Über die Beziehungen der Lage des Zellkerns zu Zellenwachstum und Membranbildung.

Von **Ernst Küster.**

(Mit 20 Textfiguren.)

Über die Bedeutung der einzelnen lebendigen Zellenbestandteile für Wachstum, Gestaltung und Haushalt der Pflanzenzelle und die physiologischen Beziehungen, welche die einzelnen Bestandteile abhängig von einander machen, sind wir zurzeit noch außerordentlich wenig unterrichtet; die Versuche, längst bekannte Lebenserscheinungen in dem Sinne zu analysieren, daß die Beteiligung der einzelnen Zellenorgane an ihnen klargelegt werde, sind selten in Angriff genommen worden und haben nur hie und da zu wertvollen, sicheren Ergebnissen geführt. Allerdings stehen der Beantwortung aller einschlägigen Fragen beträchtliche Schwierigkeiten im Wege; endgültigen Aufschluß vermag nur das Experiment zu geben, und mit diesem wird anzustreben sein, daß einzelne Bestandteile aus der lebenden Zelle eliminiert oder in ihr außer Funktion gesetzt werden, damit einerseits der Unterschied im Verhalten der Zelle vor und nach dem experimentellen Eingriff geprüft und damit ferner ermittelt werden kann, ob sich durch geeignete Kombination äußerer Bedingungen der Einfluß bestimmter Zellenorgane auf den Haushalt der Zelle irgendwie ersetzen läßt. Diese Forderungen sind bereits vor langer Zeit von Klebs[1]) gestellt worden und sind auch jetzt nach wie vor ohne Einschränkung aufrecht zu erhalten. Die technischen Schwierigkeiten, die der Ausführung der Experimente sich in den Weg stellen, dürfen heute um so weniger abschrecken, als sie ja gerade in neuester Zeit vielfach glücklich überwunden worden sind: auf verschiedene Weise ist es gelungen, lebendige kernlose Zellen herzustellen, man hat durch verschiedenartige Methoden die Chromatophoren farbiger Organismen zur Rückbildung gebracht und sie somit physiologisch ausgeschaltet, und überraschend vor allem sind die Resultate, zu welchen auf zoologischem Gebiet die Bemühungen, die Wir-

1) Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Tübinger Untersuchungen. Bd. II, 2, pag. 489.

kung des Spermatozoons auf das Ei durch äußere Faktoren zu ersetzen, geführt haben. Gerade die Erfolge dieser Versuchsreihen ermutigen zu weiterer Forschung und lassen es keineswegs als aussichtslos erscheinen, nach denjenigen Bedingungen zu suchen, deren Kombination z. B. dem Zytoplasma den Zellkern, dem Zellkern oder den Chromatophoren das Zytoplasma u. s. f. ersetzen kann.

So wenig bisher die Beziehungen der Zellenorgane zu einander auf experimentellem Wege sichergestellt worden sind, so zahlreich sind die Vermutungen, die in zellenphysiologischen und zytologischen Abhandlungen über jene Beziehungen geäußert worden sind. Fast alle diese Vermutungen knüpfen daran an, daß bestimmte Prozesse im Zellenleben stets gleichzeitig oder in gesetzmäßigem Nacheinander ablaufen, oder daß bestimmte Organe ständig an derselben Stelle im Zellenleibe liegen, oder daß dem Auftreten irgend eines Zellenbestandteils das Verschwinden eines andern stets unmittelbar vorhergeht. Die Schlüsse, die aus diesen zeitlichen und räumlichen Beziehungen gezogen worden sind, mögen wohl oft recht einleuchtend klingen und manches Bestechende haben, können aber niemals völlig einwandfrei und beweiskräftig ausfallen; denn die vergleichend-anatomische Methode vermag für sich allein physiologische Probleme nicht zu lösen. Überdies sind bei jenen Schlußfolgerungen auch teleologische Gesichtspunkte vielfach beeinflussend im Spiele gewesen, und auch diese scheinen uns nicht das richtige Hilfsmittel zu sein, wenn es sich um die Ermittlung kausaler Beziehungen handelt.

Die vorliegenden Zeilen bringen keinen neuen, positiven Beitrag zur Lösung wichtiger zellenphysiologischer Probleme, sondern sollen nur kritisch auf Haberlandts Lehre von den „Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen“ [1]) eingehen. Eines der Ergebnisse seiner anregungsreichen Studien faßt Haberlandt folgendermaßen zusammen: „Der Kern befindet sich meist in größerer oder geringerer Nähe derjenigen Stelle, an welcher das Wachstum am lebhaftesten vor sich geht oder am längsten andauert; dies gilt sowohl für das Wachstum der ganzen Zelle als solcher, wie auch speziell für das Dicken- und Flächenwachstum der Zellenhaut.“ „Aus der Art seiner Lagerung“, sagt Haberlandt später, „ist zu schließen, daß der Kern beim Wachstum der Zelle, speziell beim Dicken- und Flächenwachstum der Zellhaut eine bestimmte Rolle spielt (a. a. O. pag. 98

---

1) Jena 1887, G. Fischer.

und 99)". In seinem Handbuch der „physiologischen Pflanzenanatomie" [1]) bespricht Verf. dieselben Beziehungen und gibt eine Reihe von Beispielen für sie: „So liegen z. B. in den jungen Epidermiszellen, deren Außenwände sich stärker verdicken als die Seiten- und Innenwände, die Zellkerne in der Regel den ersteren an . . . . An Frucht- und Samenschalen treten nicht selten Oberhäute mit innenseitig verdickten Wandungen auf. Hier sieht man, wie z. B. bei Carex und Scopolina, die Kerne den sich verdickenden inneren Wänden angelagert . . . . Auch bei lokalisiertem Flächenwachstum der Zellhaut ist in der Regel die Nähe des Kernes zu beobachten. So erfolgt z. B. die Anlegung eines Wurzelhaares von Pisum sativum u. a. stets durch Ausstülpung der über dem Zellkerne gelegenen Partie der Außenwand . . . . Dem ausgesprochenen Spitzenwachstum der Wurzelhaare entspricht es ferner, daß sich der Zellkern fast immer am Ende des Haares aufhält."

Ich werde im folgenden auf einige der von Haberlandt geschilderten Fälle eingehen.

I. Die Lage des Zellkerns in Wurzelhaaren, Rhizoiden und vergleichbaren Gebilden.

Die Wurzelhaare nehmen durch Spitzenwachstum an Länge zu: „Der Zellkern des Haares muß demnach, wenn zwischen Wachstum und Kernlagerung eine Beziehung herrscht, so lange das Haar noch wächst, in der Spitze desselben verweilen" [2]). Eine Reihe von Beispielen, die Haberlandt anführt, erläutert diesen Satz, und ich kann bestätigend nur hinzufügen, daß auch ich bei einer sehr großen Anzahl von Gefäßkryptogamen, Mono- und Dikotyledonen sowie bei den — auch von Haberlandt schon berücksichtigten — Marchantiaceen den leicht nachweisbaren Zellkern stets an der Spitze der Wurzelhaar- bezw. der Rhizoidzelle vorgefunden habe. Gleichwohl stellen nach meinem Dafürhalten alle von Haberlandt genannten Fälle samt allen ähnlichen nur einen Typus der Wurzelhaare dar; neben ihm existiert noch ein zweiter Typus, der gerade durch das Gegenteil gekennzeichnet wird: in den Wurzelhaarzellen liegt der Kern stets an der Basis.

Da Haberlandt diesen Typus nicht berücksichtigt hat, möchte ich durch die Schilderung einiger zugehöriger Fälle seine Mitteilungen über Wurzelhaare zu ergänzen versuchen.

1) Leipzig 1904, 3. Aufl., pag. 24, 25.
2) Haberlandt, Beziehungen, pag. 46.

Hydrocharis morsus ranae.

An Froschbißpflanzen findet man im Frühsommer neben relativ dünnen Wurzeln, deren Epidermis aus gleichartigen, langgestreckten Zellen besteht und keine Wurzelhaare produziert, meist auch stärkere, längere Wurzeln, die mit einer sehr stattlichen Kalyptra ausgestattet sind und eine überaus lange Wurzelhaarzone aufweisen; im Spätsommer tritt Verzweigung der Wurzeln ein, — die Nebenwurzeln fand ich alsdann zum Studium der Wurzelhaare sehr geeignet. An den behaarten Wurzeln ist die Haube schon mit bloßem Auge leicht zu erkennen, bei meinem Material fand ich sie zumeist 2—4 mm, zuweilen bis 2 cm lang. Unmittelbar hinter ihr fallen zwischen den lang gestreckten Epidermiszellen der Wurzel isodiametrische, sehr zytoplasmareiche Zellen auf, die meist schon unmittelbar hinter der Haube sich papillös vorwölben und zu Wurzelhaaren auswachsen. Wir wollen die plasmareichen Zellen, welche zu Haaren auszuwachsen bestimmt sind, als Wurzelhaarinitialen bezeichnen. Fig. 1 veranschaulicht ein Stück der Wurzelepidermis von Hydrocharis morsus ranae nebst einigen der anliegenden Rindenzellen (Längsschnitt durch eine Wurzel): rechts liegt ein ganz junges Wurzelhaar, links ein größeres, aber keineswegs schon ausgewachsenes Haar. Etwa 20 cm und mehr von der Wurzelspitze entfernt findet man im Frühsommer oft Haare von 1 cm Länge. Die Entstehung der Wurzelhaare schreitet natürlich in akropetaler Folge vor, aber nicht streng insofern, als außerordentlich zahlreiche Haare noch als kleine Papillen zwischen solchen von bereits stattlicher Länge anzutreffen sind, — auch unsere Figur zeigt zwei recht ungleiche Nachbarn.

