Ueber die Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes.

Von

Hugo Miehe.

Hierzu Tafel XI.

Unter diesem etwas allgemeinen Titel will ich einige Beobachtungen veröffentlichen, die zum Theil nur in lockerer Beziehung zu einander stehen, sich aber sämmtlich auf Ortsveränderungen des Zellkernes beziehen. In einer früher erschienenen Schrift [1]) hatte ich mich mit der regelmässigen Kernwanderung und der sich anschliessenden Zellanlage beschäftigt, welche sich in den Epidermiszellen vieler Monocotylen bei der Anlage der Spaltöffnungsmutterzelle abspielen. Wie es bereits von Strasburger nachgewiesen und von mir in grösserem Umfange entgegen abweichenden Ansichten bestätigt wurde, ist jener Process streng polarisirt, dergestalt, dass die kleine Spaltöffnungsmutterzelle stets an dem der Spitze des Blattes zugewandten Ende einer Epidermiszelle angelegt wird. Ich hatte damals den Process experimentell zu beeinflussen gesucht, indem ich die zunächst liegende Frage nach der Mitwirkung der Schwerkraft prüfte, und gefunden, dass sie bei diesem Processe nicht betheiligt sei. Das Hauptgewicht lag jedoch auf dem cytologischen Theile, der experimentelle blieb unvollkommen, die Frage nach den Ursachen jener gesetzmässigen Polarität offen. Ich habe mich infolge dessen gerade mit der experimentellen Behandlung der Frage von neuem beschäftigt, wobei mir zum Theil die vorzüglichen Mittel des Leipziger botanischen Instituts ganz besonders zu statten kamen. Für die Bereitwilligkeit, mit der mein hochverehrter Chef, Herr Professor Pfeffer, diese zur Verfügung stellte, sowie für die mannigfachen Inspirationen und die Kritik, die diese Arbeit sehr gefördert haben, sage ich ihm meinen herzlichsten Dank.

Die streng polarisirte Anlage der Spaltöffnungsmutterzellen bei verschiedenen Monocotylen fällt unter das allgemeine Problem der Polarität am Pflanzenkörper. Es ist das Vöchting'sche Problem,

---

1) H. Miehe, Histolog. und experiment. Untersuchungen über die Anlage der Spaltöffnungen einiger Monocotylen. Bot. Centralbl. Bd. LXXVIII. 1899.

2) Strasburger E., Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Spaltöffnungen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. V, 1866, pag. 301.

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0109-2

auf eine einzige Zelle übertragen. Wie Vöchting[1]) die Frage interessirte, welches die Ursachen der Verticibasalitat sein möchten, so bietet uns hier eine Epidermiszelle bei ihrer Organbildung ein ähnliches Problem. Welche inneren und äusseren Kräfte sind bei dieser polarisirten Organbildung thätig? Uebereinstimmend mit Vöchting's Ergebnissen können auch wir die Betheiligung der Schwerkraft von vornherein ablehnen.

Der zunächst liegende Gedanke war, den Theilungsprocess bei der Anlage der Spaltöffnungsmutterzelle durch eine intensivere Massenbeschleunigung, als sie die Gravitation bietet, zu beeinflussen. Dazu stand mir die im hiesigen Institut befindliche Centrifuge zur Verfügung, mit Hilfe welcher sich eine ganz ausserordentliche Vervielfältigung der Gravitationskraft erzielen lässt. Wie uns aus der Publikation Mottier's[2]) bekannt ist, werden die Kerne bei dieser gewaltsamen Einwirkung vollständig dislocirt, so dass ich mir von dem künstlichen Transport der Epidermiskerne in den unteren Theil ihrer Zellen einigen Erfolg versprechen konnte. Für eine zweite Reihe von Experimenten war ein anderer Gedanke massgebend. Ich stellte mir mehr oder weniger klar vor, dass die konstante Wanderung des Zellkernes irgendwie mit der Wachsthumsrichtung zusammenhängen könne, allerdings nicht insofern, als sie irgendwie zum Erdradius orientirt wird. Vielmehr dachte ich an das Fortschreiten des Wachsthums in Bezug auf die Pflanze selbst. Bei normal in der Erde steckenden Pflanzen, in unserem Falle Zwiebelgewächsen, ist die Zwiebel fixirt; die aus ihr emporwachsenden Blätter vergrössern sich dadurch, dass die wachsenden Zellen sich nach oben ausdehnen können, nach unten nicht. Werden nun abgeschnittene Blätter an der Spitze fixirt, während die Basis frei ist, so tritt das Umgekehrte ein: jetzt gibt die Basis dem Drucke der sich vergrössernden Zellen nach. Es wurden also Experimente in dieser Richtung hin angestellt. Gleichzeitig war die Möglichkeit gegeben, dass daneben auch die Schwerkraft mitwirke; somit wurden die Blätter theils mit der Basis, theils mit der Spitze nach unten fixirt, immer natürlich an der Spitze. Schliesslich bot sich in der traumatotropen Wanderung des Zellkernes ein letztes Mittel, eine Dislocation des Zellkernes sowie eine Umkehrung des polarisirten Zelltheilungsprocesses herbeizuführen. Diese Untersuchungen gaben vielfach Gelegenheit auf die Natur der traumatotropen

1) Vöchting H., Ueber Organbildung im Pflanzenreich. Bonn 1878.

2) Mottier D. M., The effect of centrifugal force upon the cell. Annals of Botany Vol. XIII, 1899, pag. 325.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0110-3

Wanderung des Zellkernes einzugehen, die uns in einem besonderen Abschnitt beschäftigen wird. Dann fesselten merkwürdige, momentane Reactionen des Zellkernes auf besondere Wundreize unsere Aufmerksamkeit, die an fixirtem Material beobachtet, zu einer kleinen Excursion auf das neuerdings wieder actuell gewordene Gebiet der Färbungstheorien aufforderten.

Schliesslich führten uns unsere Studien auf einige Fragen betreffs der Regeneration, wobei gleichfalls charakteristische Wanderungen des Zellkernes eine Rolle spielten.

Material und Methode.

Das Material zu den folgenden Untersuchungen bildeten in erster Linie verschiedene Species von Allium als A. Cepa, nutans, victoriale u. a.; sodann Iris florentina, Hyacinthus orientalis, und für das Studium der Verwundungserscheinungen Tradescantia fluminensis und T. virginica, Tinantia fugax u. a. Die dem Experiment unterworfenen Blätter und Stengeltheile wurden theils lebend, theils fixirt und gefärbt untersucht. Zu letzterem Verfahren wurde bei der Entscheidung der ersten Frage vornehmlich gegriffen, aber auch für die übrigen Untersuchungen war die Benutzung fixirten Materials unerlässlich. Verwandt wurde das Flemming'sche Gemisch, Chromosmiumessigsäure, als Fixirungsmittel; die fixirten Stückchen wurden dann in der üblichen Weise ausgewaschen, in Alcohol von steigender Concentration gehärtet, mit Chloroform luftfrei gemacht und in Paraffin übergeführt. Die mittels eines Zimmermann'schen Microtoms hergestellten Schnittserien wurden mit Safranin, Gentianaviolett und Orange-G tingirt. Zuweilen wurden auch in Carnoy's Chloroform-Alcohol-Essigsäuregemisch fixirte Objecte mit dem Rasirmesser geschnitten, mit Boraxcarmin gefärbt und in Glycerin untersucht, um rasch eine grössere Menge Material zu durchmustern, und so die Wahrscheinlichkeit, geeignete Stadien zu finden, zu vergrössern.

Als Kriterien für die Richtung der Anlage der Spaltöffnungsmutterzellen lassen sich mehrere verwerthen. Die Lage des Zellkernes ist nicht entscheidend, denn seine Wanderungen sind sehr kapriciös. Auch die Erscheinung, dass ein Epidermiskern ganz dicht an der Wand einer Spaltöffnungsmutterzelle liegt, sagt noch nichts über die Herkunft der letzteren. Die sicherste Entscheidung gibt das Vorhandensein einer Kerntheilungsfigur in einem Ende einer Epidermiszelle, und dies Kriterium wurde auch meist angewandt. Sicher ist ebenfalls das Strasburger'sche Kriterium, welches darin

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0111-8

besteht, dass eine Spaltöffnungsmutterzelle an einer ihrer Querwände von den Querwänden zweier Epidermiszellen begrenzt wird. Ihre Herkunft ist dann sicher festzustellen. Daneben wurde noch ein drittes Kriterium herangezogen, welches in günstigen Fällen hinreichend genau ist. Zuweilen sind nämlich die Epidermiszellen ganz besonders stark ausgebaucht, und wenn eine solche eine Spaltöffnungsmutterzelle abgliedert, lassen beide Zellen zusammen noch die Tonnenform der ursprünglichen Zelle erkennen, deren Zelltheilungsrichtung dann constatirbar ist.

Bevor wir auf die experimentelle Behandlung unseres Problems eingehen, seien zunächst einige Angaben über die Wachsthumsverhältnisse an den Blättern von Allium nutans mitgetheilt: Vor allem galt es, die wachsende Zone, die Intercalarzone, festzustellen und ihr Verhältniss zur Zone der Spaltöffnungsmutterzellbildung. Ein etwa 6 cm langes Blatt, das zweitjüngste, wurde sammt einem Stücke der Knolle herauspräparirt und von seiner Ansatzstelle an mit 20 Tuschemarken im Abstande von 1 mm versehen. Der untere Theil wurde dann mit feuchtem Fliesspapier umwickelt, auf einer Korkscheibe befestigt, und das Ganze unter eine mit feuchtem Fliesspapier ausgekleidete Glocke gesetzt. Nach drei Tagen wurde nachgesehen. Das Blatt war nicht sehr gut gewachsen, was in Anbetracht der vorgerückten Jahreszeit (Mitte Juli) ganz natürlich ist. Zone 1 und 2 hatten sich nicht verändert, 3 und 4 ca. um $^1/_2$ mm verlängert, 5 um das Doppelte, die folgenden bis zur 11. Zone hatten je um $^3/_4$ bis 1 mm zugenommen. Weiter hinauf waren die Marken nicht verändert. Die wachsende Zone beginnt also 2 mm oberhalb der Basis und dehnt sich über eine Zone von 9 mm aus. An einem anderen 8,5 cm langen, ebenfalls zweitjüngsten Blatte, welches auf gleiche Weise markirt war, hatte sich die erste 5 mm-Zone etwa um $^1/_2$ mm verlängert, von der 6. bis zur 15. Zone war ein Gesammtzuwachs von 4,5 mm zu constatiren, die letzte 5 mm-Zone war gar nicht gewachsen. Die Intercalarzone begann also 4 mm über der Basis und war 11 mm lang. An einem anderen, drittjüngsten, 12 mm langen Blatte waren die Verhältnisse ähnlich. Die Wachsthumszone lag 7 mm über der Basis und war 11 mm lang. Mit zunehmendem Alter des Blattes rückt die Intercalarzone etwas am Blatte hinauf, die basale Zone bildet dann die Scheide. Die Anlage der Spaltöffnungsmutterzellen fand stets in der durchschnittlich 1 cm langen Zone des stärksten Wachsthums statt und begann theils an ihrem basalen Ende, theils etwas höher nach der Mitte zu.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0112-4

Versuche mit der Centrifuge.

Wie aus den Angaben Mottiers[1]) hervorgeht, gelingt es bei Anwendung hoher Centrifugalkraft, den Inhalt der Zellen vollkommen umzulagern, ja sogar das Kernkörperchen aus dem Kern zu schleudern. Bedenklich stimmte allerdings seine Beobachtung, dass Rückwanderung der dislocirten Theile unmittelbar nach dem Unterbrechen des Experimentes eintritt und allerdings langsam bis zur vollkommenen Restitution fortschreitet. Da nun ferner das Wachsthum während des Versuches sistirt ist, konnte auch nicht zu dem Mittel gegriffen werden, etwa die Objecte so lange zu centrifugiren, als die fraglichen Vorgänge sich abspielen. Aus diesen Gründen war die Prognose für den Erfolg nicht sehr günstig.

Zu den Versuchen wurden junge, eben austreibende Zwiebeln von Allium Cepa und Hyacinthus orientalis verwandt. Nach Entfernung eines grossen Theiles der äusseren Zwiebelhüllen wurden die Versuchsobjecte mit feuchter Watte umgeben und aufrecht in kleine cylindrische Gläschen gesteckt. Diese wurden dann in die Hülsen auf der Drehscheibe der Centrifuge geschoben, so dass also die Richtung der Centrifugalkraft von der Spitze nach der Basis ging. Die Objecte wurden dann 1 Stunde hindurch centrifugirt, und zwar bei 4500 Umdrehungen in der Minute, was einer Beschleunigung von 2500 g[2]) entspricht. Die Hälfte des Materials wurde dann sofort in Chromosmiumessigsäure fixirt, die andere gleich in den Gläschen unter einer Glasglocke weitercultivirt und nach 1 oder 2 Tagen fixirt. An den mit Safranin-Gentianaviolett-Orange-G gefärbten Microtomschnitten liess sich nun folgendes constatiren. In den jüngeren Blatttheilen ist eine intensivere Umlagerung zu bemerken als in den älteren. Nach einem Tage bot sich an der Basis junger Blätter von Allium Cepa folgendes Bild. In den langen Epidermiszellen war noch vollständige Umlagerung vorhanden. Die Kerne der Parenchymzellen hatten sich schon sehr wieder der Zellmitte genähert, Theilungsfiguren waren oft schon vollkommen central gelagert. In den langen in der Nähe der Gefässbündel verlaufenden Schleimzellen war nicht selten der sehr grosse Kern zu einer fast homogenen Masse zusammengedrückt worden, welche sich intensiv roth gefärbt hatte, während die normalen Kerne dieser Zellen einen feinkörnigen, blaugefärbten Inhalt aufweisen, ein Unterschied der Färbung, der uns später noch beschäftigen wird.

1) l. c.

