauchten Wuchsform.

4. Je mehr verzwergt die Blätter der colchizinierten Pflanzen sind, desto größer sind die Zellen, aus denen sie sich aufbauen.

5. Die Colchizinierung bewirkt eine weitgehende Hemmung der Zell- und Gewebsdifferenzierung. Dies kommt sowohl im Stengel in der vollständig gleichen Ausbildung der einzelnen Elemente des Xylems wie auch im vollständigen Unterbleiben der Differenzierung der Gewebe der stark colchizinierten *Lupinus*-Blätter zum Ausdruck.

6. Die Ausbildung abnormaler Spaltöffnungen ist eine Reaktion aller Versuchspflanzen. Die Form der Abnormitäten wechselt außerordentlich. Diese experimentell hervorgerufenen Spaltöffnungs-Anomalien geben eine Möglichkeit, zu verschiedenen physiologischen Fragen Stellung zu nehmen.

7. In der Diskussion wurde versucht, die Unterschiede zwischen der Wirkung des Colchizins und der „Wuchsstoffe" klarzulegen. Es wird vermutet, daß es besonders die durch das Colchizin bewirkte Umpolarisierung der Zellen ist, welche sowohl die Störung der Mitose wie auch die Änderung des Streckungswachstums nach sich zieht. Es wird angenommen, daß das gesteigerte Wachstum in der Querrichtung nach Colchizinierung einen speziellen Fall der „transverse réaction" (BORGSTRÖM 1939) darstellt.

Literaturverzeichnis siehe Teil II.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1949

Band/Volume: 1_2-4

Autor(en)/Author(s): Weissenböck Konrad

Artikel/Article: Studien an colchizinierten Pflanzen, I. Teil: Anatomische Untersuchungen 282-300