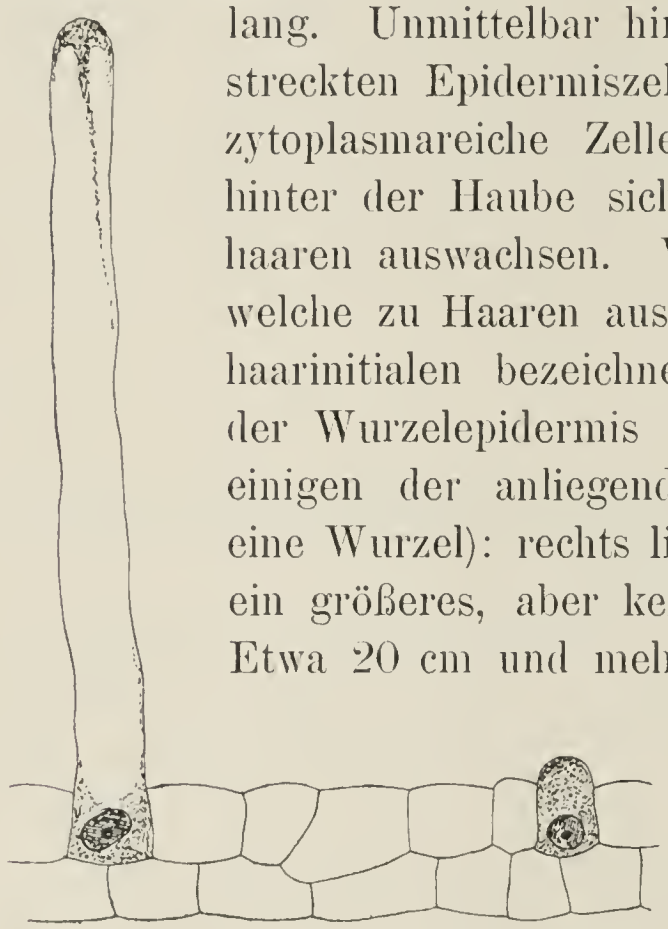


Fig. 1. Wurzelhaare von Hydrocharis morsus ranae. Rechts ganz junges Haar, links ein größeres.

In allen lebendigen Haaren finden sich an der Spitze ein kräftiger Zytoplasmapfropf und zahlreiche Plasmafäden. In kleinen jungen Haaren verbindet den apikalen Plasmapfropf ein axiler Plasmafaden mit der an der Basis liegenden Zytoplasmamasse; in ihm strömt das Plasma in basipetaler Richtung (Springbrunnenbewegung). Im späteren Stadium läßt sich der axile Faden meist nicht mehr bis zur Basis verfolgen (vergl. Fig. 1 links) und schwindet noch später völlig. Der Nachweis des Kerns hat zuweilen seine Schwierigkeit, da er stets in reichlichen Zytoplasmamassen verborgen liegt. An jodgefärbten Präparaten macht

er sich aber durch das starke Lichtbrechungsvermögen seines großen Nukleolus meist kenntlich. Der Kern liegt in den Wurzelhaaren von Hydrocharis — nach meinen Beobachtungen ausnahmslos: während aller Entwicklungsstadien des Haares und zu allen Jahreszeiten — an der Basis, d. h. in dem Teil, der nach Lage und Volumen annähernd der Wurzelhaarinitiale entspricht. Sein Durchmesser beträgt etwa 0,04 mm, der des Nukleolus etwa 12 μ; annähernd dasselbe Volumen hat der Zellkern bereits in den jüngsten Stadien der Wurzelhaarentwicklung: sein Durchmesser beträgt schon in den Initialen das Doppelte des Durchmessers der gewöhnlichen Epidermiszellkerne.

Wie die Figur erkennen läßt, ist die Breite des untersten, der Initiale entsprechenden Teiles des Haares ungefähr die gleiche, wie die des Schlauches selbst; die Wand des Haares ist ziemlich stark.

Trianea bogotensis.

An den Wurzelhaaren von Trianea bogotensis sind die uns interessierenden Verhältnisse leicht zu übersehen. Die Haube mißt an gut wachsenden Wurzeln etwa 2 mm Länge. Unter ihren obersten, ältesten, sich abschilfernden Teilen fallen in der Wurzelepidermis sehr plasmareiche, kleine, isodiametrische Zellen auf, die oft schon unmittelbar über der Wurzelhaube eine bescheidene papillöse Streckung aufweisen; allmählich wachsen sie zu langen, dicken, plasmareichen Wurzelhaaren heran.

Die Zellen der Wurzelepidermis zeigen Längsreihenordnung; die „Wurzelhaarinitialen“, welche zwischen die langgestreckten gewöhnlichen Epidermiszellen eingeschaltet sind, erinnern einigermaßen an die Spaltöffnungsmutterzellen in der Epidermis oberirdischer Pflanzenteile; sie sind bei Trianea insofern unregelmäßig über die Oberfläche der Wurzel verteilt, als eine wechselnde Zahl von gewöhnlichen Epidermiszellen — zwei bis sechs, selten mehr — zwischen je zwei Wurzelhaarinitialen eingeschaltet sind. Die Zone der Wurzel, welche mit wachsenden Haaren ausgestattet ist, kann ziemlich lang sein: papillöse Vorstülpungen, die durch die Dicke ihrer Außenwand die nebenliegenden Epidermiszellen weit übertreffen, finden sich unmittelbar hinter der Wurzelhaube, junge Wurzelhaare, die etwa doppelt so lang wie breit sind, aber erst in 2 bis 3 oder noch mehr Zentimeter Abstand von der Wurzelspitze.

Was die Lage des Zellkerns in den Wurzelhaarzellen betrifft, so sehen wir ihn in den zum Wachstum sich anschickenden Initialen von dichtem Zytoplasma umgeben, stets der Innenwand oder einer der

Seitenwände anliegen; wie Fig. 2 veranschaulicht, liegen dagegen in den benachbarten gewöhnlichen Epidermiszellen die sehr viel kleineren Zellkerne — wenn nicht ausnahmslos, so doch vorzugsweise — den Außenwänden an. In halb oder völlig ausgewachsenen Haaren liegt der Kern stets an der Basis, die sich meist ein wenig in die Rindenschicht vorwölbt; der Kern ist in der Basis des Zellschlauches fast stets der Innenwand angelagert. Er ist groß, besitzt einen umfänglichen Nukleolus und ist meist schon im lebenden Zustand, mindestens nach Jodzusatz leicht erkennbar. Die basale Lagerung des Zellkerns stellt eine Regel dar, von der ich trotz eifriger Bemühungen keine Ausnahme habe konstatieren können.

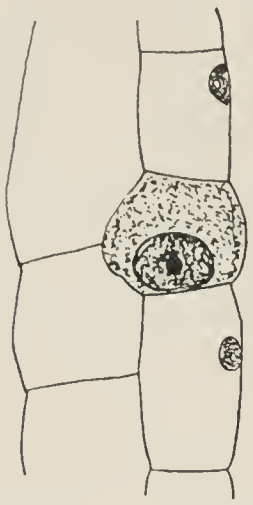


Fig. 2. Die drei mit Kernen ausgestatteten Zellen gehören der Epidermis einer Wurzel von Trianea bogotensis an (Längsschnitt durch die Wurzel).

Auch bei Trianea findet sich an der Spitze des Wurzelhaares eine reichliche Zytoplasmaanhäufung.

Potamogeton lucens.

Meine Untersuchungen habe ich an dem Material des Hallenser botanischen Gartens angestellt: an Stecklingen von Potamogeton lucens bilden sich zuweilen fadenförmige, mehrere Zentimeter lange Wurzeln, deren Wurzelhaare aus auffallend gestalteten Initialen hervorgehen. Unmittelbar hinter der kurzen Haube und schon unter dieser sind trichter- oder kegelstumpfähnliche Zellen bemerkbar, die mit dem schmalen Teil nach außen, mit dem breiten nach innen gewandt sind. In der Flächenansicht zeigt die Wurzelhaut bei hoher Einstellung ein ähnliches Bild wie die von Trianea: schmale, langgestreckte Epidermiszellen, zwischen welche hie und da rundlich-viereckige, isodiametrische Initialen eingeschaltet sind (vergl. Fig. 3 *a*); bei tieferer Einstellung sieht man leicht, daß die Initialen sich nach innen verbreitern; ihr innerer unterer Teil ist parallel zur Längsachse der Wurzel gestreckt. Sie sind sehr plasmareich und schon deswegen auch am lebenden Objekt leicht erkennbar. Gewöhnlich liegen zwei oder drei langgestreckte Epidermiszellen zwischen je zwei Initialen.

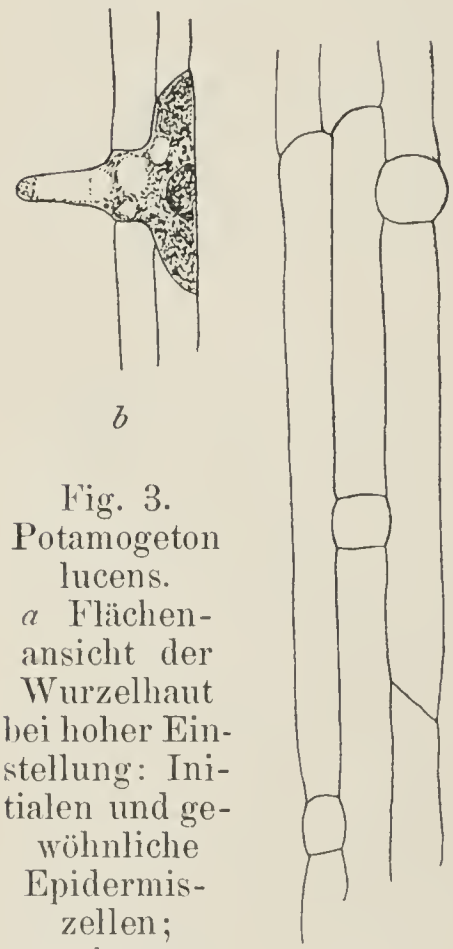


Fig. 3. Potamogeton lucens. *a* Flächenansicht der Wurzelhaut bei hoher Einstellung: Initialen und gewöhnliche Epidermiszellen; *b* junges Wurzelhaar mit eingesenkter Basis.