2) g = Schwerkraft.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0113-0

Interessant war das Verhalten etwas älterer Kerne von Hyacinthus. Wie ich früher[1]) genauer beschrieben habe, sind diese Kerne mit derben Fibrillen an der Hautschicht des Protoplasmas befestigt und verdanken meiner Ansicht nach ihre Spindelform diesen Aufhängefasern. Dass in der That diese straff gespannten Fibrillen stark genug sind, den Kern in seiner Form zu erhalten, zeigte sich an den centrifugirten Blattstücken. Die Kerne der Epidermis waren nicht von der Stelle gerückt, obschon die grossen Parenchymkerne gegen die centrifugalen Querwände geschleudert waren und diesen plattgedrückt anlagen. Die Gestalt der Epidermiskerne hatte sich allerdings etwas geändert, wie öfter zu bemerken war. Sie hatten die Form von Glasthränen. An dem breiteren centrifugalen Ende befanden sich keine Fortsätze, während das spitzere centripetale deren mehrere aufwies. Infolge der Centrifugalkraft waren nur die centripetalen Fibrillen straff gespannt, so dass sich der Kern am centrifugalen Ende abrunden konnte. Ein Durchpressen der Kerne durch die Membran war in keinem Falle sicher zu constatiren. Zwar fanden sich Kerne, die kleine Fortsätze durch die Wand, der sie anlagen, gestreckt hatten, aber unter Verhältnissen, die mit dem Centrifugiren nichts zu thun haben und erst später zur Sprache kommen sollen.

Das wesentlichste Resultat dieser Centrifugalversuche war nun aber, dass es gelang, die Polarität der Spaltöffnungsanlage umzukehren. Sehr häufig fanden sich in einem Präparate von Allium Theilungsstadien in dem unteren Ende von Epidermiszellen. Man könnte allerdings zweifeln, ob diese Theilungen wirklich zur Anlage einer Spaltöffnungsmutterzelle führten und nicht vielmehr abnorme Epidermiszelltheilungen wären, ähnlich den ungleichen Zelltheilungen die Mottier[2]) in centrifugirten Haaren von Tradescantia virginica sah. Wenn man jedoch berücksichtigt, dass diese Theilungen in einer Region stattfinden, wo fast jede Epidermiszelle eine Spaltöffnungsmutterzelle abgliedert, ferner keine einzige Spindel im oberen Ende einer Epidermiszelle anzutreffen war, und schliesslich, dass in normaler Menge Theilungsspindeln in der Mitte von Epidermiszellen auftraten, diese also doch zurückgewandert waren, müssen wir jene in Bildung begriffenen schmalen Zellen thatsächlich für Spaltöffnungsmutterzellen ansprechen. Durch den gewaltsamen Eingriff der Centrifugalkraft war mithin eine Umstimmung der Polarität eingetreten.

---

1) l. c. vgl. Fig. 11.
2) l. c. vgl. seine Fig. 8.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0114-6

Wirkung der veränderten Wachsthumsrichtung.

Wie eingangs angedeutet wurde, vermuthete ich, dass die Wanderung der Epidermiskerne nach der Spitze der Zelle auf irgend eine Weise mit dem Wachsthum zusammenhängen müsse. Erfolgt doch dieser Process innerhalb der Zone des energischsten Wachsthums. Die Richtung des Wachsthums in Beziehung zum Erdradius war allerdings vollkommen irrelevant, denn bei beliebiger Orientirung zur Schwerkraftsrichtung oder bei Aufhebung der Schwerkraftswirkung auf dem Klinostaten, ergibt sich immer eine normale Anlage. Die Wachsthumsrichtung lässt sich jedoch noch anders variiren.

Das Wachsthum eines Zwiebelblattes ist die Summe der einzelnen Zuwächse der sich vergrössernden Zellen. Dem Druck der sich verlängernden Zelle kann aber nur nach oben nachgegeben werden, weil die Zwiebel und mit ihr die Blattbasis fest fixirt ist. Diese Richtung des fortschreitenden Wachsthums lässt sich aber umkehren, wenn ein einzelnes Blatt an der Spitze fixirt wird, so dass sein mit einem Stückchen Zwiebelboden versehenes basales Ende frei ist. Jetzt wird der morphologisch oberen Wand der wachsenden Epidermiszelle ein Widerstand entgegengesetzt, die Basis wird weiter geschoben. Um nun ausserdem festzustellen, ob etwa die Schwerkraft unter diesen abweichenden Bedingungen eine Rolle spiele, wurden die Blätter theils aufrecht, theils invers an der Spitze befestigt.

Einzelne junge Blätter von Allium Cepa und A. nutans, an denen noch ein kleines Stück des Zwiebelbodens sass, wurden an ihrem basalen Ende mit feuchtem Fliesspapier umwickelt und invers mit ihrer Spitze auf einer Korkplatte befestigt. Das Ganze wurde dann im feuchten Raume gehalten. Einige zeigten nach vier Tagen eine deutliche spiralige Krümmung, ähnlich der, welche F. Darwin[1]) auf ähnliche Weise an invers fixirten Keimlingen von Setaria erhalten hatte, nur bedeutend schwächer. Die Blätter hatten sich etwas um ihre Längsaxe gedreht. Am sechsten Tage wurde der Versuch unterbrochen, die jüngsten Theile der Blätter wurden sofort fixirt. Auch dieses Experiment fiel positiv aus. An den gefärbten Microtomschnitten vermochte ich viele Spindeln zu beobachten, die in dem der Basis des Blattes zugekehrten Ende von Epidermiszellen lagen; keine befand sich in der anderen Ecke.

Eine zweite Reihe von Blättern, diesmal von Allium nutans, wurde in normaler Lage an der Spitze fixirt, indem sie in ein mit

1) F. Darwin, On geotropism and the localization of the sensitive region. Ann. of Botany Vol. XIII, 1899, pag. 567.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0115-2

etwas Wasser gefülltes Kölbchen eingeführt und an ihren Spitzen mit Wattepfropfen im Hals des Kölbchens befestigt wurden. Das Blatt wuchs nun mit seiner Basis in den dampfgesättigten Raum hinein. Das Material wurde nach vier Tagen theils in Chromosmiumessigsäure, theils in dem Carnoy'schen Gemisch fixirt. Das auf die letzte Weise fixirte Material wurde mit dem Rasiermesser geschnitten, die Schnitte in Boraxcarmin gefärbt und in Glycerin untersucht. Schon an diesem Material konnte ich denselben Erfolg constatiren, wie er sich bei der vorigen Versuchsreihe ergab. Ich traf glücklicher Weise bald einige Zellen an, deren eine Querwand von denjenigen zweier Epidermiszellen begrenzt war, und da es die basale Querwand war, mussten die betr. Spaltöffnungsmutterzellen aus dem unteren Theile ihrer Stammzellen hervorgegangen sein. Der Erfolg dieser beiden Versuchsreihen war nicht, wie es vielleicht scheinen möchte, auf die Wirkung des durch das Abschneiden entstandenen Wundreizes zurückzuführen, da die dem Experimente unterworfenen Processe sich gänzlich ausserhalb des Bereiches der Wundsphäre abspielten.

Beeinflussung durch Wundreiz.

Die von Tangl entdeckte Umlagerung des Plasmas und der Zellkerne in der Nähe von Wunden bot die Möglichkeit, durch einen Wundreiz die Epidermiskerne nach der entgegengesetzten Seite zu locken und so auf die Anlage der Spaltöffnungsmutterzellen einzuwirken. Eine grosse Schwierigkeit bestand darin, die Wunde so anzubringen, dass sie dicht unter die Zone zu liegen kommt, wo eben die ersten Spaltöffnungsmutterzellen angelegt werden. Trotzdem ich mich an jedem für das Experiment bestimmten Blatte vorher durch einen schmalen Streifen mikroskopisch vergewisserte, wo die ersten Anlagen waren, gelang es doch erst nach vielen fruchtlosen Versuchen, genau die richtige Zone zu treffen. Dazu kam, dass an diesen Blättern, überhaupt an Zwiebelblättern, die Reaction auf den Wundreiz nur ziemlich schwach ist, so dass auch aus diesem Grunde der Schnitt sehr genau geführt werden musste. Die mit dem Rasiermesser geritzten Blätter wurden wiederum in der feuchten Kammer gehalten, und zwar gewöhnlich zwei Tage lang. Sie wurden dann lebend sowohl, wie nach Fixirung mit Carnoy und Flemming untersucht. Nachdem ich viele gefärbte Präparate vergeblich durchmustert hatte, zeigte schliesslich ein lebender Schnitt das Gewünschte. Zwei Epidermiszellen der zweiten Zellreihe, von der Wunde ab gerechnet, hatten Spaltöffnungsmutterzellen an ihren basalen Enden abgegliedert. Die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0116-7

häufig in der Nähe der Wunde auftretende tonnenförmige Anschwellung der Epidermiszellen ermöglichte es, dies zu entscheiden. Denn sie bildeten mit den Spaltöffnungsmutterzellen noch deutlich die gemeinsame Tonnenform, so dass die Herkunft der letzteren unzweifelhaft festgestellt werden konnte. Diese schmalen Zellen sind wirklich Spaltöffnungsmutterzellen und nicht etwa Wundkorkzellen, weil letztere, wie ich oft Gelegenheit hatte zu beobachten, nur von den der Wunde unmittelbar benachbarten Zellen abgegliedert werden, übrigens nie sehr flach sind und auch eigentlich keinen rechten Wundkork darstellen. Ausserdem ist schon die Dislocation der Kerne in der zweiten Reihe so unbedeutend, dass keinesfalls nur aus diesem Grunde eine so flache Zelle hätte abgegliedert werden können. In der dritten Zellreihe scheint die Wirkung des Wundreizes bereits nicht mehr stark genug zu sein, um die fragliche Umpolarisirung herbei zu führen, denn an Mikrotomschnitten fand ich in dieser Region eine normale Anlage. Von sonstigen Beobachtungen an verwundeten Pflanzentheilen wird in einem späteren Abschnitte die Rede sein.

Zusammenfassung der vorstehenden Resultate.

Die angestellten Experimente haben in allen Fällen den Beweis der Umkehrbarkeit jener Polarität der Spaltöffnungsanlage geliefert und geben uns ein Material zur Discussion unseres Problems.

Der Erfolg der Centrifugalwirkung ist ziemlich einfach zu discutiren. Es handelt sich bei der Formirung der Spaltöffnungsmutterzelle darum, dass eine langgestreckte Zelle eine kleine flache abgliedert. Dass dies nach der Spitze des Blattes zu geschieht, bringt der Pflanze offenbar keinen Nutzen. Dies geschieht nur, weil durch den formativen Reiz zur Anlage der Spaltöffnungsmutterzelle gewisse andere, der Zelle innewohnende Neigungen und Dispositionen hervortreten, die ihrerseits wieder von später zu erörternden Bedingungen abhängen. Wenn wir den Kern künstlich in eine Ecke schleudern, so realisiren wir damit sämmtliche Bedingungen, die für den Anlageprocess erforderlich sind: der Kern liegt einer Querwand an und liefert nach der Theilung genau dasselbe, als wenn er der anderen anläge. Wir unterdrücken jene gänzlich gleichgiltige Neigung des Zellkernes, nach oben zu wandern, indem wir durch eine physikalische Einwirkung einen gewaltsamen Stimmungswechsel hervorrufen.

Die drei übrigen Versuchsreihen stehen gegenüber dem Centrifugalversuche in engerer Beziehung zu einander. Gleichfalls lassen sie einen Stimmungswechsel bei der Anlage der Spaltöffnungsmutter-

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0117-3

zelle erkennen, nur dass die Umpolarisirung durch einen inneren, vom lebendigen Inhalt der Zelle selbstthätig bedingten Reiz regulirt wird. Relativ am klarsten erscheint die Wirkung der Verwundung. Durch diesen intercurrenten Reiz, der bekanntlich auf ganz unbekannte Weise die Kerne besonders auffällig irritirt, wird die ursprüngliche Neigung des Kerns nach oben zu wandern aufgehoben, ja sogar in ihr Gegentheil umgewandelt, und da es gänzlich bedeutungslos ist, wo die Anlage stattfindet, erfolgt sie jetzt am entgegengesetzten Ende. Ueber die eigentliche Ursache der Polarität vermag jedoch dieser Versuch vorläufig noch ebenso wenig aufzuklären, wie der vorige, wenngleich er, wie wir ganz am Schluss ausführen werden, im letzten Grunde mit den nun folgenden wichtigeren zusammenfällt. Vorläufig zeigen sie uns nur, dass jene Tendenz nach oben durch stärkere physikalische und cellular reizmechanische Einwirkung umgestimmt werden kann. Eine bessere Handhabe bieten die folgenden Versuche.

