

Ueber Kern- und Zelltheilung bei *Solanum tuberosum*.

Von

Dr. Bohumil Němec in Prag.

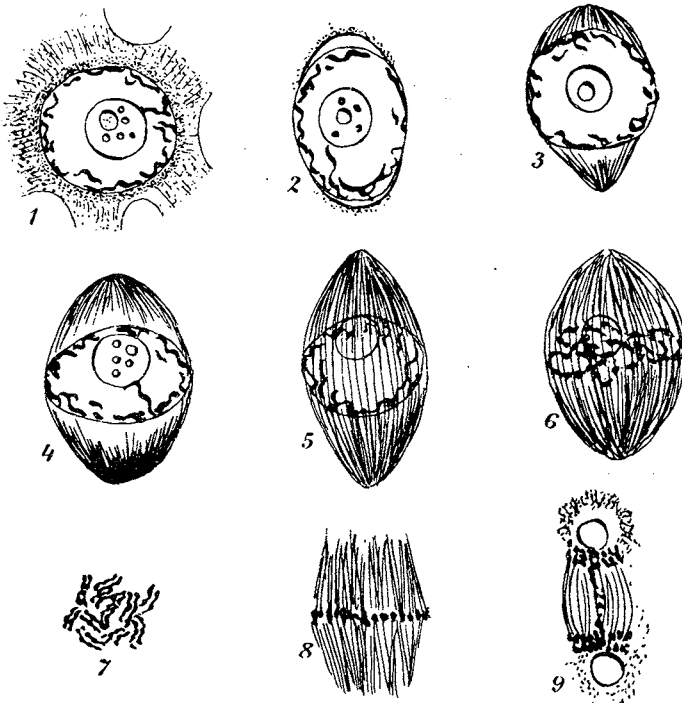
Mit Tafel XIII und XIV und 9 Textfiguren.

Eine Untersuchung über Kern- und Zelltheilungen in verschiedenen Organen und Zellencomplexen oder Generationen einer und derselben Pflanzenspecies würde gewiss manches Interessante zu Tage bringen und zu mancherlei theoretischen Erwägungen Anlass geben. Ich wurde indirect dazu gebracht, die Kerntheilungen bei *Solanum tuberosum* zu untersuchen und zwar sowohl in der Stamm- und Wurzelspitze, als auch in den Knollen während der Bildung des Wundperiderms. Die Unterschiede in der Ausbildung der achromatischen Theilungsfigur, die man hier trifft, sind von grossem Interesse, da sie eclatant zeigen, dass auch im vegetativen Gewebe einer und derselben Pflanze die Ausbildung der achromatischen Figur grundverschieden sein kann, sowie auch, dass auch äussere Umstände in Betracht gezogen werden müssen, um die Ursachen der Verschiedenheiten erklären zu können.

Die Kerntheilungen, wie man sie im vegetativen Gewebe der Stamm- und Wurzelspitze vorfindet, weichen nicht von dem bekannten Typus der „vegetativen Theilung“ bei den Gefässpflanzen¹⁾ ab. Es häuft sich während der Anfangsstadien der Prophasis um den Kern eine dichte, homogene oder sehr fein granulirte Substanz an (Textfig. 1.) In dieser Substanz erscheint dann ein an den Polen „kappenförmig“ ausgebildeter, hyaliner Periplast (Textfig. 2), der im Ganzen die Form eines Ovoides oder Ellipsoides zeigt. Selten trifft man jedoch an Präparaten ganz hyaline Periplaste, da sich sehr früh Fäserchen an der Peripherie der Periplaste zu entwickeln beginnen, die von den Polen gegen den Aequator hin wachsen. Unterdessen vergrössert sich der Periplast und zwar hauptsächlich in der Richtung der Theilungsachse (Textfig. 3, 4). Die von den Polen auswachsenden Fäserchen sind nicht alle gleich lang, doch bilden sie im Ganzen zunächst zwei durch den Kern in der äquatorialen Zone getrennte Spindelhälften, die später zu einer einheitlichen Spindel verfliessen (Textfig. 5), die durch meridional verlaufende, den ganzen Kern umspinnende Fäserchen gebildet wird.

1) B. Němec, Ueber die Ausbildung der achromatischen Kerntheilungsfigur im vegetativen und Fortpflanzungsgewebe. Bot. Centralblatt 1898.

Bis hierher ist die Kernmembran erhalten, das Chromatin bildet einen an der Kernperipherie dicht unter der Membran verlaufenden Faden. Zur Zeit, wo die den Kern umgebende Spindel fertig ist, verschwindet auch die Kernmembran, am Chromatinfaden sind Varicositäten zu sehen, die den Anfang der individualisirten Chromosomen bilden (Textfig. 6). Zu dieser Zeit muss schon auch die Längsspaltung stattfinden, da man an dünnen Schnitten in den Periplasten paarweise parallel verlaufende chromatische Stücke findet (Textfig. 7). Die Chromosomen sind kurz und gedrunken stäbchenförmig. Es gibt deren ungefähr 36, sicher nicht viel mehr, sie füllen die ganze Fläche des



Aus der Wurzelspitze von *Solanum tuberosum*. Fig. 1—5, Prophase mit wohl-erhaltener Kernmembran; Fig. 6, die Kernmembran verschwindet; Fig. 7, Längs-spaltung der Chromatinschleifen; Fig. 8, Aequatorialplatte; Fig. 9, Ende der Metakinesis. An den Polen grosse Nucleolen.