Das Auswachsen der Initialen zu Wurzelhaaren ist in Fig. 3*b* dargestellt. Die Haare sind im Vergleich zu Trianea und Hydrocharis recht schlank. Das geübte Auge erkennt den Zellkern meist schon am lebenden Material hie und da in den Initialen, wenn ihr Zytoplasmagehalt nicht allzu reichlich ist: er liegt an der Basis des jungen Haares — fast stets an der Innenwand. Bei älteren Haaren ist sein Nachweis schwieriger; es bedarf recht dünner Schnitte, Jodfärbung ist zu empfehlen. Selbst bei alten Wurzelhaaren sind die Zellbasen sehr reich an Zytoplasma; auch in ihnen aber liegt der Zellkern ausnahmslos in der Basis. Meine Bemühungen, Ausnahmen von der Regel zu finden, waren erfolglos. — Zytoplasma ist nicht nur an der wachsenden Spitze der Haare angehäuft, sondern füllt auch tiefer noch meniskenartig den Wurzelhaarschlauch.



Fig. 4. Basis eines Wurzelhaares von Stratiotes aloides (Querschnitt durch die Wurzel). In den anliegenden Parenchymzellen sind fast überall die Zellkerne sichtbar.

Stratiotes aloides.

Nach meinen Beobachtungen an den Exemplaren des Hallenser botanischen Gartens zu schließen ist Stratiotes kein starker Wurzelhaarbildner: manche Wurzeln fand ich völlig kahl, andere nur schwach behaart; an diesen sind die einzelnen Wurzelhaare durch große Abstände von einander getrennt, aber bei ihrer Länge (ca. 2 mm) und ihrer beträchtlichen Dicke leicht wahrzunehmen und zu präparieren. Sie gehen aus verstreut liegenden Initialen hervor, die sich in der Flächenansicht von den benachbarten gewöhnlichen Epidermiszellen kaum nennenswert unterscheiden. Bei der Durchsicht von Querschnittspräparaten erkennt man (vergl. Fig. 4), daß die Basis der Wurzelhaare ziemlich tief eingesenkt ist und mindestens noch die erste Rindenschicht durchsetzt; die Breite und Lumenweite der Wurzelhaarbasis ist aber ungefähr gleich der des freien Schlauchteiles; im Niveau der Epidermisaußenwände ist das Lumen des Haares oft merklich eingeengt (vergl. Fig. 4).

Der Gehalt der Haarzelle an Zytoplasma ist reichlich; an der Spitze, die oft leichte Deformationen aufweist, befindet sich die übliche Zytoplasmaanhäufung. Der Kern liegt stets an der Basis, — nach Ausnahmen habe ich vergeblich gefahndet. Er ist sehr voluminös und mit einem ansehnlichen Nukleolus ausgestattet (Durchmesser des Kerns

0,06 mm, Durchmesser des Zellenlumens ca. 0,12 mm). Die schon bekannten Wandverdickungen des Stratioteswurzelhaares habe ich in der auf Fig. 4 dargestellten Form wiedergefunden: die Zäpfchen stehen an der Basis des Haares, unmittelbar unter dem Zellkern — einzeln oder in zarten Büscheln.

Die Wand des Wurzelhaares ist ziemlich stark.

Vallisneria spiralis.

Die Vallisnerien bilden zahlreiche Wurzeln, die zumal bei den noch frei an den Stolonen im Wasser schwebenden jungen Pflänzchen sich leicht auf Wurzelhaare prüfen lassen. An allen Wurzeln fand ich Wurzelhaarinitialen, die von den gewöhnlichen Epidermiszellen sich durch geringere Größe und den voluminösen Kern auszeichnen; niemals sah ich die Initialen ins Rindengewebe eingesenkt. Diejenigen Wurzeln, an welchen die Initialen nach Berührung mit dem Erdreich zu Haaren auswachsen, fand ich in nächster Nähe der Wurzelhaube meist reich mit solchen besetzt. Die Haare sind englumig; es ist von der breiten Initialenaußenwand bei ihrem Entstehen nur eine kleine Zone beteiligt, die am apikalen Ende der Zelle liegt.

Der Zellkern liegt stets an der Basis des Haares; Ausnahmen konnte ich nicht auffinden. Er mißt ca. 0,02 mm — ungefähr ebensoviel, wie der Durchmesser des Haares beträgt. Der Kern bleibt, wenn nicht immer, so doch vorzugsweise der Innenwand angelagert, während in den langen gewöhnlichen Epidermiszellen der Kern sehr oft der Außenwand anliegt.

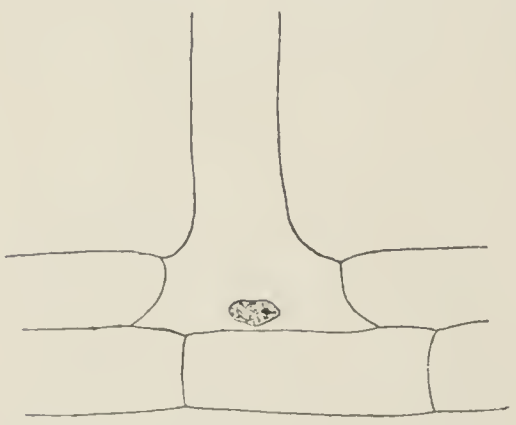


Fig. 5. Wurzelhaarbasis von Hydrilla verticillata.

Elodea densa, E. canadensis, Hydrilla verticillata.

Elodeawurzeln beobachtete ich an Hallenser und Münchener Material und fand namentlich an letzterem reichlich Wurzelhaare. Die Entstehung der Haare entspricht im wesentlichen dem, was bei den früher besprochenen Gewächsen hervorzuheben war. Auch hinsichtlich des Zellkerns verhält sich Elodea (E. densa und E. canadensis) offenbar ähnlich. Da mir jedoch wachsende Wurzelhaare nicht in genügender Anzahl vorgelegen haben, will ich diese Befunde nur beiläufig verzeichnen.

Für die von mir untersuchte Hydrilla verticillata, welche systematisch der Elodea nahe steht, ist es zweifellos, daß ihre Wurzelhaare

hinsichtlich ihrer Kernverhältnisse in den hier geschilderten Typus einzureihen sind: der Kern liegt stets an der Basis. Von Interesse ist, daß die Basis des Wurzelhaares zuweilen zwischen die Wurzelrindenzellen eingekeilt ist, so daß alsdann ihre Längsschnittbilder an Fig. 3 *b* erinnern, während andere Haarbasen an der nämlichen Wurzel nicht die geringste Einsenkung erkennen lassen.

Zostera marina.

Während eines kurzen Aufenthalts an der Biologischen Station zu Helgoland prüfte ich Zostera marina auf ihre Wurzelhaare. An den Wurzeln finden sich eine große Menge von Haaren, Initialen sind schon in nächster Nähe der Wurzelspitze als isodiametrische Zellen von trapezähnlichen Umrißformen (vergl. Fig. 6) zu erkennen; später wachsen die Initialen stark in die Länge und werden dadurch den andern Epidermiszellen ähnlich; von ihnen bleiben sie unterschieden durch ihren reichlichen Gehalt an Zytoplasma; nach Jodzusatz färben sie sich dunkelbraun. — Das Haar wächst an einer eng umschriebenen Stelle aus (Fig. 6 *b*): der Zellkern bleibt dabei an der Basis liegen. Das einzelne Haar läßt einen starkwandigen Schaft und eine zartere Spitze unterscheiden; große Haare zeigen entweder durchweg den gleichen bescheidenen Durchmesser (Fig. 6 *a* rechts) — oder auf den unteren schlanken, derbwandigen Teil folgt ein sackartig erweiterter oberer, dessen Membran merklich zarter ist (Fig. 6 *a* links).

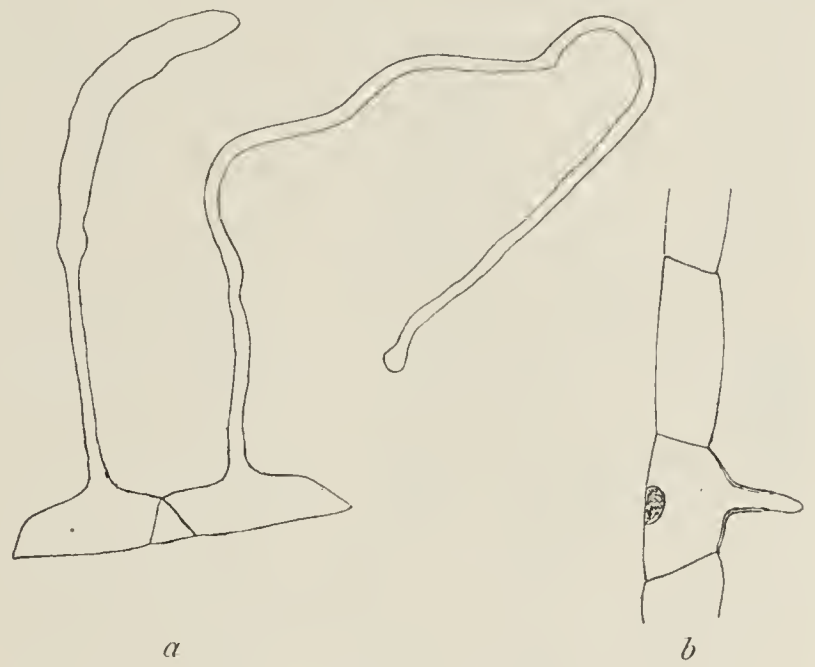


Fig. 6. Wurzelhaare von Zostera marina. *a* Zwei ausgewachsene Haare von verschiedener Form; *b* junges Haar.