Vergegenwärtigen wir uns die Bedingungen, unter denen die an der Spitze fixirten, mit ihrer Basis im Raum fortschreitenden Blätter sich befinden. Das Licht spielt wohl annähernd dieselbe Rolle, welche es normal an diesen Pflanzentheilen spielt. Das mit Fliesspapier umwickelte basale Blattende unter der halbdunkeln, mit Fliesspapier ausgekleideten Glasglocke hat wohl denselben Lichtgenuss, wie es ihn, eingeschlossen in die Zwiebelhüllen, haben würde. Zudem hatte ich öfters Gelegenheit, an dem vollen Lichte ausgesetzten, in Glasdosen cultivirten Blättern normale Anlagen zu beobachten. Die Richtung des Wasser- und Nahrungsstromes geschah in beiden Fällen von der Basis nach der Spitze. Die Richtung gegen den Erdmittelpunkt, obwohl in beiden Versuchen entgegengesetzt, gab kein verschiedenes Resultat, erwies sich also als belanglos. Es bleibt mithin als variirte Bedingung nur die Thatsache, dass bei dieser Versuchsanordnung die einzelnen Zellen des Blattes bei ihrer Streckung nach einer der normalen entgegengesetzten Richtung vorwärts drängten; und diesen Umstand müssen wir für die entgegengesetzte Wanderung des Zellkernes verantwortlich machen. Der Wachsthumsfortschritt in bestimmter Richtung muss also in gewissem Maasse polarisirend auf den lebendigen Inhalt der Zellen einwirken. Diese Polarität kommt bei Gelegenheit unserer polaren Organbildung zum Vorschein. Der Zellkern, der die Anlage der Spaltöffnungsmutterzelle einleiten will, wählt unter zwei gleichgiltigen Richtungen diejenige, welche ihm von der bei dieser Gelegenheit in Action tretenden Spitzenwachsthumspolarität aufgedrungen wird.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0118-9

In welcher Beziehung steht diese Polarität zur Verticibasalität der Zellen? Als Verticibasalität der Zellen wird die durch andauernde Wirkung der Schwerkraft während der Entwickelungsäonen unserer Pflanzenwelt hervorgerufene polare Anordnung der Zellstruktur bezeichnet. Sie ist durch fortgesetzte Vererbung so fest fixirt, dass es nicht mehr gelingt, sie umzukehren. Auch die polare Anordnung der Spaltöffnungsmutterzellen scheint zu solchen polaren Organbildungen zu gehören. Aus der Thatsache jedoch, dass sich diese Polarität so leicht umkehren lässt, können wir schliessen, dass sie nicht in gleichem Maasse in einer fixen Struktur begründet liegt. Wir können sie vielmehr mit anderen Erscheinungen zusammen bringen. Haberlandt[1]) hat uns gelehrt, dass die Lage des Zellkerns in Beziehung zu dem Wachsthum der Zelle steht, dass er beispielsweise in wachsenden Haaren oft mehr oder weniger der Spitze genähert ist, in vollkommen ausgebildeten jedoch wieder central liegt. In den kürzeren, langsamer wachsenden Zellen wachsthumsfähiger Gewebe ist eine solche Beziehung nicht vorhanden, der Zellkern liegt meist central, wenn auch Ausnahmen vorkommen, so dass dieser Zusammenhang nicht für alle wachsenden Zellen gilt. Es ist jedoch sehr wohl denkbar, dass, ganz allgemein ausgedrückt, eine Disposition des Kernes, bei gegebenen Bedingungen in der Wachsthumsrichtung zu wandern, zurückgeblieben ist und gelegentlich hervortritt. Seine gewöhnliche centrale Lage wird in jungen Zellen aus mancherlei anderen Gründen nothwendig sein. Mit dieser in intensiv wachsenden Zellen beobachteten Lage des Zellkernes möchte ich also unsere von der Wachsthumsrichtung abhängige Wanderung des Zellkernes bei der Anlage der Spaltöffnungsmutterzelle zusammenbringen.

Wanderungen des Zellkernes bei Verletzungen.

Bei Gelegenheit der vorstehenden Untersuchungen wurden wir auf einige Thatsachen aufmerksam, die in das Gebiet der Wundreactionen des Zellkernes gerechnet werden müssen und die uns in diesem Abschnitt beschäftigen sollen.

Als ich an der Basis junger Blätter von Allium nutans in der üblichen Weise Epidermisstreifen abzog, um mich von dem anatomischen Bau der Epidermis zu unterrichten, bemerkte ich eigenthümliche Verlagerungen des Zellkernes, die in der jüngsten Region der Blattepidermis allgemein auftraten. Ich werde die bunt durch einander

1) G. Haberlandt, Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena 1887.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0119-7

liegenden Stadien genetisch beschreiben. Die normal runden oder auch schwach ellipsoidischen, ziemlich grossen Zellkerne hatten ihre Gestalt und ihre Lage verändert. Sie waren mehr oder weniger aus ihrer centralen Lage gerückt und hatten sich den Wänden, besonders den Ecken der Querwände, genähert. Dabei war nach ihrer Bewegungsrichtung hin ein Fortsatz entstanden, welcher, immer dünner werdend, in einen Faden von oft ziemlicher Länge auslief, theils auch die Form eines kürzeren Spitzchens besass. Dieser Fortsatz liess sich bis zur Zellwand verfolgen, erstreckte sich, wie schon angedeutet, besonders oft nach den Ecken. Ich glaubte erst, es seien hier ähnliche Vorgänge im Spiele, wie ich sie für Hyacinthus bei der Anlage der Spaltöffnungsmutterzellen beschrieb.[1]) Bei näherem Zusehen bemerkte ich jedoch zu meiner Ueberraschung, dass an der Stelle, wo die feine Spitze an die Wand ansetzte, in der Nebenzelle ein stark lichtbrechendes Tröpfchen sichtbar wurde. Das Ganze sah etwa wie eine Vampyrella aus, die eine Zellwand anbohrt. Bald fand ich Kerne, deren correspondirende Tröpfchen grösser waren, und schliesslich auch solche, welche zur Hälfte einer Wand angepresst waren, während sich die andere Hälfte in der Nachbarzelle befand. Häufig war die benachbarte Hälfte traubig, wulstig und immer viel glänzender. Als ich nun gar Zellen fand, welche mehrere Kerne besassen und daneben kernlose, war die Deutung dieser Stadien nicht schwer. Die Kerne wanderten durch die Membranen. In Fig. 1 Taf. XI habe ich einen Kern dargestellt, welcher eben zwei kleine Fortsätze durch die Membran geschickt hat. Ich konnte Zellen mit der verschiedensten Anzahl von Zellkernen finden, zwei-, drei-, vier-, ja fünfkernige Zellen; immer gelang es, die dazu gehörigen kernlosen Zellen in der Nachbarschaft aufzufinden. Häufig waren dies nicht unmittelbar angrenzende Zellen, sondern sie lagen erst in der übernächsten oder drittnächsten Zellreihe, so dass man annehmen muss, dass die Wanderung von Zelle zu Zelle geht und sich gelegentlich an einzelnen Punkten staut. In der That konnte man häufig auf lange Strecken hin verfolgen, wie ein Kern am unteren Ende in die Zelle seines Nachbars drang, während der eigentliche Hausbewohner sich an dem oberen Ende davon machte. Dann wieder drangen zwei Nachbarn bei einem dritten ein u. s. f. An den Stellen, wo die Kerne durchdrangen, war kein Riss in der Membran zu bemerken, man konnte sie vielmehr bei jeder Einstellung des Tubus deutlich zwischen den beiden Kernhälften

1) l. c. cf. Fig. 2.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0120-8

verfolgen. Die eigentliche Uebertrittsstelle war an dem frischen Material nicht zu sehen, wurde aber, wie wir weiterhin sehen werden, an fixirtem Material deutlich. Meist machte ein Nucleolus oder beide die Deformation mit. Auch er war in einen langen, feinen Fortsatz ausgezogen (Fig. 1 Taf. XI); zuweilen besass er Hantelform mit dünnem Mittelstück, wenn er halb durchgequetscht war. Der vollständig übergetretene Kern hatte meist sein gewöhnliches, feinkörniges Aussehen wieder erlangt, blieb jedoch auch oft stark glänzend. Der Uebertritt erfolgte entweder an einer oder an mehreren Stellen der Membran. Auf letztere Weise entstanden die traubigen und wulstigen Formen. Oft lagen die Stellen weit entfernt; so traten die Kerne besonders oft in den beiden Ecken an den Querwänden über (Fig. 4), ja zuweilen war ein Uebertritt an der einen Längswand unten, der andere an der gegenüber liegenden oben erfolgt, so dass der Kern diagonal ausgespannt in der Zelle hing. Auch nach dem tiefer liegenden Gewebe fanden Durchwanderungen statt, denn ich konnte oft Fortsätze bemerken, die nach den tangentialen unteren Wänden der Epidermis gerichtet waren, und fand auch leere Zellen, deren Kern ich nicht aufzufinden vermochte. Die Richtung des Uebertrittes ist nicht streng bestimmt, er kann eigentlich überall stattfinden. Eine gewisse Bevorzugung einer Richtung ist jedoch auffällig, indem bei weitem die meisten Kerne an den Querwänden in die nächst obere Zelle eintraten oder doch nahe dabei an den Längswänden in die Nebenzellen. Da ich nun von oben nach unten abgezogen hatte, war die Richtung des Uebertrittes derjenigen des Abziehens gerade entgegengesetzt. Die Region, in welcher diese Wanderung vorkommt, ist die Basis der jüngsten Blätter etwa bis zu der Zone, wo die Schliesszellen angelegt werden. Höher hinauf finden sich nur ausnahmsweise einzelne Stadien.

Auch an dünnen Oberflächenschnitten, die mit dem Rasiermesser hergestellt wurden, waren solche Bilder zu beobachten, nur in erheblich geringerer Menge und nur auf die Ränder des Schnittes beschränkt.

Ich untersuchte nun andere Pflanzen auf diese Erscheinung hin und fand sie, wenngleich nicht so typisch, bei verschiedenen Species von Allium, bei Iris, Aspargus, stets an jungen, abgezogenen Epidermisstückchen. Sehr gut war sie auch an Tradescantia virginica, viridis und Tinantia fugax zu beobachten. Wenn ich an diesen Pflanzen einen ca. 3 Zellagen dicken Streifen an der Basis der Internodien abzog, waren nachher massenhaft durchgetretene Kerne zu finden, sowohl in der Epidermis, als auch im darunter liegenden Parenchym.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0121-4

Der Umzug war jedoch in den meisten Fällen vollständig vollzogen, so dass man sehr viele mehrkernige und kernlose Zellen antraf, aber wenige, deren Kerne im Uebertreten begriffen waren, wenngleich sie natürlich auch vorkamen. Auch die langen Fortsätze fehlten hier.

Zunächst drängte sich die Frage auf, ob das Durchtreten sich vielleicht beobachten lasse, ob überhaupt nach dem Abziehen noch Bewegung der Zellkerne eintrat. Es konnte jedoch, selbst unmittelbar nach dem Abziehen, nirgendwo eine Spur von nachträglicher Bewegung constatirt werden. Die durchgetretenen Tröpfchen vergrösserten sich gar nicht. Da sofort nach dem Abziehen untersucht wurde, kommen wir also zu dem Schlusse, dass hier eine blitzschnell erfolgende Reaction des Zellkernes vorliegt.

Es war jedoch noch festzustellen, ob nicht etwa diese Wanderung freiwillig am unverletzten Blatte erfolge. Schon die Befunde an Rasiermesserschnitten liessen dies zweifelhaft erscheinen; exacten Aufschluss lieferte erst fixirtes Material, an dem zugleich die feinen Einzelheiten des Vorganges studirt werden konnten. Ich schnitt aus der Region, wo Uebertrittsstadien nach vorhergehender Prüfung bestimmt angetroffen werden mussten, kleine Stückchen aus, und zwar an dem Blatte von Allium nutans, fixirte sie sofort in Chromosmiumessigsäure und färbte die 6 μ dicken Mikrotomschnitte mit den bekannten drei Farben. An diesen Schnitten zeigte sich auf den ersten Blick nichts von der merkwürdigen Erscheinung, die doch an abgezogenen Streifen so häufig war. Nur in der Nähe der Schnittflächen fanden sich die bekannten Stadien und hier oft in ziemlichen Mengen. Die Färbung kam einem genaueren Studium der Einzelheiten ausserordentlich zu statten. Besonders waren die Anfangsstadien sehr deutlich (Fig. 2 Taf. XI). Ein oder zwei sehr kleine Pünktchen tauchten in der Nachbarzelle auf. Im Uebrigen waren es dieselben Bilder, wie sie schon am lebenden Material zu sehen waren. Wohl zu unterscheiden sind die kleinen, durchgetretenen Knöpfchen von Nucleolen, die häufig aus einem Kerne, der der Membran anliegt, durch das Messer herausgerissen und in die Nebenzelle geschoben werden. Das Wichtigste, was an dem gefärbten Material constatirt werden konnte, war der Nachweis des Weges, den der wandernde Kern einschlägt. Bei Anwendung sehr starker Vergrösserung liess sich in einzelnen Fällen deutlich eine feine, dünne Linie verfolgen, welche die beiden Kernpartien verband, indem sie die Membran durchsetzte, und die mithin den Kanal bezeichnete, durch den der Uebertritt erfolgt war. Diese feinen Linien waren roth gefärbt, da es ja von Kernmasse erfüllte

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0122-0

Kanäle waren. Sie konnten wegen ihrer ausserordentlichen Feinheit keine Risse sein. Vielmehr sind es die Membranporen, die wir als die Communicationswege zwischen den einzelnen Protoplasten ansehen. Waren mehrere Tröpfchen übergetreten, so gelang es oft, beide Kanäle zu erkennen. Häufig war auch eine grosse Partie durch zwei Poren übergetreten (Fig. 3 Taf. XI).

Der Uebertritt der Zellkerne erfolgt also durch die Membranporen. Es ist interessant, dass selbst so grosse Zellbestandtheile, wie es die Kerne sind, vollständig durch diese Kanäle hindurch gehen, dass also gegebenen Falls die Plasmaverbindungen in viel ausgiebigerem Maasse als Verbindungswege fungiren können, als man bisher annahm. Weiter ist eine Thatsache interessant, die ich beiläufig erwähnen möchte. Der Uebertritt findet auch in den Spaltöffnungsmutterzellen, sowie jungen Schliesszellen statt. Dies gibt der Angabe Kohl's[1]) betreffs der Plasmaverbindungen zwischen Schliesszellen und Epidermiszellen eine Bestätigung von unvermutheter Seite.