Der Kern ist schlecht nachweisbar — auch bei Jodzusatz. So viel ist sicher, daß zum mindesten sehr oft der Kern an der Basis liegen bleibt — auch in Wurzelhaaren, deren Wachstum bereits erheblich weiter vorgeschritten ist, als bei dem in Fig. 6 *b* gezeichneten. Niemals konnte ich mit Sicherheit einen spitzenständigen Kern nachweisen; andererseits darf ich nicht verschweigen, daß ich in großen Haaren den Zellkern überhaupt nicht zu Gesicht bekam.

Allgemeines.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß es nicht an Pflanzen fehlt, in deren Wurzelhaaren der Zellkern — nicht ausnahmsweise, sondern — ständig an der Basis liegt in denkbar größtem Abstand von der wachsenden Spitze des Haares. Es handelt sich dabei um Haare, die eine ansehnliche Länge erreichen, und bei deren Ausbildung eine beträchtliche Menge von Membransubstanz gebildet wird; denn die Wurzelhaare von Hydrocharis, Stratiotes u. a. sind sehr derbwandige Gebilde. Wenn bei ihnen keine örtlichen Beziehungen zwischen Zellkern und wachsender Spitze erkennbar sind, und wenn trotz des Fehlens dieser Beziehungen das Wachstum so ergiebig erfolgt, so werden wir uns der Frage nicht verschließen können, ob denn in jenen Fällen, in welchen der Kern tatsächlich stets an der wachsenden Stelle liegt und diese beim fortschreitenden Spitzenwachstum des Haarschlauches geradezu begleitet, der Zellkern die Bedeutung für das Wachstum hat, die nach Haberlandt ihm zukommt, — oder ob die gesetzmäßige Lage des Zellkerns an der Spitze in jenen Fällen nicht vielleicht nur eine durch uns unbekannte Faktoren bedingte, für das Wachstum selbst aber belanglose Erscheinung ist, und ob diese nicht vielleicht ebensogut eine Folge des Wachstums sein könnte, wie man in ihr eine Voraussetzung zum Wachstum gesehen hat. Gegen die Annahme freilich, daß in den Fällen, in welchen der Zellkern tatsächlich an der wachsenden Spitze liegt, er durch seine Nähe das Wachstum fördere oder vielleicht gar unentbehrlich sei, daß er bei den Vertretern des andern Typus dagegen auch auf große Entfernungen — bis auf 1 cm (Hydrocharis) — seinen Einfluß geltend machen könne. — gegen diese Annahme läßt sich nichts Entscheidendes ins Feld führen, so lange es nicht durch experimentelle Eingriffe an Vertretern des ersten „Typus“ mit spitzenständigem Zellenkerne gelungen ist, den Kern von der wachsenden Spitze fern zu halten und an die Basis zu bannen und gleichwohl den normalen Fortgang des Wachstums zu beobachten. Ich komme auf diese Frage sogleich noch einmal zurück, möchte aber zunächst über die von mir geschilderten Wurzelhaare der Wasserpflanzen bemerken, daß das Zurückbleiben des Kerns in ihnen keineswegs etwa durch einfache anatomische Eigentümlichkeiten bedingt ist. Bei Wurzelhaaren wie den von Zostera oder Potamogeton könnte man auf die Vermutung kommen, daß der Enge des Schlauchlumens wegen der Zellkern zwangsweise an der Basis bleiben müsse. Für die leichte Deformierbarkeit der Zellkerne, die auch durch die engsten Passagen zu schlüpfen vermögen, liegen

Beispiele genug vor; andererseits zeigen die Wurzelhaare von Hydrocharis u. a. deutlich genug, daß die Faktoren, welche den Zellkern an der Basis zurückhalten, anderer Art sein müssen.

Wenn es Wurzelhaare gibt, in welchen der Kern ständig an der Spitze liegt, und solche, in welchen er stets an der Basis liegt, so liegt die Annahme nahe, daß bei einer dritten Gruppe von Fällen der Kern überhaupt keinen bestimmten Platz im Lumen des Wurzelhaares haben und bald hier, bald dort in ihm liegen könnte. Fälle dieser Art habe ich bei der Untersuchung zahlreicher erdbewohnender Monokotyledonen gefunden. Fig. 7 zeigt Wurzelhaare von einer Amaryllis sp.; es liegen unausgewachsene, plasmareiche Haare vor, in welchen der Zellkern ungefähr in der Mitte des Zellschlauches liegt; in andern Haaren erscheint der Zellkern nach der Basis oder nach der Spitze mehr oder weniger weit verschoben. Von Interesse sind die Wurzelhaare der Vandaluftwurzeln. Läßt man diese in Wasser wachsen, so produzieren sie bekanntlich einen dichten Belag von Wurzelhaaren — schon Prillieux führte derartige Experimente aus[1]). In den Epidermiszellen, welche noch nicht zu Haaren ausgewachsen sind, liegt der Kern so gut wie ausnahmslos der Innenwand der Zelle an; diese Lage wird von ihm auch beibehalten, wenn als kurze Papille das Wurzelhaar entsteht. Dieses ist fast in seinem ganzen Verlauf, namentlich aber an der Spitze sehr reich an Zytoplasma; ähnlich wie bei jungen Wurzelhaaren von Hydrocharis steht die apikale Plasmaanhäufung zunächst durch einen sehr kräftigen axilen Plasmastrang mit dem an der Zellenbasis liegenden Zytoplasma in Verbindung. In späteren Stadien der Entwicklung, wenn das Wurzelhaar etwa 0,12—0,15 mm lang geworden ist, rückt der Kern in akropetaler Richtung vor; wir finden dann in den Haarschläuchen voluminöse Kerne von kugliger oder wurstartiger Gestalt, die zuweilen unregelmäßig gelappt sind. Ihre Lage in der Wurzelhaarzelle ist sehr wechselnd. Sehr selten liegt der Kern unmittelbar an der Spitze, am häufigsten in der Mitte oder in der unteren Hälfte des Haares, zuweilen bleibt er dauernd

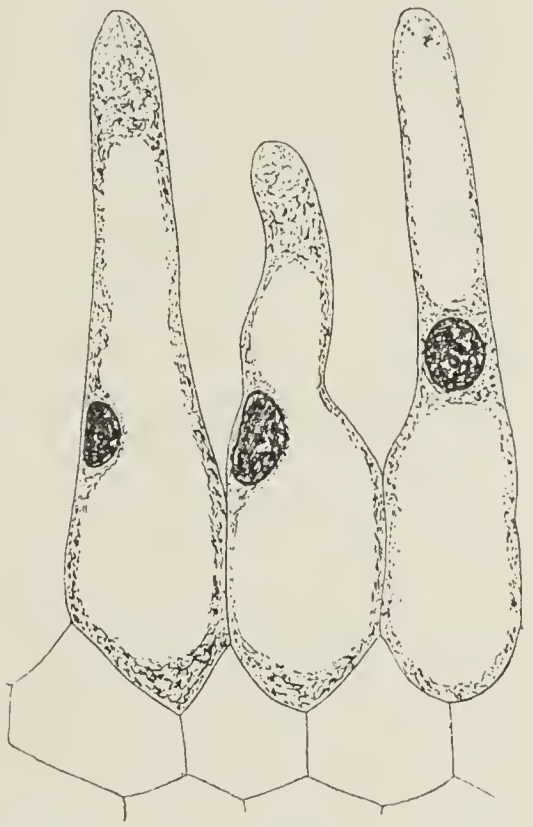


Fig. 7. Wurzelhaare einer Amaryllis sp.

1) Bull. Soc. Bot., 1879.

in der Basis des Haares liegen — entweder an der Innenwand, oder an der Ansatzstelle des relativ schmalen Wurzelhaares an dem breiten Körper der Epidermiszelle. — Die Form der Wurzelhaare ist insofern unregelmäßig, als sie oft Einschnürungen und Erweiterungen aufweisen; es bestehen jedoch zwischen diesen und den Zellkernen keinerlei örtliche Beziehungen. Ausgewachsene Haare verlieren frühzeitig ihren lebendigen Inhalt; die Form der Haarzellen bleibt gleichwohl erhalten, da ihre Membranen ziemlich steif und widerstandsfähig sind.

Die wechselnde Lage der Kerne in der Wurzelhaarzelle läßt sich bei Vandawurzeln am besten demonstrieren. Die Zahl der Objekte, welche prinzipiell jenen gleichen, dürfte übrigens nicht gering sein. Ich verweise noch auf die Luftwurzeln von Philodendron Andreanum (hort.), die sich schon ohne Benetzung, soweit meine Erfahrungen reichen, beim Aufenthalt in der feuchten Gewächshausluft mit einem dichten Filz von Wurzelhaaren bedecken. Ausgewachsene Wurzelhaare von Philodendron Andreanum messen ungefähr 0,80 mm Länge. Der Zellkern liegt in ihnen niemals — oder doch nur in seltenen Ausnahmefällen — an der Spitze, sondern in der Mitte des Haarschlauches oder in seiner unteren Hälfte. In ganz jungen Haaren dagegen liegt er sehr oft an der Spitze, rückt aber beim weiteren Wachstum des Haares nicht entsprechend weiter; bei halb erwachsenen Haaren trifft man alle möglichen Lagerungsverhältnisse. An der Spitze des Haares finden sich zuweilen Auftreibungen, die mit dem Zellkern in keinerlei örtlichen Beziehungen stehen.