Der Uebertritt erfolgt also in der Nähe der Schnittflächen. Häufig sind es ganze Gewebecomplexe, in denen er grassirt und die sich durch eine feinkörnige Beschaffenheit ihrer Protoplasten sofort kenntlich machen. Zuweilen sind die unmittelbar benachbarten Zellen afficirt, häufig solche in der 2.—4. Zellreihe weiter. Die Richtung ist so unregelmässig, dass ich nichts Genaueres darüber sagen kann; die Kerne traten theils in der Richtung auf die Wunde zu über, theils in der entgegengesetzten, theils an den Längs-, theils an den Querwänden. In den langen, jungen Gefässbündelelementen war besonders häufig zu sehen, wie der Kern der nächsten intacten Zelle in die durchschnittene hineinquoll, und zwar durch die Querwand. Ganz Aehnliches zeigte sich in den langen und ziemlich breiten Zellen, welche in Reihen angeordnet das Blatt längs durchziehen und sich durch besonders grosse Zellkerne auszeichnen. Die Durchtrittsstelle war hier bedeutend grösser, der Kern lag zu beiden Seiten dieses vermuthlich grösseren Membranporus als eine homogene, intensiv roth gefärbte, wulstige Masse. Nebenbei gesagt, scheinen mir diese Zellen überhaupt noch eine besondere, zur Zeit noch unbekannte Function zu haben. Sie erinnern auffallend an die Zellen des Reizleitungsgewebes von Mimosa pudica. Merkwürdig ist, dass die Durchtrittsstadien durchaus nicht regelmässig an allen Wänden auftreten, sie vielmehr häufig an den Schnittflächen fehlen, um dann wieder ganz

1) F. G. Kohl, Die protoplasmatischen Verbindungen der Spaltöffnungsschliesszellen und der Moosblattzellen. Bot. Centralbl. Bd. LXXII.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0123-6

isolirt, nicht einmal in der unmittelbaren Nachbarschaft der Schnittflächen aufzutauchen. An manchen Präparaten suchte ich überhaupt vergeblich nach ihnen, während sie mir in älteren Präparaten von Allium Cepa, Hyacinthus orientalis, die von gleich jungem Material stammten, bei einer weiteren Durchmusterung unvermuthet entgegentraten. Jeder Cytologe wird sie ebenfalls in seinen Präparaten gelegentlich antreffen.

Bevor ich Weiteres über diese eigenthümlichen Wanderungen berichte, will ich diese Besprechung der Befunde am fixirten Material durch eine Discussion der Farbunterschiede, die an den Kernen sichtbar wurden, beschliessen.

Ein Kern, welcher ein kleines Tröpfchen durch die Membran hat hindurch treten lassen, ist in seinem grösseren Theil tiefblau gefärbt, die Nucleolen sind roth. Nach der Durchtrittsstelle wird sein Inhalt immer dichter, die Farbe bleibt blau, bis sie ganz in der Nähe des Kanals in Roth umschlägt. Dieses feine Spitzchen, der Inhalt des Kanals sowie das durchgetretene Knöpfchen sind intensiv roth gefärbt. Diese Theile erscheinen nahezu homogen und zeichnen sich schon im Leben durch ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen aus. Das Roth war mit dem des Nucleolus und dem der Chromatinschleifen in der Mitose identisch. Dieser Farbunterschied bringt uns auf eine Discussion des diagnostischen Werthes der Färbungsmethoden, überhaupt der Färbungstheorien.

Die Anhänger der chemischen Theorie der Färbung behaupten bekanntlich, dass die verschiedenen Farblösungen chemische Affinitäten zu den Bestandtheilen des Protoplasmas besässen, dass aus Färbungsunterschieden auf Unterschiede der chemischen Zusammensetzung geschlossen werden könne. Die Chromatophilieen seien der Ausdruck chemischer Verwandtschaftsbeziehungen. Auf dieser Grundlage erheben sich Speculationen über den feineren Bau und die chemische Zusammensetzung des Protoplasmas sowie über Stoffwanderungen in denselben, die einer nüchternen Kritik beängstigend werden müssen. Zum Anwalt der letzteren hat sich A. Fischer[1]) gemacht und sehr zur Klärung der Färbungsfrage beigetragen. Es ist durchaus an der Zeit, mit den Hauptconsequenzen seiner Theorien Ernst zu machen.

Der Hauptgedanke der Fischer'schen physikalischen Färbungstheorie ist bekanntlich folgender: Das fixirte Protoplasma ist bei

---

1) A. Fischer, Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0124-1

seiner Färbung nur der Schauplatz physikalischer Vorgänge. Lediglich die wechselnde physikalische Beschaffenheit und das dadurch bedingte primäre Absorptionsvermögen beherrscht die Bevorzugung bestimmter Farben, wenn mehrere geboten werden. Dieselbe chemische Substanz wählt je nach ihrer Dichte bald den einen, bald den anderen Farbstoff. In unserem Falle ist es nun äusserst instructiv, an ein und demselben Bestandtheile des Protoplasmas, nämlich dem Kerne, beide Farben studiren und gleichzeitig die Ursachen der verschiedenen Färbung mit Bestimmtheit angeben zu können. Den Inhalt der Kerne haben wir uns als ein sehr feinkörniges, lockeres Gefüge vorzustellen, in welchem einige dichtere Körper lagern, die Nucleolen. Wenn nun eine so strukturirte Masse durch einen sehr engen Kanal gepresst wird, findet eine starke Kompression des Inhaltes statt. Demgemäss sehen wir, dass der durchgetretene Theil und der in der Nähe des Kanals befindliche roth gefärbt sind, der noch nicht comprimirte hingegen blau bleibt. Ist schon etwa die Hälfte durchgetreten, so sind meist beide roth, der eine Theil ist schon contrahirt, der andere hat sich von seiner Contraction noch nicht erholt. Ganz hindurch getretene Kerne sind ebenfalls roth. Diese Compression kann auch künstlich geschehen beim Centrifugiren; denn wie schon oben bemerkt, gab es gelegentlich Kerne, welche am centrifugalen Ende roth und homogen waren. Ferner möchte ich vorgreifend auf ein weiteres Beispiel hinweisen, welches uns besonders bei Hyacinthus die vom Wundreiz afficirten Kerne bieten (Fig. 5, 6 Taf. XI). Es findet nämlich in ihnen eine Ansammlung und Verdichtung des Inhaltes an der Wundseite statt, und wiederum ist es dieser Rand, der im Gegensatz zum blauen Rest roth tingirt ist. Schliesslich ist jedem Cytologen bekannt, dass postmortal fixirte, also vorher geschrumpfte und contrahirte Kerne roth gefärbt sind. (Selbstverständlich exemplificire ich immer auf das Flemming'sche Färbeverfahren.)

Die Erklärung dieser Thatsachen ist ungezwungen nur mittelst einer physikalischen Theorie der Färbung möglich; sie selber liefern umgekehrt einen schlagenden Beweis für ihre Richtigkeit. Der durchgepresste Theil, die durch Centrifugiren comprimirte Partie der erwähnten Kerne, ist dichter als das Uebrige, färbt sich also anders, trotzdem die chemische Constitution genau die gleiche ist. Wenn die Objecte mit Safranin und dann mit Gentianaviolett gefärbt werden, halten die dichteren Theile den ersten Farbstoff beim Auswaschen energischer zurück wie die lockeren, bleiben mithin roth, während letztere Blau aufnehmen können.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0125-7

Wir haben also im Kern in erster Linie dichtere und lockerere Theile zu unterscheiden. Zu ersteren gehört der Nucleolus sowie die häufig sichtbaren rothen Kugeln, deren Abgrenzung von den Nucleolen nur selten genau gelingt. Zu letzteren ist das übrige Kernplasma zu rechnen, so lange keine Theilung vorhanden ist. Tritt eine solche ein, so contrahirt sich der Inhalt, jedenfalls wohl unter Substanzzufuhr von Aussen, zu einem dichten Faden. Die hierbei auftretende rothe Färbung ist nicht etwa charakteristisch für den Mitosezustand, ist nicht etwa „eine karyokinetische Reaction", sondern nur ein Ausdruck für eine Ansammlung und Verdichtung von Kernsubstanz, die auch bei anderen Zuständen des Kernes, z. B. bei starker Ernährungsarbeit in gefütterten Droserablättern[1]) vorkommt. Der Begriff des Chromatins als einer specifischen Subsanz ist selbstverständlich haltlos, seine Umgrenzung ist auch durch die neueste Definition von W. Magnus[2]) keineswegs schärfer geworden. Ich bin überzeugt, dass auch im Cytoplasma Bestandtheile von roth-färbbarer Dichte sich werden nachweisen lassen, vielleicht unter speciellen Bedingungen. Ueberhaupt ist es ein principieller Fehler, alle roth oder allgemein kernartig gefärbten Körper mit dem Kerne in Beziehung zu bringen: extra-nucleare Nucleolen, hypothetisch vom Kern ausgestossene Körper etc. können ebenso gut Bestandtheile des Cytoplasmas sein.

Doch kehren wir zu unseren durchgetretenen Kernen zurück. Es interessirt zunächst, etwas Näheres über die speciellen Bedingungen zu erfahren, unter denen sich unser Phänomen vollzieht. Ist etwa der Zug, der beim Abziehen der Epidermis wirkt, die Ursache? Ich wandte den Zug gesondert an, indem ich Blätter durch Gewichte oder einfacher mit den Händen bis zur Zerreissungsgrenze zerrte. Auch versuchte ich, die Blätter stark zu biegen, und konnte auf diese Weise an der concaven Seite die Wirkung des Druckes, an der convexen diejenige des Zuges prüfen. Diese Objecte wurden dann fixirt. Ich konnte jedoch nicht jene häufigen Durchtrittsstadien finden, wie sie abgezogene Epidermisstücke charakterisiren.

Dann musste festgestellt werden, was mit den afficirten Zellen geschieht. Dass die Wanderung nicht weiter geht, bemerkte ich bereits. Abgezogene Epidermisstücke von Allium liessen sich nicht weiter cultiviren, sie starben sehr bald ab. Wohl aber fand ich in

1) O. Rosenberg, Physiologisch-cytologische Untersuchungen über Drosera rotundifolia L. Upsala 1899.

2) W. Magnus, Studien an der endotrophen Mycorrhiza von Neottia Nidus avis L. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXV pag. 44.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0126-3

Tradescantia virginica ein Object, welches für eine Untersuchung des Schicksals der kernlosen und mehrkernigen Zellen tauglich war. Ich zog etwa 3—4 Zellagen dicke Streifen an der Basis junger Internodien ab und zwar so, dass sie am unteren Ende am Stengel hängen blieben, und stellte das Stengelstück in einem Gläschen mit Wasser in die feuchte Kammer. Wie bemerkt, tritt bei dieser Procedur Kernwanderung in erwünschter Menge ein. Die abgezogenen Streifen blieben tagelang am Leben. Nach 24 Stunden wurden sie untersucht. Sämmtliche kernlosen und mehrkernigen Zellen waren todt, die Zellen gebräunt, die Kerne mit der netzartigen Struktur, die ihr Absterben beweist. Nur in einem einzigen Falle waren eine kernlose und die benachbarte zweikernige Zelle am Leben geblieben, und zwar noch nach drei Tagen; beide zeigten Plasmaströmung. Der Adventivkern der doppelkernigen Zelle war einer Wand angedrückt, platt und unregelmässig, aber von der typischen, feinkörnigen, lebendigen Struktur.

Um nun die Beziehungen zwischen den verlassenen Zellen und denen mit Einquartirung weiter zu prüfen, und zwar unmittelbar nach der schädlichen Einwirkung, wurden Streifen von Allium nutans, Tradescantia virginica, fluminensis, Tinantia fugax mit Kalisalpeter plasmolysirt. Allium liess kein deutliches Resultat erkennen, sämmtliche Zellen waren nicht mehr plasmolysirbar, mithin todt. Tradescantia und, wenn auch weniger gut, Tinantia lieferten im Durchschnitt Resultate, die uns einen, wenn auch schwachen Anhaltspunkt für eine Deutung gaben. Angewandt wurde eine 6proc. Lösung von KNO_3. Sie wurde am Rande des Deckglases zugesetzt, diffundirte allmählich und plasmolysirte normale Zellen sehr gut.

Die kernlosen Zellen liessen sich durchschnittlich besser plasmolysiren als die mehrkernigen. Der Plasmaschlauch hob sich scharf und deutlich ab, wurde ellipsoidisch und schnürte sich gelegentlich in zwei Hälften ab. Häufiger jedoch waren sie nicht plasmolysirbar. Dies war hingegen fast ausnahmslos der Fall bei den mehrkernigen Zellen, sie liessen sich nur äusserst selten plasmolysiren. Meist begann die Plasmolyse gar nicht, selten fing sie an einem Ende an, hörte aber bald auf. Im letzteren Falle war es möglich, die Lage des eingedrungenen Kernes genauer zu bestimmen. Er lag in dem Saftraum, war nicht etwa zwischen Wand und Hautschicht eingezwängt. Diese Versuche lehren, dass die primär verletzten Theile die mehrkernigen Zellen sind. Wenn wir nun noch berücksichtigen, dass bei einem Schnitt die Kerne der Gefässbündelelemente in die verletzten Zellen streben, sowie die Richtung des Uebertrittes bei abgezogenen Epi-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0127-9

dermisstreifen von Allium nutans beachten, können wir uns ein ungefähres Bild von dem Mechanismus des Uebertrittes machen, das jedoch, ich gestehe es offen, auch mir zunächst nur als dürftiger Nothbehelf erscheint. Die Richtung des Uebertrittes an abgezogenen Epidermisstreifen von Allium ist im Allgemeinen derjenigen des Abziehens entgegengesetzt. Durch das Abziehen werden successive an den Stellen, wo die Loslösung erfolgt, die Zellen, sagen wir zunächst, irgendwie alterirt. Infolge dessen treten nach unserer Anschauung die Kerne der folgenden, noch nicht alterirten Zellen über, gegen die Richtung des Abziehens. Das geht so weiter; jetzt werden die folgenden alterirt, die schon kernlos sind, und die nächste Kernreihe entsendet ihre Kerne. Dass der Uebertritt nicht immer so regelmässig gerichtet ist, stellenweise ganz unterbleibt, zuweilen nach entgegengesetzter Seite oder an den Längswänden geschieht, ist durchaus verständlich. Es können Zellen unverletzt bleiben, erst die folgenden wieder verletzt werden, oder es werden seitlich Zellen etwas früher alterirt. Alles dies ist bei der Menge von Möglichkeiten und Wechselwirkungen in einem solchen vielzelligen Gewebe wohl erklärlich. So kommt denn bei Allium schliesslich das Bild zu Stande, das wir beschrieben haben. In sämmtlichen Zellen ist Uebertritt. Sämmtlich sind sie aber auch todt, weil sie alle systematisch nach einander gestört werden. Bei Tradescantia ist der Uebertritt nicht so häufig, die Wirkung des Abziehens scheint nur sporadisch an einzelnen Stellen aufzutreten, so dass die Beziehung zwischen den correspondirenden Zellen etwas deutlicher zum Ausdruck kommt. Dass bei groben Schnittwunden an den abgeschnittenen Stücken die Richtung des Uebertrittes nicht so klar ist, wird begreiflich, wenn man die gänzlich uncontrollirbare Wirkung eines solchen Schnittes in Betracht zieht. Allgemein gilt, dass nur junge Zellen afficirt werden, die älteren, widerstandsfähigen nicht.