Ich glaube, daß Wurzeln der letzten Art gestatten werden, wichtige Experimente anzustellen. Das mir zur Verfügung stehende Material reichte dazu leider durchaus nicht aus. Die wechselnde Lage des Zellkerns innerhalb der Wurzelhaarzellen führt zu der Vermutung, daß äußere Faktoren sehr wohl imstande sind, wenigstens bei manchen Objekten, die Lage des Zellkerns zu beeinflussen. Vielleicht wird es an Vanda oder bei ähnlichen Gewächsen gelingen, durch bestimmte Bedingungen den Zellkern ständig an die Spitze, durch andere Bedingungen stets an die Basis zu führen. Ich selbst stellte mit Keimlingen und namentlich mit Brutknospen von Marchantia, deren Wurzelhaare und Rhizoiden zu unserem „ersten Typus“ gehören, zahlreiche Versuche an und bemühte mich, durch allerhand Kombinationen der äußeren Bedingungen (verschiedenartige chemische Zusammensetzung des Substrats, verschieden hoher osmotischer Druck der Nährlösung, verschiedene Grade der Viskosität in dieser, Temperatur, Licht etc.) den Zellkern zum Verlassen der wachsenden Haarspitze zu veranlassen. Da

aber die Versuche bisher erfolglos blieben, verzichte ich auf ihre nähere Schilderung.

Schließlich wäre noch zu untersuchen, ob vielleicht auch unter den oberirdischen Haargebilden sich Ausnahmen von der Haberlandt-schen Regel finden. Trotz eifriger Bemühungen habe ich keine oberirdische, durch Spitzenwachstum ausgezeichnete Haarform finden können, die so wie die angeführten Wurzelhaare durch basale Lagerung der Zellkerne gekennzeichnet wäre. Ich untersuchte zahlreiche einzellige, schlauch- und keulenförmige Blütenhaare, die meist sehr voluminöse Kerne in sich bergen: diese liegen meist in geringem Abstand von der Spitze oder auch in der Mitte des Zellenschlauches, seltener in der unteren Hälfte. Am tiefsten gelagert fand ich den Kern in den Blütenhaaren der Violaarten, die auch Haberlandt bereits geschildert hat. „In der Rinne des unteren Kronenblattes von Viola tricolor treten lange, eigentümliche Haare auf, welche in ihrem oberen Teile mit zahlreichen unregelmäßigen Auftreibungen versehen sind . . . Der Zellkern liegt ungefähr in der Mitte des knorrigen Teiles des Haares“ (Beziehungen, pag. 67). Bei den knorrig geformten Haaren von Viola calcarea sah ich den Zellkern stets weit unter der Mitte liegen (an der Grenze des untersten und vorletzten Fünftels und noch tiefer).

2. Die Lage des Zellkerns in den Zellen des Spaltöffnungsapparates.

„Bereits Hanstein[1]) hat angegeben, daß in den Spaltöffnungszellen die Kerne „vielleicht ausnahmslos unmittelbar neben dem Spalt“ liegen. In der Tat sah ich bei allen untersuchten Pflanzen in den noch in Entwicklung begriffenen Schließzellen die Kerne den Bauchwänden anliegen und zwar von den Zellenden beiderseits gleichweit entfernt. Wenn wir uns vor Augen halten, daß die charakteristischen, oft ziemlich kompliziert gebauten Verdickungsleisten der Schließzellenwände an den Bauchseiten auftreten, so erscheint die Lage des Kerns in den Schließzellen als eine Bestätigung des in dieser Arbeit verfochtenen Grundgedankens.“ Außer den Schließzellen prüft Haberlandt, dessen oben zitiertem Werk wir die angeführten Sätze entnehmen (Beziehungen, pag. 27), auch die Nebenzellen auf die Lage ihrer Zellkerne und schildert ausführlich seine Befunde an verschiedenen Tradescantiaarten. „Die vier Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates, von denen zwei an den Enden, zwei an den Flanken desselben liegen, entstehen bekanntlich

1) Botanische Abhandlungen, herausgeg. von Hanstein, Bd. IV, 1880, H. 2, pag. 34.

durch entsprechende Teilungen der an die Mutterzelle der Spaltöffnung angrenzenden Epidermiszellen. Während der weiteren Entwicklung des Apparates liegen nun die Kerne der seitlichen Nebenzellen gewöhnlich den Rückenwänden der Schließzellen an, während die Kerne der an die Enden der Spaltöffnung grenzenden Nebenzellen zumeist den Enden der Schließzellen angeschmiegt sind . . . Was diese auffallende Kernlagerung zu bedeuten hat, ist mir ganz rätselhaft geblieben. Daß alle vier Kerne bei der Entwicklung des Spaltöffnungsapparates irgend etwas zu tun haben, ist jedenfalls wahrscheinlich und scheint mir auch daraus hervorzugehen, daß nach vollendeter Ausbildung der Spaltöffnung die betreffenden Kerne die unmittelbare Nähe der Schließzellen wieder verlassen. Die Kerne der seitlichen Nebenzellen wandern gewöhnlich auf die den Rückenwänden gegenüberliegenden Seitenwände hinüber; die Kerne der beiden anderen Nebenzellen zeigen keine bestimmte Lagerung und bleiben nicht selten auch auf ihren anfänglich innegehabten Plätzen.“ — „Wenn in diesen sowie in anderen Fällen, in welchen die Kerne der Nachbarzellen des Spaltöffnungsapparates während dessen Entwicklung demselben anliegen, diese Kerne tatsächlich bei der Ausgestaltung der Schließzellen eine bestimmte Rolle zu spielen hätten, so läge hier eine Tatsache von prinzipieller Wichtigkeit vor: das Übergreifen der Kerntätigkeit einer bestimmten Zelle auf das Gebiet einer anderen, gleichfalls kernführenden Zelle, welche hierdurch in ihrer Entwicklung irgendwie beeinflußt würde.“

Ich habe nicht nur die von Haberlandt ausführlich behandelten Commelinaceen, sondern auch Gattungen aus den verschiedensten anderen Familien auf ihre Schließzellen und die Lage der Kerne im Spaltöffnungsapparat geprüft und bin dabei zu der Meinung gekommen, daß kein zwingender Grund zu der Annahme, die Kerne der Nebenzellen hätten mit der Ausbildung der Schließzellen etwas zu tun, vorliegt; wenigstens kann ich mich nicht dazu entschließen, die Lage des Kerns in den Nebenzellen als einen Ausdruck dieses Einflusses zu betrachten. Ich will im folgenden einige der von mir untersuchten Spaltöffnungsapparate kurz schildern.

Die Erscheinung, daß in dem das Stoma umgebenden Schließzellenpaar die Zellkerne auf der dem Stoma zugewandten Seite der Zelle liegen, ist außerordentlich verbreitet, und eine ähnliche wiederholt sich sehr oft bei denjenigen Fällen, in welchen die Spaltöffnungen von mehr als zwei, z. B. von je drei Nebenzellen umgeben sind und auf jede von diesen noch dazu sehr ungleiche Anteile der Peripherie des Spaltöffnungszellenpaares entfallen. Bei den Spaltöffnungsgruppen der

Begonien (vergl. Fig. 8) wird im allgemeinen jede Spaltöffnung von drei sehr ungleich großen Nebenzellen umgeben: nur ganz ausnahms-

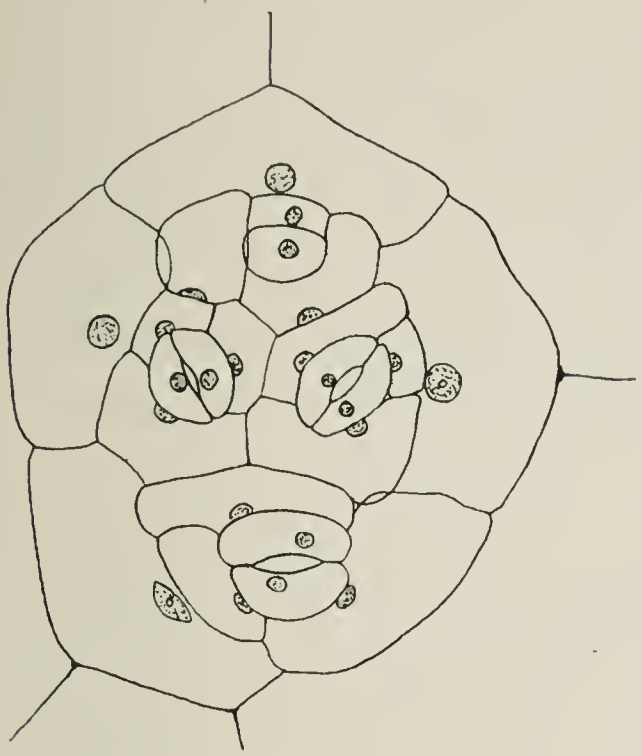


Fig. 8. Schließzellengruppe von Begonia boliviensis.



Fig. 9. Spaltöffnung nebst Nebenzellen von Tradescantia pilosa.

weise liegt einmal in einer der Nebenzellen der Zellkern nicht den Spaltöffnungszellen an.