Die Hauptfrage ist: Welches ist diese Affection? Ist es eine Verwundung? Jedenfalls wohl, denn infolge eines mechanischen Eingriffes gehen plötzlich die Zellen zu Grunde; aber sicher eine Verletzung ganz besonderer Art. Nicht jede beliebige Verletzung einer Zelle hat den Uebertritt des Nebenkernes zur Folge, wie man ja überall beobachten kann. Schneidet man ein Haar von Tradescantia virginica entzwei, so geschieht in der Nebenzelle gar nichts. Es müssen also noch ganz specielle Bedingungen zu erfüllen sein, um den geschilderten Effect herbeizuführen. Die plötzliche Erniedrigung des Turgors einer Zelle hat allein noch keinen Einfluss auf den Kern der

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0128-5

Nebenzelle. Dann könnte man daran denken, dass vielleicht sehr kleine Verletzungen der Hautschicht an den Membranporen stattfänden, kleine Löcher entständen, durch welche etwa der Kernsaft sammt dem Kern mit grosser Gewalt herausgespritzt würde, wenn wir gleichzeitig eine Verminderung des Turgors der Nebenzelle annehmen. Die undichten Stellen der Hautschicht könnten in der That sehr wohl bei dem Abziehen durch das Zerreissen der Plasmaverbindungen entstehen. Auf diese Weise könnte das Phänomen rein physikalisch begriffen werden. Doch ist andererseits nicht zu vergessen, dass die eigenthümliche Form der Kerne beim Durchtritt, wie sie bei Allium zu beobachten ist, auf irgend eine Betheiligung der lebendigen Protoplasten hinweist, die durch Contraction und Adspiration den Vorgang befördern. Wir müssen uns begnügen, vorläufig überhaupt die Thatsache zu constatiren, dass bei einer Schädigung unbekannter Art, wie sie besonders beim Abziehen der Epidermis und bei Schnittwunden eintritt, die Kerne junger Zellen von Allium, Iris, Tradescantia, Tinantia etc. durch die Membranen in die Nachbarzelle überwandern, dass diese Reaction momentan erfolgt und dabei die betheiligten Zellen in der Regel zu Grunde gehen. Der augenblickliche Mangel an besonders geeignetem Versuchsmaterial hinderte mich, diese Kernwanderung weiter zu studiren, vor Allem sie mittelst eines noch zu ersinnenden Verfahrens direct unter dem Mikroskop zu beobachten. Ich werde jedoch unser Problem im Auge behalten.

Höchst interessant ist es, dass Kernwanderungen, die den beschriebenen äusserst ähnlich sehen, allem Anschein nach normal vorkommen können, und zwar in dem weiblichen Geschlechtsapparat mancher Gymnospermen. W. Arnoldi[1]) gelang es, die Herkunft der Hofmeister'schen Körperchen in der Eizelle der Abietineen aufzuklären. Er beobachtete, wie aus den Deckschichtzellen, die die Eizelle umschliessen, die Kerne in die letztere hineinwandern, und zwar ebenfalls als Weg die Membranporen benutzen. Die Abbildungen, die er von diesem Vorgange gibt, ähneln auf eine geradezu frappante Weise den Bildern, wie ich sie oft in meinen Abziehpräparaten sah. Interessant ist, dass auch hier die Wanderung durch mehrere Reihen hindurch geht. Wenn die Kerne der Deckschichtzellen ausgewandert sind, treten diejenigen der benachbarten Endospermzellen in sie hinein. Auch mehrkernige und kernlose Zellen entstehen auf diese Weise, aber nur die letzteren Zellen gehen nach ihm zu Grunde. Die durch-

1) W. Arnoldi, Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen. IV. Flora Bd. 87, 1900, pag. 194.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0129-3

getretenen Kerne schildert auch er als glänzend und homogen, sagt jedoch nichts über ihre Färbung. Die einzelnen Stadien gleichen den an Allium und Tradescantia beobachteten ausserordentlich: zuerst die kleinen Tröpfchen, eins oder zwei, der schnabelförmige Auszug des Kernes, die Formänderung der Nucleolen etc. Nur die eigentliche Durchtrittsstelle lässt auf den Arnoldi'schen Abbildungen an Deutlichkeit zu wünschen übrig. Sind die Figuren vollkommen exact, so scheinen die Poren durchschnittlich bedeutend weiter zu sein. Diese Angaben Arnoldi's sind äusserst interessant, weil sie zeigen, dass zuweilen auch normal diejenigen Bedingungen erfüllt werden können, welche wir durch das Abschneiden und Abziehen herbeiführen, ohne sie allerdings noch vor der Hand genauer zu kennen. Voraussetzung wäre allerdings, dass die Erscheinung in der That normal ist und nicht etwa auch durch die Methoden der Präparation verursacht wird, und die Beobachter hier derselben Täuschung unterliegen, wie ich selbst anfangs. Doch ist dies hier kaum anzunehmen, weil die Körperchen von vielen Autoren gesehen wurden und ihr Zusammenhang mit den Kernen der Deckschichtzellen durch Arnoldi's Untersuchung sicher gestellt zu sein scheint. Es liegt auch in diesem Falle der Gedanke an Turgorschwankungen nahe; die grosse Eizelle müsste bei Aenderung ihres Turgors ihre gesammte Umgebung beeinflussen. Ganz Aehnliches hat auch Ikeno[1]) an denselben Zellen von Cycas revoluta gesehen. Zwar keine Durchtrittsstadien, wohl aber eine schnabelförmige Verlängerung nach einer der an diesem Object ziemlich breiten Plasmabrücken, die die Wandzellen mit der Eizelle verbinden.

Eine andere Angabe, die sich in einer Publication Nestler's[2]) findet, lässt sich vielleicht ebenfalls mit unserer Kernwanderung in Zusammenhang bringen. Er gibt nämlich an, dass er zuweilen kernlose und zweikernige Zellen in der Nähe der Wunden beobachtet habe. An Tradescantia zebrina, welche er verwundet hatte, fand er nach 16 Tagen in drei Zellen der ersten Zellreihe gar keinen Zellkern. Die Entstehung solcher kernlosen und mehrkernigen Zellen will er auf einen unvollkommenen Theilungsact zurückführen. Nach unseren

---

1) S. Ikeno, Untersuchungen über die Entwickelung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei Cycas revoluta. Jahrb. f. wiss. Bot. 1898. (S. seine Fig. 6.)

2) A. Nestler, Ueber die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkernes und des Protoplasmas. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Bd. 107, Abth. 1, pag. 708.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0130-4

Erfahrungen ist es jedoch wohl richtiger, diese Phänomene entweder auf die Art der Verwundung zurückzuschieben oder die Präparationsweise wiederum verantwortlich zu machen. Ersteres ist deswegen unwahrscheinlich, weil die Zellen nach 16 Tagen kaum noch gelebt haben dürften, letzteres hingegen ist sehr wohl möglich, wenn Nestler gelegentlich Abziehpräparate hergestellt hat. Jene mehrkernigen und kernlosen Zellen werden also wohl erst künstlich erzeugt worden sein. Auch bei Rasiermesserschnitten könnten sie ev. durch das Schneiden entstanden sein.

Es wird sich empfehlen, Abziehpräparate nur mit Vorsicht zu beurtheilen, sowie bei mehrkernigen Zellen zunächst nach eventuell vorhandenen kernlosen zu fahnden. Es würden dann vielleicht noch andere Fälle dieser merkwürdigen Erscheinung bekannt, die etwas mehr Licht über den feineren Mechanismus verbreiten könnten.

Die traumatrope [1]) Wanderung des Zellkernes.

Der anfangs geschilderte Versuch, durch eine Wunde auf die Anlage der Spaltöffnungsmutterzellen einzuwirken, gab uns vielfach Gelegenheit, die traumatischen Reactionen der Zellkerne zu prüfen. Wir studirten sowohl die Veränderung ihrer Struktur als auch die ihrer Lage und berücksichtigten auch die Wirkungssphäre nach verschiedenen Richtungen und in verschiedenen Geweben. Als Untersuchungsmaterial dienten wieder Blätter von Allium und Hyacinthus, sowie Stengel von Tradescantia und Tinantia. Durchnittlich wurde die Wirkung der feinen, mit dem Rasiermesser geschlagenen Wunden nach 24 Stunden beobachtet. Die Entfernungen wurden von der ersten lebenden, der Wunde benachbarten Zelle bis zu der Zelle gerechnet, von wo die Umlagerung der Kerne nicht mehr deutlich nach einer Seite erfolgte.

Tangl glaubte, dass die Intensität der Wundreaction grösser sei, wenn die Wanderung der Zellkerne gleichsinnig mit dem Zuge der Schwerkraft erfolgen könne. Nestler findet hingegen keinen constanten Unterschied in der Grösse der Reactionssphäre nach oben und unten. Ich vermuthete zuerst, dass vielleicht nach Analogie der Erfahrungen bei der Anlage der Spaltöffnungsmutterzellen die Wanderung der Kerne nach oben intensiver sei als die nach unten. Diese Vermuthung schien sich an dem ersten Object, einem gefärbten Dauer-

1) Da dies Wort sich eingebürgert hat, sei es auch hier angewandt, wenngleich es richtiger „traumatotrop, Traumatotropismus“ heissen müsste. Doch selbst Spencer entschuldigt solche Missbildungen, wenn sie leichter auszusprechen seien.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0131-0

präparat von Allium, in der That zu bestätigen; ich constatirte hier z. B. in dem Parenchym zwei Tage nach der Verwundung unterhalb der Wunde eine Ausdehnung der Reactionszone von 0,7 mm (Maximum), oberhalb hingegen nur eine solche von 0,4 mm (Maximum). Auch Befunde von Tradescantia sprachen dafür. Ich fand jedoch bald auch umgekehrte Fälle und solche, in denen eine vollkommene Gleichgültigkeit der Richtungen zu Tage trat, so dass ich mich der Meinung Nestler's durchaus anschliessen muss. Bemerkenswerth ist jedoch, dass die Breite der Reactionszone in der Längsrichtung durchaus nicht immer gleich gross ist nach beiden Richtungen. Auch schreitet die Reaction durchaus nicht überall parallel mit der Schnittwunde weiter, vielmehr sind es oft einzelne Zellenzüge, in denen die Reaction auf weitere Strecken verfolgt werden kann als anderswo. Schliesslich bleibe nicht unerwähnt, dass hie und da mitten in afficirten Zellen auch einmal eine weniger deutlich afficirte vorkommt.

Ein bedeutender Unterschied besteht in der Ausdehnung der Reaction in der Längsrichtung und in der Querrichtung an Organen mit ausgesprochenem Längenwachsthum, wie es die Blätter von Allium und die Stengel der Commelinaceen sind. Nestler[1]) macht bereits darauf aufmerksam.

In der Nähe von Längsschnitten an dem Stengel von Tradescantia virginica war in der Querrichtung nach 24 Stunden vollkommene Umlagerung nur in der ersten Zellreihe eingetreten, schwächere Dislocation nur bis zu einer Entfernung von 0,16 mm, während in der gleichen Zeit die Reaction in der Längsrichtung um 0,8 mm vorgeschritten war. Die der Wunde unmittelbar anliegenden Zellen zeigten oft eine doppelte Wanderung oder vielmehr eine in einer Resultante verlaufende Wanderung des Kernes. Er war dann dem einen Ende der Zelle genähert, bewegte sich also nicht senkrecht nach der Wundfläche hin. Als Maximum der Ausdehnung der Wundreactionszone gibt Nestler in Uebereinstimmung mit Tangl 0,7—0,8 mm an. Ich fand dies durchschnittlich bestätigt, beobachtete jedoch an Tinantia fugax oft weit bedeutendere Entfernungen. Das Maximum war hier nach 20 Stunden 1,8 mm. Die Geschwindigkeit des Fortschreitens des Reizes war z. B. bei Tinantia 0,08—0,09 mm pro Stunde oder 80—90 μ.

Verschieden weit pflanzte sich der Reiz auch in verschiedenen Geweben fort. Da mir Microtomschnitte zur Verfügung standen, bin ich im Stande, einiges darüber zu bemerken. Zunächst bemerkt schon Nestler, dass die Kerne der Schliesszellen unempfindlich gegen den

1) l. c.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0132-6

Reiz seien; er meint, die Zellen seien zu klein, um deutliche Wanderung des Zellkernes zu zeigen. Ich habe die Kerne der Schliesszellen ebenfalls nicht dislocirt gefunden, wohl aber eine sehr deutliche Dislocation der jungen Spaltöffnungsmutterzellkerne von Allium angetroffen, und zwar noch in einer Region, wo die Reaction der Epidermiskerne nicht mehr sehr deutlich war.

Die Umlagerung der jüngeren Epidermiskerne von Allium und Hyacinthus erwies sich als merkwürdig schwach. Vollständig umgelagert war meist nur die erste Zellreihe. Ja etwas ältere Epidermiskerne von Hyacinthus sind sogar in der ersten Zellreihe nur wenig verschoben. Sehr ausgeprägt ist hingegen die Wundreaction an den gleichen Stellen im Parenchym unter der Epidermis. Die Kerne liegen hier dicht den Querwänden noch in einer Zone an, in der die Epidermiskerne keine Reaction mehr zeigen.

Am schwächsten ist die Wanderung in den noch kernhaltigen Gefässbündelelementen. Eine geringe Andeutung ist höchstens in unmittelbarer Nachbarschaft der Wunde zu constatiren.