Ferner: nicht nur in den Zellen, welche unmittelbar die Schließzellen begrenzen, sondern auch in weiter von diesen entfernten Epi-

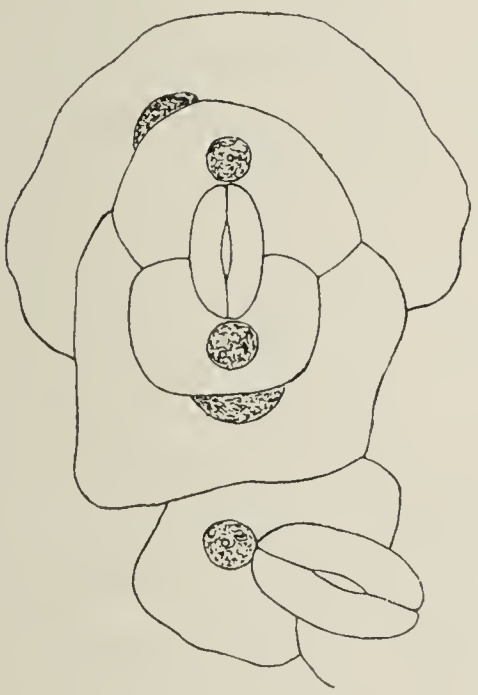


Fig. 10. Schließzellen und Nebenzellen von Acanthus longifolius.

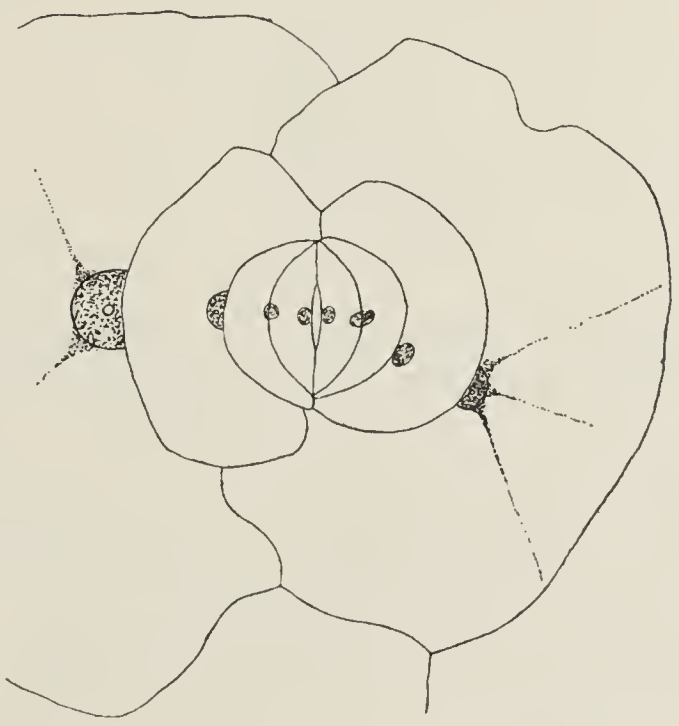


Fig. 11. Schließzellen von Portulacca herbacea.

dermiszellen ist der Zellkern vielfach so orientiert, daß er den Schließzellen möglichst genähert erscheint. Fig. 9 zeigt den Schließzellen-

apparat von Tradescantia pilosa: nicht weniger als acht Zellen rings um das Stoma herum zeigen dieselbe Orientierung des Zellkerns. Dieselben Verhältnisse wiederholen sich auch bei anderen Spaltöffnungstypen, z. B. bei Acanthus (vergl. Fig. 10) oder bei den halbmondförmig umfassenden Nebenzellen von Portulacca (vergl. Fig. 11). Bei letzteren interessiert neben der Lage des Zellkernes auch seine wechselnde Größe: je größer die Entfernung der Nebenzellen vom Stoma, um so größer der Umfang der Zelle und des Zellenkerns. Ferner verweisen wir noch einmal auf Fig. 8: Auch die in dem Zellenkranz rings um die Spaltöffnungsgruppe liegenden Zellkerne sind nach innen, d. h. nach dem Stoma zu orientiert.

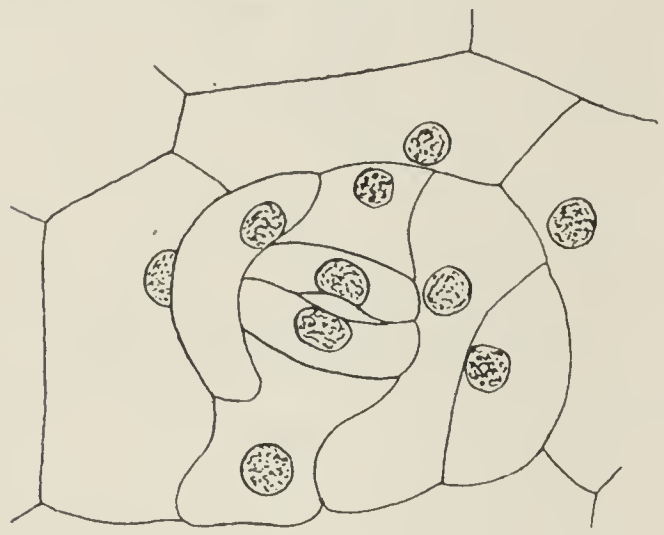


Fig. 12 *a*.



Fig. 12 *b*.

Fig. 12. Schließzellen von Tradescantia pilosa. *a* Spaltöffnung mit vier Nebenzellen; *b* Spaltöffnung mit zwei Nebenzellen.

Das entgegengesetzte Verhalten wie bei den angeführten Spaltöffnungsapparaten findet sich bei einer zweiten Gruppe von Fällen, in welchen wir die Zellkerne der Nebenzellen oder der dem Stoma benachbarten Epidermiszellen nicht die Nähe der Schließzellen aufsuchen sehen, oder in welchen nur manche der Nachbarzellen den Kern nach dem Stoma hin orientiert zeigen. Als erstes Beispiel nenne ich die gleichsam deformierten Spaltöffnungsapparate, die sich an den untersten Teilen der Blätter von Tradescantia pilosa häufig finden. Man vergleiche Fig. 12 *a*: die beiden Nebenzellen, welche an der Breitseite der Spaltöffnung liegen, haben eine ungewöhnliche, unregelmäßige Form, ihre Zellenkerne liegen nicht den Schließzellenwänden an [1]). Fig. 12 *b* ferner zeigt ein Schließzellenpaar von der Stengeloberfläche derselben Pflanze: nur an den

1) Um mich zu überzeugen, daß die abnormale Lagerung der Zellkerne nicht erst bei der Präparation entstanden war, fertigte ich außer dünnen Flächenschnitten noch sehr dicke an, die gerade noch die Lagerung der Zellkerne wahrzunehmen gestatteten. Auch in ihnen fand ich die durch Fig. 12 veranschaulichten Verhältnisse wieder.

Längsseiten der Spaltöffnungszellen liegen hier zwei Nebenzellen, deren Kerne wie üblich den Schließzellenwänden genähert sind; an den Schmalseiten der Schließzellen grenzen die langgestreckten Epidermiszellen an, — die Kerne der letzteren liegen in beträchtlichem Abstand von den Schließzellen, ungefähr in der Mitte der Zellen. Ferner beobachtete ich ebenfalls an Tradescantia pilosa Fälle, die sich von dem soeben besprochenen nur dadurch unterscheiden, daß die eine der beiden Nebenzellen durch eine zur Richtung des Spaltes senkrecht stehende Wand gefächert worden war: in den dadurch entstandenen beiden Schwesterzellen lag der Kern nicht an der Schließzellenwand, in der gegenüberliegenden Nebenzelle, die ungeteilt geblieben war, nahm der Kern den üblichen Platz an der Schließzellenwand ein. In diesen und ähnlichen Fällen — ich verweile absichtlich bei den bei Tradescantia beobachteten Modifikationen so lange — wird meines Erachtens schon von der Natur der experimentelle Nachweis dafür erbracht, daß die Entwicklung der Schließzellen auch dann ihren normalen Verlauf nimmt, wenn die Lage der Kerne in der Nachbarschaft der Spaltöffnung von der gewöhnlichen abweicht.

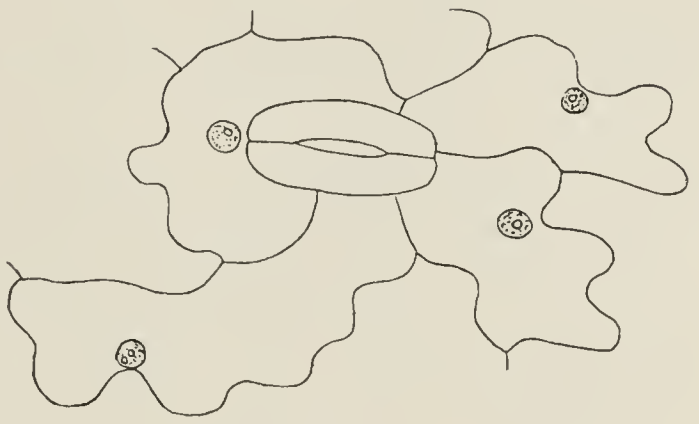


Fig. 13. Schließzellen von Scolopendrium vulgare.

Die nächste Figur (13) macht insofern mit neuen Verhältnissen bekannt, als bei den Schließzellen von Scolopendrium vulgare mehr als zwei Nachbarzellen in wechselnder Zahl und unregelmäßiger Gruppierung die Spaltöffnung umfassen. In dem abgebildeten Spezialfalle stoßen drei von den benachbarten Epidermiszellen nur mit ihrer „Schmalseite“ an die Schließzellen, die vierte umfaßt halbmondförmig fast die Hälfte des Schließzellenpaares. Menyanthes trifoliata (Fig. 14) ist ein weiteres Beispiel für diese Art der Zellengruppierung: an der einen der beiden Schmalseiten des Spaltöffnungsapparates liegt eine halbmondförmig umfassende Epidermiszelle; das dargestellte Stoma von Menyanthes wird im ganzen von sechs Epidermiszellen umgeben. Prüfen wir in Fig. 13 und 14 die abgebildeten Epidermiszellen auf die Lage ihrer Zellkerne, so stellt sich heraus, daß beide Male nur in derjenigen Zelle, die wir als halbmondförmig umfassend bezeichneten, der Kern der Schließzellenwand genähert oder angelagert erscheint, in den übrigen Epidermiszellen sind keine Beziehungen zwischen der Nähe des Stomas und der Lage des Zellkerns erkennbar.