Auch die innere Struktur und die Gestalt der Zellkerne erleiden Veränderungen. Allgemein scheint der Substanzgehalt etwas zuzunehmen; besonders auffällig war dies bei Tradescantia viridis der Fall, wo sämmtliche in der Nähe der Wunde gelegenen Kerne reichliche körnige Substanzanhäufungen aufwiesen, die ganz den ersten Theilungsstadien glichen. Eine Theilung selbst beobachtete ich nicht. (Vergl. Fig. 8 *b* Taf. XI.) Die normalen Kerne sind ziemlich verwaschen, substanzarm und führen nur einen Nucleolus (Fig. 8 *a*), während die Wundkerne oft zwei besitzen. Diese Zunahme der Substanz ist verständlich. Nach den Stellen des Verbrauchs ziehen sich selbstregulatorisch plastische Stoffe, und da nach allen Erfahrungen der Kern an allen Lebensvorgängen energischen Antheil nimmt, sehen wir besonders deutlich an ihm eine Vermehrung der Substanz. Auffallender sind jedoch andere Veränderungen in der Lagerung des Kerninhaltes. Nestler berichtet[1]), dass bei Tradescantia viridis die Kerne eine schärfere Contour an der der Wunde abgewandten Seite besässen. Dies konnte ich an lebenden Kernen bestätigen, fand es jedoch an fixirtem Material nicht sehr ausgeprägt. Hingegen lässt sich an fixirtem Material von Allium und ganz besonders schön von Hyacinthus eine Ansammlung und Verdichtung der Kernmasse an der der Wunde zugekehrten Seite beobachten. Normal haben die jungen Kerne von Hyacinthus runde Contouren und sind bei Anwendung der

1) l. c.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0133-1

Flemming'schen Fixirungs- und Färbungsmethoden von einem sehr feinmaschigen, feinkörnigen, blauen Inhalt und zwei rothen Nucleolen erfüllt. Die durch den Wundreiz afficirten Kerne zeigten an ihrem Wundpol eine starke Ansammlung des färbbaren Inhaltes. Sie wird nach dem Wundpol zu immer dichter, die kleinen Tröpfchen scheinen am äussersten Rande zusammenzufliessen, so dass dieser eine homogene Masse bildet (Fig. 5 u. 6). Auf die interessante Färbung solcher Kerne wies ich schon hin: das lockere, blaue Gefüge an der abgekehrten Seite geht successive in die roth gefärbte, homogene Masse der zugewandten Seite über. In den Fig. 5 und 6 ist zugleich zu sehen, wie ein Nucleolus in den unregelmässigen, klumpigen Massen mit aufgegangen ist. Ich brauche kaum zu sagen, dass ich nicht den Nucleolus für die Rothfärbung verantwortlich mache, wie es nach alten Anschauungen nahe läge. Dass hier thatsächlich eine Contraction der Substanz nach dem Wundpole zu vorliegt, kann man deutlich an solchen Kernen sehen, welche im Spiremstadium der Theilung sind. Der Kernfaden ist an dem abgekehrten Ende lose gewunden, nach der anderen Seite werden die Windungen enger, bis sie am Rande zu einer festen Masse verknäuelt sind. Die Umlagerung des Kerninhaltes, die, wie gesagt, besonders deutlich bei Hyacinthus eintritt, geht so weit, als die traumatrope Reaction reicht. In älteren Epidermiskernen war sie überhaupt das einzige Anzeichen für eine Reaction und erstreckte sich so weit, als im darunter gelegenen Parenchym Kernwanderung stattgefunden hatte.

Mit der Umlagerung des Kerninhaltes ist eine Veränderung der äusseren Form verbunden, wenigstens bei Hyacinthus. Die durchschnittlich runden jungen Kerne waren oft etwas gestreckt und wiesen an dem Wundpole eine leichte Lappung auf (Fig. 5 u. 6), die ihnen ein amöbenartiges Aussehen verlieh. Die älteren spindligen Kerne, die sich fast gar nicht aus ihrer Lage entfernen, aber die Verlagerung des Inhaltes erkennen lassen, haben oft an dem Wundpole längere, dickere und zahlreichere Fortsätze (Fig. 7 Taf. XI). Innere und äussere Strukturänderungen waren nicht etwa eine Folge der durch die Wunde geschaffenen veränderten Bedingungen für das Eindringen der Fixirungsflüssigkeiten; denn an den Schnittflächen der Blattstückchen ist nichts dergleichen wahrzunehmen.

Die Erklärung für diese Veränderungen des Kernes möchte vielleicht in Folgendem zu suchen sein. Viele Gründe nöthigen uns zu der Annahme, dass der Kern bei den meisten Lebensvorgängen eine hervorragende Rolle spielt. Zwar ist es nicht nöthig, wie

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0134-7

Pfeffer[1]) hervorhebt, dass der Kern mit dictatorischer Souveränität in der Zelle herrscht, vielmehr beruhen die cellularen Lebensprocesse auf einer Gesammtthätigkeit des Protoplasmas, d. h. auf einer vereinten Wirkung von Cytoplasma und Zellkern. Wir wissen jedoch, dass er ein unersetzliches Glied der Zelle ist. Demgemäss sehen wir bei den verschiedensten Lebensthätigkeiten gerade an ihm oder seiner Lage charakteristische Veränderungen. Wir können uns den Zellkern vielleicht als eine Art Knotenpunkt vorstellen für die Bahnen, die die Processe des Form- und Stoffwechsels gehen, eine chemische und dynamische Umsetzungscentrale in der Zelle. Die Ansammlungen in seinem Innern bei Verwundung würden etwa das Anzeichen für eine Stoffströmung sein, die über den Kern geht und die nach der Wunde sich ergiesst, weil dort Wachsthum, Zellhautvergrösserung etc. nöthig wird. Solche Stoffe werden vielleicht in dem Kerne besonders vorbereitet, gebrauchsfertig gemacht und dann in gelöster Form dem Plasma zur Weiterbeförderung übergeben. Dieser Strom im Kerne könnte sich möglicherweise an der einen Seite stauen, gerade an der Austrittsstelle, beim Lösen, und jene Ansammlung an dem Wundpole hervorrufen. Auch jene häufigen und dicken Stränge, die von dem älteren Hyacinthuskern zur Wunde laufen, sowie die Plasmastränge, die ihn mit dem wachsenden Ende verbinden, weisen auf so etwas hin.

Meine lebenden und gefärbten Präparate zeigten mir in der Nähe der Wunden des öfteren Theilungen der Kerne. Diese erfolgten stets nach dem mitotischen Typus, unzweifelhafte Fälle von Amitose kamen nie vor. Bisquitförmige Formänderungen (Fig. 8 *b*) sind nicht beweisend, um so mehr als die Form der afficirten Kerne sehr variabel ist. Oft können auch nicht ganz scharf gefärbte Metaphasen dem ungeübten Beobachter Bilder von Amitosen vortäuschen. Ueberhaupt bedarf die Amitosenfrage durchaus noch einer umfassenden und energischen Untersuchung, um einer befriedigenden Lösung zugeführt zu werden.

Regeneration der Epidermis von Tradescantia virginica.

Als es sich darum handelte, das Schicksal jener übergetretenen Kerne, welche bei dem Abziehen oberflächlicher Streifen an Tradescantia virginica auftraten, zu verfolgen, wurden die Stengelstücke sammt den an ihnen hängenden Streifen (vgl. oben) einige Tage lang im feuchten Raume gehalten. Da, wie oben bemerkt, die kernlosen

1) W. Pfeffer, Ueber den Einfluss des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. Ber. d. math.-phys. Cl. d. kgl. Sächs. Akad. d. Wiss., 1896, pag. 511.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0135-3

und die mehrkernigen Zellen zu Grunde gingen, hatte ich die Möglichkeit, durch das Abziehen in der Epidermis überall verstreut einzelne Zellen und kleine Zellgruppen abzutödten, also sehr kleine Wunden anzubringen, die weiterhin dadurch ausgezeichnet waren, dass die todten Zellen unverletzte Membranen besassen, die Wunde mithin keine direct offene war. Als ich solche Streifen nach 24 Stunden einer mikroskopischen Untersuchung unterwarf, zeigte die Epidermis interessante Regenerationserscheinungen, die noch nicht beschrieben sind, und an denen sich die Zellkerne in sehr charakteristischer Weise betheiligten. Die botanischen Schriftsteller, die speciell über Regeneration und Vernarbung handelten, sind hauptsächlich Tittmann[1]) und Massart.[2]) Ersterem gelang es auf keine Weise, eine Regeneration der Epidermis aus den Epidermiszellen selbst zu beobachten, er bestätigte somit die Ausnahmestellung der Epidermis, wie sie bis dahin feststand. Blätter von Sempervivum, Sedum, Echeveria, an denen er Streifen von Epidermis abzog, gingen zu Grunde, Aloeblätter regenerirten entfernte Epidermisstücke in der üblichen Weise, indem eine unter der Wunde entstehende Korkschicht den Abschluss bewirkte. Auch im feuchten Raume cultivirte Blätter zeigten nichts wesentlich Anderes. Die entblössten Parenchymzellen wuchsen aus, bildeten Callus, in welchem sich eine Korkschicht differenzirte. Massart hat diesen Beobachtungen nichts Wesentliches hinzugefügt. Er macht einen Unterschied zwischen jungen und alten Blättern. Letztere verschliessen ihre Wunden nur durch Kork, die ganz jungen Blätter regeneriren verloren gegangene Stücke vollständig, und zwar bilden ihre noch meristematischen Zellen ohne Weiteres neben dem übrigen Gewebe auch eine neue, normale Epidermis, wie er dies z. B. für Lysimachia vulgaris (vgl. seine Fig. 57) angibt.

Die kleinen Wunden in der Epidermis von Tradescantia wurden nun in folgender Weise reparirt. Die den abgestorbenen Zellen benachbarten Epidermiszellen stülpen in erstere Schläuche hinein und füllen sie auf diese Weise vollkommen aus. Circumskripte Stellen der Membran beginnen zu wachsen, es entstehen flache Ausbuchtungen, diese vergrössern sich und schieben sich allmählich in die todte Zelle hinein, indem sie die Plasmareste, unter denen der Kern noch lange deutlich bleibt, vor sich herdrängen (Fig. 9 Taf. XI). Die Ansatzstelle des Schlauches ist als feine Linie sichtbar. Stösst eine

1) H. Tittmann, Beobachtungen über Bildung und Regeneration des Periderms etc. Jahrb. f. wiss. Bot., 1896, pag. 12.

2) J. Massart, La cicatrisation chez les végétaux. Bruxelles 1898.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0136-9

solche Zellproliferation an eine zweite, ebenfalls an eine todte Zelle grenzende Membran, so wird diese auch ausgedehnt und ausgewölbt, so dass sich ein Zellschlauch durch mehrere Zellen hindurch arbeitet. Natürlich wird seine Gestalt sehr unregelmässig, verzweigt, lappig, keulenförmig. Dadurch, dass sämmtliche Nachbarzellen auswachsen, stossen schliesslich die verschiedenen Schläuche auf einander, lagern sich fest zusammen und bewirken so einen festen Verschluss (Fig. 11 und 12 Taf. XI). Zwischen den Membranen sind die Reste des Plasmas als dunkle Linien noch erkennbar, oder sie liegen als Klumpen in den Ecken, können aber auch zuweilen so vollkommen verschwinden, dass man höchstens an einer leichten Bräunung der ziemlich dicken Membranen ihre einstige Anwesenheit erkennt. Sie scheinen resorbirt oder mit der Membran innig verschmolzen zu werden. Wenn nur eine einzige Zelle die Ausfüllung einer todten Nachbarzelle übernimmt, wird beinahe das normale Bild wieder hergestellt, nur dass jetzt aus zwei Zellen eine geworden ist, wie z. B. in Fig. 13. Hier ist die Querwand ausgestülpt, der Schlauch füllt die zweite Zelle so glatt aus, dass man besonders, da die Ansatzstelle des Schlauchs noch als feine Linie sichtbar ist, zwei Zellen vor sich zu haben glaubt, von denen die eine ohne Kern ist. Wenn es verhältnissmässig grosse Flächen zu repariren gilt, so verbreitern sich die Schläuche oft plattenartig, wachsen nach oben aus und legen sich jetzt über die todten Zellen, die durch die Deckzelle durchscheinen. Letztere erreicht oft grosse Dimensionen und ist sehr unregelmässig lappig gestaltet. Zuweilen kommt auch eine Parenchymzelle nach oben und quillt plattenartig über die Epidermis hinweg. Die Nebenzellen des Spaltöffnungsapparats vermögen ebenfalls auszuwachsen, ja ich sah sogar einmal unzweifelhaft, dass eine Schliesszelle sich an dem Wundverschluss betheiligte, wie Fig. 12 veranschaulicht. Von den vier Nebenzellen ist nur eine in der ursprünglichen Form erhalten geblieben, die untere ist ausgewachsen, die beiden anderen sind verschwunden und theils durch benachbarte Epidermiszellen, theils durch eine Schliesszelle ausgefüllt. Diese hat bei dem Process ihr Chlorophyll verloren, ganz so wie es nach den Erfahrungen Massart's [1]) an den grünen Blattzellen und nach denen von v. Bretfeld [2]) in den stärkehaltigen Zellen von Knollen geschieht, wenn sie sich am Wundverschluss betheiligen. Der Zellkern hat seine für die Schliesszellenkerne charakteristische

1) l. c.

2) v. Bretfeld, Ueber Vernarbung und Blattfall. Jahrb. f. wiss. Bot. 12, 1880, pag. 135.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0137-4

Lage an der Spaltwand verlassen. Ob an die Stelle der Chlorophyllkörner Leucoplasten treten, konnte nicht entschieden werden, weil dies Präparat in Glycerin eingebettet werden musste, um es durchsichtiger zu machen, und bekanntlich beim Abtödten der Zelle die Leucoplasten spurlos verschwinden.[1]) Die intacte Schliesszelle hatte ihr Chlorophyll sammt der Stärke behalten.

Die austreibenden Zellen können bedeutende Grösse erreichen und ihr Volumen viele Male vergrössern. Eine normale Zelle ist durchschnittlich 0,18 mm lang und 0,03 mm breit. Ausgewachsene Zellen gab es von 0,38—0,43 mm Länge und 0,080 mm Breite. Trotzdem habe ich niemals in den Calluszellen von Tradescantia virginica eine Theilung beobachtet, selbst nach mehreren Tagen nicht. Bei Allium nutans traf ich hingegen einige an. Kleine Wunden, die an den jungen Theilen der noch in den Hüllen feststeckenden Blättchen durch starke Biegung und Faltung spontan entstanden, zeigten ähnlichen Verschluss, nur eben mit Theilungen. Die älteren Epidermiszellen von Tradescantia viridis scheinen also einer Theilung nicht mehr fähig zu sein.

Die Richtung, nach der die Zellen austreiben, ist nicht bestimmt, bevorzugt werden die Querwände. Ein Fall war interessant. Das obere Ende einer Epidermiszelle war ausgewachsen, hatte das obere Stück einer Längswand vor sich hergestülpt und war nun in entgegengesetzter Richtung in die todte Nachbarzelle nach unten hineingedrungen, so dass die ganze Zelle eine ∩-Form bekam. Der ursprünglich negativ geotropische Pol war jetzt positiv geotropisch geworden.

Auch ältere Zellen in der Mitte der Internodien vermögen auszuwachsen und Wundverschluss herbeizuführen. Die Wunden erzeugte ich hier durch leichtes Schaben, eine Methode, die jedoch deswegen nicht rathsam ist, weil die Wunden meist zu gross werden.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen ergibt sicht, dass die Epidermis in Bezug auf Regenerationsfähigkeit durchaus keine Ausnahmestellung einnimmt. Ihr von anderen Autoren angegebenes abweichendes Verhalten liegt nicht etwa in einer Wachsthumsunfähigkeit der Epidermiszellen begründet, sondern in der Unzweckmässigkeit der Versuchsanstellung. Zunächst dürfen die Wunden nicht zu gross sein, weil die durch keine Theilungsfähigkeit unterstützten Epidermiszellen grössere Flächen nicht zu überziehen vermögen und so nothwendig ein aus dem Parenchym stammender Callus an ihre Stelle tritt. Weiter

1) Vgl. A. Zimmermann, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle I, 1893, pag. 4.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0138-0

setzen die zerrissenen, bald antrocknenden Zellwandreste bei kleineren Wunden dem Vordringen der Epidermiszellen aus physikalischen Gründen Widerstand entgegen.

An der Regeneration betheiligt sich der Zellkern in einer Weise, die zwar nichts fundamental Neues bietet, jedoch wegen ihrer Ausgeprägtheit interessiren dürfte und deswegen im Folgenden kurz geschildert werden soll.

Die Kerne der Zellen, die den Wundverschluss herbeiführen, sind etwas grösser als die normalen. Während letztere etwa einen Durchmesser von 16 μ haben, weisen jene einen solchen von 18—19 μ auf. Sie sind rund, scheibenförmig und lassen, wie auch die normalen, auffallender Weise keine Nucleolen erkennen, sind vielmehr gleichmässig von einer dichten, feinkörnigen Masse erfüllt. Das Plasma ist etwas reichlicher und zeigt reichere netzige und fädige Vertheilung. Leucoplasten sind in grosser Menge vorhanden.

Das erste Anzeichen, welches das Austreiben einer Zelle an einem bestimmten Punkte ankündigt, ist, dass der Kern dorthin wandert und sich der Membran dicht anschmiegt. Meist trifft man schon ein etwas weiteres Stadium: die betreffende Stelle baucht sich sanft aus, und zwar ganz umschrieben, etwa so weit der Kern der Wand anliegt. Sobald dieser locale Wachsthumsprocess der Membran eingeleitet ist, zieht sich der Kern zurück, bleibt jedoch in der Nähe des auswachsenden Schlauches und ist mit der dichten Plasmaschicht in seinem Ende durch Plasmastränge in directer Verbindung. Er folgt der Spitze in einiger Entfernung, bis ihn etwa die Nothwendigkeit, eine weitere Ausstülpung zu veranlassen, nach einer anderen Stelle ruft. Hier leitet er wieder in der beschriebenen Weise locales Wachsthum der Membran ein. Am besten lässt sich diese soeben skizzirte Thätigkeit des Kernes an einigen concreten Beispielen veranschaulichen, die wir an der Hand unserer Bilder geben wollen. Es muss jedoch gleich gesagt werden, dass wir bei der Deutung der Vorgänge oft auf Schlüsse angewiesen sind, da es uns trotz vielfacher Versuche nicht gelingen wollte, den Kern während längerer Zeit auf seiner Wanderung zu begleiten. Epidermisstückchen in dem hängenden Tropfen einer isotonischen Zuckerlösung blieben zwar längere Zeit am Leben, liessen jedoch bald einen Stillstand des Regenerationsprocesses und damit der Kernwanderungen erkennen, so dass nur ein kleiner Theil der letzteren beobachtbar war. Ich war also genöthigt, die abgeschnittenen Stückchen in der feuchten Kammer zu cultiviren und von Zeit zu Zeit unter dem Mikroskop den Fortgang zu controlliren.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0139-9

Aber selbst auf diese Weise liess sich nicht allzu viel erreichen. Am besten erhalten sich die Objecte, wenn man den Streifen am Stengel hängen lässt. Ich konnte mithin nur Phasen sehen und musste die übrige Kette der Erscheinungsreihe auf dem Wege des Schliessens ergänzen. Im Uebrigen sprechen aber schon unsere Figuren für die Richtigkeit unserer Deutung.

Auf unserer Fig. 10 Taf. XI sehen wir, wenngleich nur schwer in den Umrissen zu verfolgen, drei abgestorbene Zellen, welche von den benachbarten lebendigen mehr oder weniger ausgefüllt sind. Besonders sind die Zellen mit den Kernen *a* und *c* instruktiv. Als ich zuerst beobachtete, lag *a*, wie es die Figur zeigt. Die Aussackung, in der er liegt, ist die letzte, die er gemacht hat. Es ist anzunehmen, dass er der Reihe nach die übrigen drei gebildet hat. Jede von ihnen hat etwa denselben Durchmesser wie der Kern. Auch ist nicht einzusehen, weshalb diese umständlichere Art des Ausfüllens gewählt wurde, wo doch eine grosse Ausbauchung genügt hätte, wenn eben nicht der Kern nothwendig an der zum Wachsthum bestimmten Stelle gegenwärtig sein müsste. *a* hatte seine Aufgabe erledigt, wir sehen ihn demgemäss bereits nach 30 Min. den Schlauch verlassen und sich an seinen Eingang legen, wo er während der folgenden drei Tage liegen blieb. Kern *e* hat schon eine Ausstülpung bewirkt und blieb in der Nähe der fortwachsenden Spitze liegen. Sind mehrere Ausstülpungen vorhanden, so ist es sehr charakteristisch, dass der Kern stets in der Nähe, resp. unmittelbar an der jüngsten liegt, wie z. B. *d* und *c*. Letzterer hatte ganz wie *a* das Wachsthum eben eingeleitet, zog sich also zurück und lag nach drei Tagen an der gegenüber liegenden Wand. *f* hatte sich ebenfalls etwas zurückgezogen. In Fig. 9 hatten sich *a* und *b* nach vier Stunden nach den gegenüberliegenden Wänden zurückgezogen, nach 24 Stunden waren sie noch weiter zurückgegangen, die Schläuche waren grösser geworden. Nach zwei Tagen war nahezu vollkommener Abschluss erreicht.

Ist einmal eine Aussackung angelegt, so wächst sie auch ohne eine solche auffällige Betheiligung des Kernes weiter. Sie kann sich jetzt beliebig verbreitern; man wird jedoch fast ausnahmslos finden, dass ihr Ausgangspunkt etwa die Breite des Kerndurchmessers hat. Sind die Ansatzstellen einmal etwas breiter, so könnte man sich vorstellen, dass der Kern an dieser Stelle entlang geglitten sei. Durch nachträgliche Ausdehnung der Zelle, die zu Abrundungen und Ausbiegungen führt, wird übrigens in manchen Fällen das ursprüngliche Bild etwas verwischt, und es lassen sich vielleicht hierauf einige Ausnahmen zurückführen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0140-0

Das Wachsthum der Zellmembranen erfolgt also hier nicht passiv dadurch, dass der Turgor der Zellen die Membranen im Ganzen auswölbt und dehnt, sondern ganz local und unter nothwendiger Mithilfe des Kernes. Er legt sich dicht an die zum Wachsthum bestimmte Stelle an, verändert hier vielleicht die Plasticität der Membran, lockert sie auf, so dass hier gewissermassen ein locus minoris resistentiae geschaffen wird, an dem sich mit Beihilfe des Turgors die Membran vorwölben kann.

In unserem Falle ist die Rolle des Zellkernes viel genauer präcisirt als etwa bei der Bildung der Zellhaut. Hier genügt die Anwesenheit des Zellkernes überhaupt; ja er kann sogar aus einiger Entfernung durch die Plasmafäden auf separirte Plasmastückchen seinen Einfluss ausüben.

Die Einwirkung des Kernes kann eine materielle oder eine dynamische oder beides zusammen sein. Für die dynamische spricht die grosse Nähe des Zellkernes an der Actionsstelle, die bei der Produktion von Stoffen nicht so nöthig sein würde, denn wir sehen auch in stark wachsenden Pflanzenzellen den Kern nur in der Nähe der fortwachsenden Spitze liegen, nicht aber der Membran unmittelbar angeschmiegt, so dass hier nur eine materielle Einwirkung vorzuliegen scheint. Diese kann und wird auch bei dem Auswachsen älterer Membranen in Frage kommen, in erster Linie sind jedoch wohl die „Schwingungs- und Bewegungszustände, die vom Zellkerne ausstrahlen“,[1]) wirksam.

Strasburger hat früher über diesen Gegenstand eine ganz ähnliche Ansicht ausgesprochen, indem er sagt[2]): „Wenn eine alte Wand von Neuem in Flächenwachsthum eintreten soll, da mag in der That das angrenzende Protoplasma erst eine Action auf dasselbe ausüben, durch welche die Dehnbarkeit erhöht wird.“ Diese Action übt vor Allem der Zellkern aus, wie wir sahen.

Haberlandt[3]) beobachtete an den Ausstülpungen, die er untersuchte, dies enge Anlegen des Kernes nicht. In den jungen Epiblemzellen von Pisum sativum und Cucurbita Pepo erfolgte die Anlage des Wurzelhaares dem Kerne gegenüber, ohne dass er der Stelle anlag, bei Triticum vulgare, Zea Mays u. a. sogar in einiger Entfernung vom Kern. Diese Beobachtungen — vorausgesetzt, dass sie richtig

1) Pfeffer l. c. pag. 510.

2) E. Strasburger, Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882, pag. 179.

3) l. c. pag. 46—47.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0141-5

sind, denn es müssen die allerjüngsten Auswölbungen studirt werden — zeigen, dass in jungen, zartwandigen Zellen eine enge räumliche Beziehung zwischen Kern und Ausstülpungszone nicht erforderlich ist.

Die Bilder, die sich uns bei der Regeneration der Epidermis boten, erinnern auffallend an die Thyllenbildung; die beiden Processe sind auch in der That dieselben. Hier ähneln Haberlandt's Beobachtungen sehr den meinigen. Der Kern liegt an der Stelle, wo die Thylle angelegt werden soll. Bei Monstera deliciosa geht der Kern in die einzige Blase hinein und bleibt darin, bei Robinia pseudacacia bleibt er in der Holzzelle. Haberlandt's Vermuthung, dass er dies deshalb thäte, weil er die Bildung der anderen Thyllen anregen müsse, erscheint nach unseren analogen Erfahrungen an Tradescantia virginica vollkommen berechtigt.

Schlussbemerkungen allgemeiner Natur.

Unsere verschiedenartigen, etwas divergenten Studien lassen sich doch am Schlusse für einige allgemeine Betrachtungen verwerthen, die, wie ich hoffe, vor Allem den Sinn der traumatropen Wanderung des Zellkernes deutlicher machen.

Durch einige Experimente hatten wir am Anfang gezeigt, auf welche Weise sich die constant polarisirte Wanderung des Zellkernes bei der Anlage der Spaltöffnungsmutterzellen umkehren lasse und da besonders zwei Experimente von Wichtigkeit gefunden. Nach dem einen gelang es, den Spaltöffnungsgrossmutterzellkern dadurch nach der entgegengesetzten Richtung zu dirigiren, dass man die Zellen nach der entgegengesetzten Richtung fortwachsen liess; in dem anderen bewirkte der traumatrop wirkende Reiz einer Verwundung desselben. Beide Erscheinungen lassen sich, so verschieden sie zu sein scheinen, vereinigen. Ueber die Deutung der ersten sprachen wir bereits, über die letzte seien nunmehr einige Betrachtungen angestellt.

Die traumatrope Wanderung ist eine Reizerscheinung, wie alle physiologischen Processe im Gegensatz zu den physikalischen. Damit ist die Erklärung abgelehnt, dass es sich hier um einen mechanischen (d. h. einfach mechanischen im physikalischen Sinne, denn mechanisch bedingt sind auch die Lebensvorgänge, so lange wir sie naturwissenschaftlich betrachten) Vorgang handle, der durch das Ausströmen von Flüssigkeiten nach den plötzlich ihres Turgors beraubten, verletzten Zellen hervorgerufen werde. Ausreichende Gründe dagegen hat schon Nestler beigebracht. Das erste Glied unserer vitalen Erscheinungskette ist die Abtödtung einzelner Zellen, das letzte eine an Intensität

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0142-1

allmählich abnehmende Wanderung der Zellkerne nach der Wunde. Wollen wir eine nur einigermaassen befriedigende Erklärung haben, so müssen wir über die dazwischen liegenden Processe wenigstens einige Vermuthungen versuchen.