Die in Fig. 15 dargestellte Osmunda regalis soll die Reihe der Beispiele schließen: das Schließzellenpaar wird hier von fünf Epidermiszellen eingeschlossen, die alle nur mit schmalen Strecken an die Schließzellen angrenzen und nirgends diese irgendwie halbmondförmig umfassen.

Indem wir unsere Beobachtungen zusammenfassen, können wir konstatieren, daß in manchen Fällen (typische Kernverteilung bei Tradescantia, Begonia usw.) die Kerne sämtlicher, die Schließzellen einsäumender Zellen zentripetal jenen genähert erscheinen und sogar nicht nur die unmittelbar an die Schließzellen angrenzenden, sondern auch die von ihnen durch eine oder mehrere Zellen getrennten dieselben Kernlagerungsverhältnisse erkennen lassen. Ferner: bei andern Pflanzen und in andern Fällen erscheinen nur in einigen der das Schließzellen-



Fig. 14. Schließzellen von Menyanthes trifoliata.

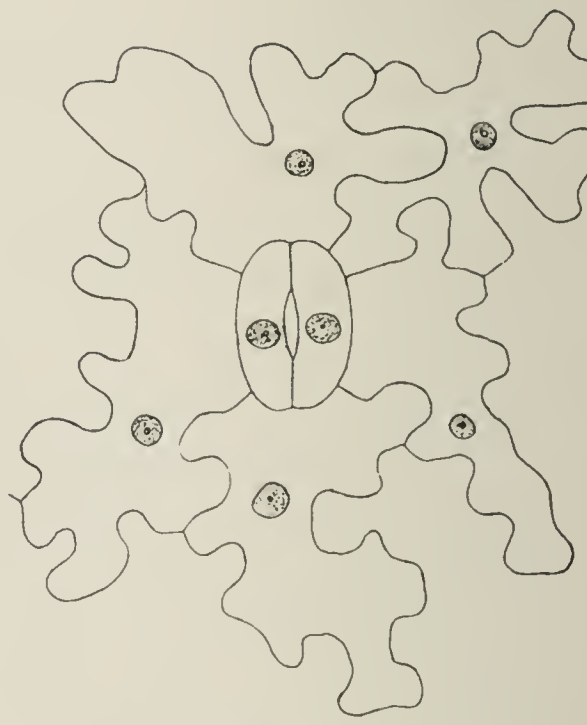


Fig. 15. Schließzellen von Osmunda regalis.

paar umgebenden Epidermiszellen die Kerne nach dem Spaltöffnungsapparat hin verschoben, und schließlich fehlt es auch nicht an Pflanzen, deren Schließzellenwände nirgends von den Zellkernen der benachbarten Epidermiszellen „aufgesucht“ werden. Gleichzeitig erkennen wir, daß beim ersten Typus es sich um Spaltöffnungsapparate handelt, deren Nebenzellen halbmondförmig oder doch bogenähnlich gekrümmt sind und deren Konkavität den Schließzellen zugewandt ist. Bei denjenigen Pflanzen, bei welchen wir nur in einer Zelle den Kern dem Schließzellenpaar angelagert fanden, ist auch nur eben diese eine Epidermiszelle gekrümmt und halbmondähnlich gestaltet. Je größer die Zahl der Zellen wird, welche das Schließzellenpaar umfassen, um so weniger hat im allgemeinen die — caeteris paribus immer kürzer werdende —

Grenzstrecke des Schließzellenumfangs bestimmenden Einfluß auf die Form der Nachbarzelle und um so mehr entfernt sich ihre Gestalt von der halbmondförmig umfassenden oder wenigstens sichelförmig gekrümmten. Ich möchte hiernach der Auffassung Raum geben, daß die Form der Zelle es ist, welche wenigstens indirekt die Lage des Zellkerns bestimmt: wir finden diesen stets an der konkaven Seite der gekrümmten Epidermiszelle. In Übereinstimmung damit liegt — wie Hanstein und Haberlandt bereits hervorgehoben haben (s. oben) — in den Schließzellen selbst der Zellkern an der inneren Seite. Ferner scheint mir für meine Auffassung der Wechsel in der Zellkernlage zu sprechen, den wir beispielsweise bei Iris-Blattepidermen beobachten können; jugendliche Schließzellen von Iris springen stark vor und beeinflussen dadurch die Form der an ihren Längsseiten anliegenden Epidermiszellen; der Zellkern dieser beiden — im Gegensatz zu den an den Schmalseiten angrenzenden Epidermiszellen — liegt in jugendlichen Entwicklungsstadien an der Schließzellenwand; später bei weiterem Wachstum der Zellen schwindet der formbestimmende Einfluß der Spaltöffnungszellen mehr und mehr, und der Kern der letzteren liegt später in der Mitte der Zelle, ohne örtliche Beziehungen zu den Schließzellen erkennen zu lassen.

Ich glaube auf Grund meiner anatomischen Untersuchungen das Resultat gewonnen zu haben, daß eine Mitwirkung der Kerne benachbarter Zellen am Zustandekommen und der Ausbreitung der Schließzellen nicht wahrscheinlich ist oder zum mindesten die Lagerungsverhältnisse der Zellkerne eine solche Mitwirkung zu erschließen nicht gestatten, — und möchte annehmen, daß nicht die Notwendigkeit seiner Mitwirkung und seiner Nähe den Zellkern in die Nähe der Schließzellen führt, sondern physikalische Agentien seine Anlagerung an die konkave Wand bedingen oder begünstigen. Wir dürfen nicht verschweigen, daß es nicht an Pflanzen fehlt, bei welchen der Zellkern auch in halbmondförmigen Zellen der konkaven Seite fern bleibt — so z. B. finden sich in der unterseitigen Blattepidermis von Canna indica sehr viele Spaltöffnungen, die in Anordnung der Nebenzellen und in der Lage der Zellkerne denen der Tradescantien gleichen, und daneben solche, in welchen eine oder zwei der fraglichen Nachbarzellen ihren Kern nicht mehr „typisch“ einstellen. Diese und ähnliche Ausnahmen setzen die Bedeutung der Regel aber durchaus nicht herab, nach welcher zwischen der Lage des Zellkerns und der Form der Zelle Beziehungen existieren. Dafür spricht außer den angeführten Beobachtungen, daß auch in halbmondförmigen Zellen ganz anderer Art

dieselben Kernstellungsverhältnisse wiederkehren. So gibt Haberlandt[1]) für die hörnchenförmig gekrümmten Mesophyllzellen der Kiefernadeln (Pinus pumilio), welche unter einer Spaltöffnung liegen, an, daß der Zellkern an der konkaven Seite der Zelle liege. Welcher Art die Faktoren sind, welche den Kern die konkave Seite der Zellwand bevorzugen lassen, läßt sich durch anatomische Untersuchungen allein nicht ergründen; für wahrscheinlich halte ich es, daß wenigstens in vielen Fällen der Zellkern nicht durch (aktive oder passive) Bewegung an die konkave Seite gelangt, sondern von vornherein an dieser liegen bleibt, wenn die Zelle wächst und ihre endgültige Form annimmt. Fig. 16 stellt einen sehr jungen Spaltöffnungsapparat vom Blatt der Tradescantia pilosa dar; die vier Nebenzellen sind außerordentlich schmal, der Kern in ihnen liegt gleichzeitig beiden opponierten Längswänden an. Wenn die Zellen wachsen, bleibt der Kern — vielleicht durch einfache physikalische Faktoren veranlaßt — an der konkaven Längsseite liegen und entfernt sich von der andern immer mehr, je weiter das Wachstum der Zelle fortschreitet.

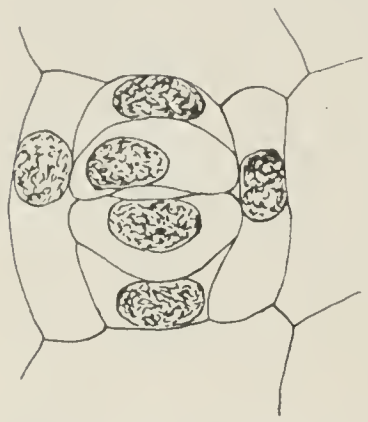


Fig. 16. Jugendlicher Spaltöffnungsapparat von Tradescantia pilosa.

3. Die Lage des Zellkerns in Zellen mit verdickter Membran.

Haberlandt macht (a. a. O. pag. 17 ff.) darauf aufmerksam, daß in Zellen, deren Wände eine lokale Verdickung erfahren, der Zellkern an denjenigen Stellen sich befindet, an welchen die lebhafteste Membranproduktion sich abspielt: in Epidermen mit verdickten Außenwänden liegt der Zellkern an den Außenwänden, in Epidermen mit verdickten Innenwänden liegt er an den Innenwänden.

Von den zahlreichen Objekten, die ich näher prüfte, will ich nur folgende erwähnen.

Eingehend untersucht wurde die Epidermis einer im Hallenser botanischen Garten als intermedia kultivierten Gasteria-Art, die im Bau der Epidermis im wesentlichen mit der von Haberlandt studierten Aloe verrucosa übereinstimmt. Beachtenswert ist zunächst, daß die Zellmembran in jungen Epidermiszellen, deren Außenwände erst schwache Verdickung aufweisen, stets der Innenwand anliegen und erst in späteren Entwicklungsstadien sich von dieser entfernen und sich der Außenwand nähern. Ähnliche Ortsveränderungen der Kerne wie bei Gasteria habe

1) Beziehungen, Taf. I, Fig. 30, pag. 44.

ich bei Agave americana (vergl. Fig. 17 *a* und *b*) beobachten können, sowie in der Epidermis von Opuntia camanchica. Bei den Gasterien, die ich untersuchte, liegt der Zellenkern schließlich der Außenwand an oder ist ihr doch sehr nahe. Dieselben Verhältnisse zeigte Agave, von der ich die Blätter kleiner Wurzelschößlinge untersuchte.