Fragen wir nach einem Zwecke, den die Kerne verfolgen könnten, so bietet uns sofort der nächstliegende dar: es soll die Wunde wieder geschlossen werden. Zwar wissen wir, dass die teleologische Betrachtungsweise noch keine Erklärung gibt; sie ist jedoch als heuristisches Prinzip werthvoll, da durch diese uns von unserem persönlichen Handeln so vertraute Beziehung zwischen Zweck und Mittel sofort auf eine engere Auswahl möglicher Erklärungen hingewiesen wird. Erst die jetzt anhebende genauere Prüfung entscheidet über ihre Zulässigkeit. Die Kerne wandern also nach dem einen Ende, weil da vielleicht jene Schicht schmaler Zellen gebildet werden soll, die als Wundkork bezeichnet wird. Da jedoch die neuen Theilungen nur unmittelbar an der Wunde erfolgen, ist nicht einzusehen, weshalb diese Wanderung über die ganze Zone sich ausdehnt. Auch in den der Wunde benachbarten Zellen braucht bei Wundzellbildung durchaus keine ungleiche Zelltheilung einzutreten, vielmehr ist diese erst ein Secundäres. Wie wir sahen, treiben die Zellen bei Tradescantia aus, und weil sie in erneutes Wachsthum treten, wandert der Kern nach dem Ende und folgt ihm später. Dies gibt uns einen Wink über den ganzen Vorgang der traumatropen Reaction. Das energische, erneute Wachsthum sämmtlicher Zellen der Umgebung, welches eine Annäherung der durch die Gewebespannung so wie so erweiterten Wundränder bewirken soll, ist die nächst erkennbare Ursache für die traumatrope Wanderung des Zellkernes und Plasmas. Letztere erfolgt, weil, wie wir sahen und aus Haberlandt's Untersuchungen wissen, bei energischem Spitzenwachsthum oft der Kern der wachsenden Spitze genähert ist und sich eine Plasmaansammlung dort findet.

Andere Erklärungen sind sämmtlich nicht so befriedigend. Man könnte sagen, dass der ursprünglich nur für die ersten Zellen berechnete Reiz sich nach reizmechanischen Gesetzen fortpflanze, ohne sichtbaren Zweck, zumal da wir wissen, dass sämmtliche Protoplasten unter einander in lebendigem Connex stehen. Man könnte meinen, dass der Strom der Assimilate nach den Stellen des Verbrauches die einzige Ursache sei. Dem stehen jedoch folgende Fragen gegenüber: Wesshalb pflanzt sich der Reiz am Stengel nur in der Längsrichtung fort,

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0143-7

fast gar nicht in der Querrichtung, trotzdem gerade die Längswände viele Plasmaverbindungen besitzen? Weshalb sind die Kerne der Schliesszellen empfindungslos gegen den Wundreiz, wenngleich Plasmaverbindungen mit den Epidermiszellen da sind? Wesshalb ist die traumatrope Umlagerung im Blattparenchym stärker als in der Epidermis, wie bei Allium und Hyacinthus? Wesshalb ist sie in den Gefässbündelelementen so schwach? Wesshalb erfolgt bei Längsschnitten die Querwanderung der Kerne nicht senkrecht zur Wunde, sondern oft schräg? Diese Fragen werden am ungezwungensten durch unsere Hypothese beantwortet. Die plötzliche Unterbrechung des Gewebezusammenhanges wirkt als Reiz zum Wachsen. Dies geschieht natürlich in der Richtung, die den meisten Spielraum gewährt. Daher starke Reaction in der Längsrichtung, schwache und schräge Wanderung in der Querrichtung. Daher auch die Empfindungslosigkeit der Schliesszellen. Fest unter sich verbunden und unter die Fläche der Epidermis gedrückt, sind sie unabhängig von den Wachsthumsbewegungen der letzteren. Die Spaltöffnungsmutterzellkerne reagiren noch, und zwar aus entgegengesetzten Gründen. Die starren Gefässbündelelemente sind keines ergiebigen Wachsthums mehr fähig. Das Parenchym mit seiner positiven Gewebespannung wird bei plötzlich einseitig aufgehobenem Druck sich ganz besonders energisch ausdehnen, die Epidermis weniger.

Dass es thatsächlich die Wachsthumsrichtung ist, die die Lage des Zellkernes bestimmt, zeigte mir z. B. noch folgender Versuch. Gewebestückchen von Tradescantia virginica, welche auf die angegebene Weise an vielen Stellen verwundet waren, wurden nach 24 Stunden, während welcher Zeit traumatrope Umlagerung mit anschliessender Regeneration eingetreten war, durch einen Rasiermesserschnitt von neuem verletzt, und es wurde nun darauf geachtet, wie sich die ursprünglichen Bewegungen des Protoplasten diesem neuen Reize gegenüber verhalten resp. verändern würden. Ist es etwa nur der Wundshock, der als auslösender Reiz fungirt, so müsste die neue Wunde, wenn auch vielleicht etwas schwächer, so doch in derselben Richtung wirken, wie die alte.

Ein specieller Versuch sei herausgegriffen. Die unmittelbar benachbarten Zellen, welche vorher noch gesund waren, zeigten Umlagerungen und Ausstülpungen. Eine in der zweiten Reihe befindliche Zelle, welche nach oben in eine Nachbarzelle einen Schlauch getrieben hatte, und deren Kern wie üblich etwa an dem Eingange dieses Schlauches lag, hatte den Kern nicht nach der neuen Wunde

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0144-3

hin gesandt. Vielmehr lag er gemäss den Wachsthumsverhältnissen, wie sie in dieser Zelle herrschten, der fortwachsenden Spitze genähert. Ganz in der Nähe war ein vollkommen analoger Fall, wo ebenfalls der Kern durch die neue Wunde nicht irritirt wurde, sondern in einer nach der alten gerichteten Ausstülpung lag. Ein anderer Kern lag, trotzdem seine Zelle an die neue Wunde grenzte, doch an einer entfernten Stelle an der Membran, um hier einen Regenerationsschlauch in eine früher abgestorbene Nachbarzelle zu treiben. Aehnliche Beispiele liessen sich in Menge anführen. Sie alle unterstützen unsere Ansicht, dass die traumatrope Wanderung der Zellkerne deswegen erfolgt, weil in der Umgebung der Wunde sämmtliche Zellen zu wachsen beginnen, und bei Spitzenwachsthum der Zellkern seine centrale Lage aufgibt und sich sammt einer reichlichen Plasmamenge nach dem wachsenden Ende zieht. Natürlich wachsen nicht alle so ausgiebig, wie unter besonders günstigen Umständen die zunächst liegenden Zellen bei Tradescantia. Aber doch bestreben sich die Wundränder, zusammen zu ziehen durch die vereinte Wirkung der Zellen des ganzen Complexes.

Uebersicht über die Ergebnisse.

1. Es glückte, den polaren Process der Spaltöffnungsanlage bei den betreffenden Monocotylen umzukehren durch die Wirkung:
   a) der Centrifugalkraft,
   b) des traumatropen Reizes und
   c) der umgekehrten Wachsthumsrichtung.

2. Die constante Wanderung des Zellkernes nach dem oberen Theile der Zelle bei obigem Processe hängt mit der Wachsthumsrichtung zusammen.

3. Beim Abziehen junger Epidermisstückchen oder bei Schnittwunden tritt aus noch nicht aufgeklärten Gründen eine momentane Wanderung der Kerne durch die Membranporen auf.

4. Letztere sind auch an den Spaltöffnungsmutterzellen und damit auch an den Schliesszellen vorhanden.

5. Künstlich hervorgerufene Dichtigkeitsunterschiede der Kernsubstanz verursachten verschiedene Färbung, eine Thatsache, die sich ungezwungen nur durch Fischer's physikalische Färbungstheorie erklären lässt.

6. Die durch den Wundreiz afficirten Kerne von Hyacinthus lassen eine Aenderung der Form und Verlagerung ihres Inhaltes erkennen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0145-9

7. Die traumatrope Wanderung der Zellkerne ist auf ein durch die Wunde hervorgerufenes erneutes Wachsthum der Wundzone zurückzuführen.

8. Die Epidermis ist im Stande, unter günstigen Umständen sich aus sich selbst zu regeneriren.

9. In älteren, von neuem wachsenden Zellen von Tradescantia bewirkt der Zellkern wahrscheinlich eine Auflockerung und erneute Plasticität der Membran.

Leipzig, October 1900.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XI.

Die Figuren wurden mittelst eines Abbé'schen Zeichenapparates gezeichnet.

Fig. 1. Kern aus einem jungen, abgezogenen Epidermisstreifen von Allium nutans. In dem oberen Winkel der Zelle ist er an zwei Stellen durch die Membran getreten. Nach dem Leben. Vergr. 1040.

Fig. 2—4. Verschiedene Epidermiskerne von Allium nutans, die im Begriffe sind, durch die Membranen zu wandern. In Chromosmiumessigsäure fixirt, mit Safranin-Gentianaviolett-Orange-G tingirt. Die tiefschwarz gezeichneten Stellen sind roth, die übrigen blau gefärbt. In zwei Fällen ist die Durchtrittsstelle zu sehen. Vergr. 1040.

Fig. 5 u. 6. Durch einen Wundreiz afficirte Kerne aus der Epidermis von Hyacinthus orientalis. Fixirung und Färbung wie in Fig. 2—4. Vergr. 1040.

Fig. 7. Dasselbe. Aelterer Kern. Vergr. 320.

Fig. 8. Kerne von Tradescantia fluminensis; *a* normal, *b* in der Nähe einer Wunde. Ein Kern zeigt eine Einschnürung. Fixirung und Färbung wie oben. Vergr. 320.

Fig. 9. Epidermisstück von Tradescantia virginica in Regeneration begriffen. Nach Verlauf von 24 Stunden nach dem Leben gezeichnet. Vergr. 320.

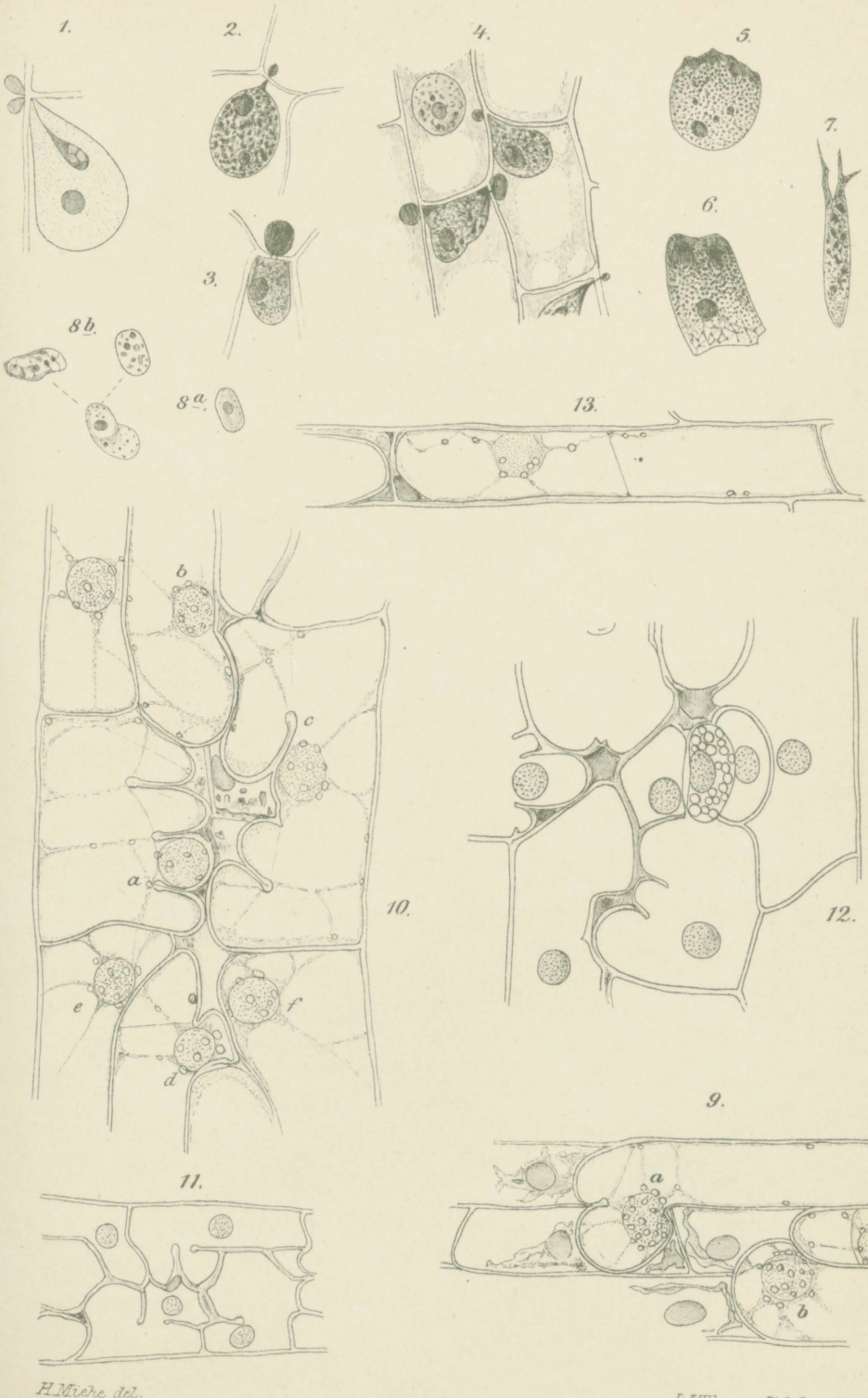
Fig. 10. Ein anderes. Nach drei Tagen gezeichnet. Vergr. 320.

Fig. 11. Vollkommener Abschluss einer Wunde nach drei Tagen. Vergr. 170.

Fig. 12. Dasselbe. Eine Schliesszelle am Wundverschluss betheiligt. Nach einem in Glycerin eingebetteten, mit Borax-Carmin gefärbten Präparat gezeichnet. Vergr. 320.

Fig. 13. Eine Epidermiszelle hat sich vollständig in eine benachbarte hineingestülpt. Nach dem Leben. Vergr. 320.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0146-4



H. Miehe del.

L. J. Thomas, Lith. Inst. Berlin S. 53.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0163-8

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: 88

Autor(en)/Author(s): Miehe Hugo

Artikel/Article: Ueber die Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes. 105-142