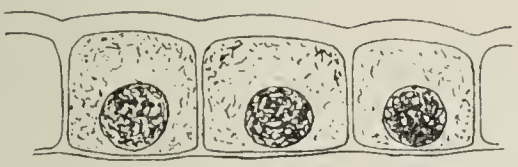


Fig. 17 *a*.

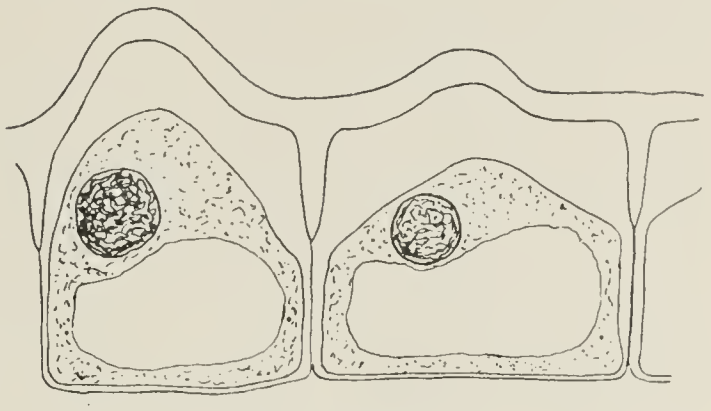


Fig. 17 *b*.

Fig. 17. Ortsveränderungen in den Epidermiszellen von Agave americana (Querschnitte durch das Blatt parallel zur Längsachse des letzteren). *a* Junge Epidermis, der Zellkern liegt an der Innenwand; *b* alte Epidermis, der Zellkern liegt an der Außenwand.

Stimmen diese und zahlreiche andere Fälle mit Haberlandts Theorie überein, so sehen wir in anderen gerade umgekehrte Lagerungsverhältnisse verwirklicht. Als Beispiele nenne ich die aus Haberlandts Werk über die Sinnesorgane der Pflanzen[1]) bekannten „Fühlpapillen“ von Centaurea orientalis; an ihnen läßt sich nicht unerhebliche Membranverdickung an der Spitze beobachten, ohne daß der Kern besondere örtliche Beziehungen zu dem Ort der Membranablagerung erkennen ließe. Epidermispapillen, welche den von Haberlandt für die Antennen von Catasetum Darwinianum angegebenen (a. a. O. Tafel III, Fig. 7) ähnlich sind, beobachtete ich bei den Laubblättern von Iris Pseud-Acorus (vergl. Fig. 18). Die Übereinstimmung besteht darin, daß der Kern der Innenwand anliegt — der Papille diametral gegenüber. Die Membranverdickung der Epidermisaußenwände von Iris ist bescheiden, aber deutlich erkennbar.

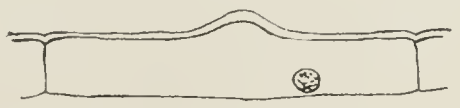


Fig. 18. Jugendliche Epidermiszelle von Iris Pseud-Acorus.

Beispiele dafür, daß in Epidermiszellen mit verdickten Außenwänden auch dann, wenn es nicht zur Papillenbildung kommt, ihre Zellkerne an die Außenwände postiert erscheinen, werden bei Haberlandt[2]) ausführlich geschildert: So liegen in den Epidermiszellen von Tradescantia viridis die Kerne fast ausnahmslos den sich verdickenden Außenwänden an; weitere Beispiele liefern die Orchideen, ferner Luzula

1) Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize. Leipzig 1901 (erste Auflage), Tafel II, Fig. 21.

2) Beziehungen usw., pag. 17.

maxima u. v. a. Ein sehr instruktives Beispiel scheinen mir die Annulus-Zellen der Polypodiaceensporangiums zu sein; in ihnen liegen die Zellkerne stets der verdickten Innenwand an. Es fehlt aber auch nicht an Gegenbeispielen, welche zeigen, daß der Kern bei vielen Pflanzen keineswegs die sich verdickenden Wände aufsucht, vielmehr ihnen dauernd fernbleiben kann.

Bei jungen Blättern von Hakea acicularis, deren Epidermiszellen bereits stattlich verdickte Außenwände aufweisen, sah ich den Zellenkern fast niemals an der Außenwand liegen, sondern fast stets an einer der Seitenwände oder sogar an der Innenwand. Daß in mäßig verdickten Epidermiszellen der Kern an der zarten Innenwand liegen bleibt, scheint ein häufiger Fall zu sein; als Beispiele nenne ich die Blattepidermen von Iris und Listera und verweise noch auf Haberlandts Abbildung von Vinca [1]). Die Endodermen der Farngefäßbündel haben bekanntlich stark verdickte Innenwände; an Aspidium articulatum fiel mir bei Untersuchung jugendlicher Blattspindeln auf, daß die Kerne der Endodermiszellen dem verdickten Teil der Membran sehr oft fernbleiben. Sehr häufig scheint bei Fruchtschalen, deren Epidermen sich außen vielfach kräftig verdicken, der Fall zu sein, daß der Zellkern an der dünnen Innenwand der Epidermiszellen liegen bleibt. Am instruktivsten von den mir bekannten Beispielen sind wohl die Fruchtschalen von Passiflora gracilis. In den Epidermen des Fruchtknotens liegen die Zellkerne der Innenwand an, und bei dieser verbleiben sie auch, wenn später die Epidermiszellen unter starkem tangentialen Wachstum ihre Außenwände verdicken. Ähnliche Verhältnisse finden sich bei Gossypium herbaceum, bei Kruziferen (z. B. Raphanus caulescens) u. a.

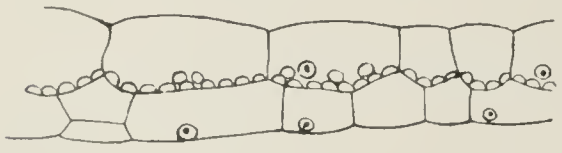


Fig. 19. Unterseitige Epidermis eines Nymphaeablattes nebst der angrenzenden Mesophyllschicht.

Wir erwähnten oben, daß zuweilen die Zellkerne der sich verdickenden Außenwand ursprünglich fern liegen und sich ihr erst später nähern. Es fehlt schließlich auch nicht an Beispielen dafür, daß die Zellkerne regelmäßig die Wanderung nach der Außenwand ausführen, ohne daß diese irgend welche Verdickung erführe. Fig. 19 stellt die untere (benetzte) Epidermis eines Nymphaeablattes und die ihr anliegende Mesophyllschicht dar. Die Kerne liegen in den Epidermiszellen ebenso wie die Zellkerne und Chromatophoren in der benachbarten Mesophyllschicht den Außenwänden an; die Außenwände der Epidermiszellen bleiben dauernd

1) Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, Leipzig 1905, Tafel I, Fig. 20.

zart. Ebenso liegen die Verhältnisse bei der unterseitigen Blattepidermis von Trianea bogotensis; auch in ihren Zellen liegen die Kerne den zart bleibenden Außenwänden an. Sehr übersichtlich sind die Kernlagerungsverhältnisse in den Zellen der Farnarchegonien (vergl. Fig. 20), — zur Untersuchung kamen nicht näher bestimmte Polypodiaceenprothallien. Mit auffallender Regelmäßigkeit liegen die Kerne der Halszellen den Außenwänden an.



Fig. 20. Querschnitt durch ein Polypodiaceen-Archegonium.

Das Ergebnis unserer Beobachtungen können wir folgendermaßen zusammenfassen: Es fehlt gewiß nicht an Fällen, in welchen der Zellkern die durch besonderes Dickenwachstum der Membran ausgezeichneten Stellen „aufsucht“; in vielen anderen aber bleibt der Zellkern diesen Stellen fern, oder er führt Wanderungen aus, ohne daß an deren Ziel eine besonders reichliche Zellulosebildung stattfände. Es frägt sich hiernach, ob den Fällen der ersten Art beweisende Kraft für die Annahme zuzusprechen ist, daß in der Lage des Zellkerns der Ausdruck für die Rolle, die er beim lokalen Dickenwachstum der Zellwand spielt, zu suchen sei. Ich komme auch im vorliegenden letzten Abschnitt meiner Betrachtungen zu dem Ergebnis, daß jenen Beispielen diese beweisende Kraft durchaus abgeht, und daß ich Haberlandts teleologischen Erklärungsversuch auch bei dieser Gruppe von Erscheinungen nicht anzuerkennen vermag. Vielleicht sind in den von Haberlandt angeführten und allen analogen Fällen z. B. die Wanderung des Zellkerns nach der Außenwand und die Verdickung der letzteren nur insofern mit einander verkettet vorzustellen, als sie gleichzeitig eintretende Folgen irgendwelcher Geschehnisse im Zellenleben sind. Was für Faktoren freilich die eine und die andere veranlassen, welche Faktoren den Zellenkern bald an die Außenwand der Zellen führen, bald an die Innenwand bringen, ihn bald an die Stelle reichlichster Zellulosebildung, bald an andere Plätze rücken lassen, bleibt durchaus unklar.

Halle a. S., Botanisches Institut der Universität.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: 97

Autor(en)/Author(s): Küster Ernst

Artikel/Article: Über die Beziehungen der Lage des Zellkerns zu Zellenwachstum und Membranbildung. 1-23