Aequators aus. Im Stadium der Aequatorialplatte fand ich die zum Pole verlaufenden Fäserchen nie in einer einzigen Spitze vereinigt, sondern mehrpolig (Textfig. 8) oder parallel verlaufend.

Die Nucleolen, speciell in der Wurzelspitze, enthalten eine ein-
zige, centrale Vacuole, in welcher beim Fixiren Körnchen gefällt

werden, die merkwürdiger Weise kyanophil sind (aus einer Jodgrün-Fuchsin S enthaltenden Lösung fixiren sie Jodgrün) oder sie zeigen mehrere ungleich grosse Vacuolen (Textfig. 1, 2). Die Nucleolen verschwinden erst zur Zeit der Bildung der Aequatorialplatte. Man kann öfters mitten in der Figur ihre Ueberreste noch während der Metakinesis treffen. Oefters erscheinen sie wieder nach der beendigten Metakinesis an den Polen der Figur (Textfig. 9). Ihre Grösse ist besonders in embryonalen Zellen auffallend.

Weitere Untersuchungen betreffen die Kerntheilung in den verwundeten Knollen. Hier bildet sich bekanntlich Wundperiderm aus und zwar so, dass fast ausnahmslos die neugebildeten Scheidewände parallel mit der Wundfläche verlaufen.¹⁾ Unterliegen jedoch die zur Theilung gereizten Zellen einem Druck²⁾, stellen sich die Scheidewände parallel zu der Fortpflanzungsrichtung desselben, werden die Zellen einem Zug ausgesetzt, senkrecht zu demselben, allerdings nicht alle, sondern ungefähr 75—85 %. Es lässt sich auch constatiren, dass in Zellencomplexen, die einem Druck ausgesetzt sind, auch tiefere Zellenlagen zur Theilung gereizt werden, als unter normalen Verhältnissen. In diesen werden dann noch weniger Scheidewände durch Druck orientirt, als eben angegeben wurde.

Conservirt man die zum Versuche benutzten aus Kartoffelknollen ausgeschnittenen Streifen oder Scheiben und untersucht dieselben mit Hinsicht auf die Kerntheilung, so findet man, dass schon die achromatischen Figuren senkrecht auf die Richtung der sich später bildenden Scheidewand entstehen. Ich werde der Einfachheit wegen die Verhältnisse beschreiben, denen man unter normalen Verhältnissen bei der Wundperidermbildung begegnet.

Die Kerne sind ziemlich gross, öfters lappenförmig, abgeplattet, das Chromatin fein vertheilt. Bereitet sich ein Kern zur Theilung, so häuft sich um denselben ein dichtes, stark färbbares Plasma an, das öfters radial um den Kern angeordnete Granulationen und Fäserchen zeigt (Fig. 1 Taf. XIII). Die Chromatinkörnchen werden grösser, die reticularen Anastomosen spärlicher und schliesslich erscheint im Kerninneren ein verschieden gebogener und unregelmässig verlaufender Faden (Fig. 7 Taf. XIII). Der Nucleolus, in dem zunächst gewöhnlich eine einzige centrale Vacuole zu sehen war, zeigt zu dieser Zeit mehrere ungleich grosse Vacuolen (Fig. 2, 4, 7 Taf. XIII).

1) Kny, L., in Ber. d. Deutschen bot. Ges. 1893.

2) Kny, L., in Ber. d. Deutschen bot. Ges. 1896.

Die Bildung der achromatischen Figur wird dadurch eingeleitet, dass sich um den Kern herum ein eigenartiges Plasma ansammelt, das zuerst in das übrige Cytoplasma allmählich übergeht (Fig. 1 Taf. XIII), später jedoch von demselben ziemlich scharf abgegrenzt erscheint (Fig. 2 Taf. XIII). Dieses Plasma umgibt gewöhnlich gleichmässig den ganzen Kern, es zeigt eine granuläre Struktur, die Granula sind öfters in radiäre Strömchen angeordnet. Diese Plasmaansammlung entspricht wohl nur dem körnigen, den „Periplast“, den ich in einigen früheren, die Kerntheilung betreffenden Arbeiten¹⁾ charakterisirt habe, umgebenden Plasma. Merkwürdig ist der Umstand, dass die Ansammlung nicht bipolar ausgebildet ist, also ovoidal oder ellipsoidisch, wie es für das vegetative Gewebe der Gefäßpflanzen Regel ist. Sie umgibt hier meist gleichförmig den ganzen Kern.

Während noch die Membran gut erhalten ist, bilden sich in dem dichten Plasma parallel verlaufende Fäserchen, die genau in der Richtung der Theilungsachse entstehen, also senkrecht auf die Wandfläche (Fig. 9 Taf. XIV). Sie bilden sich jedoch nur an den „Polflächen“ der Kerne, so dass die Aequatorialzone dieselben nicht aufweist (Fig. 8 Taf. XIV).

Unterdessen haben sich die Chromosomen individualisirt und sammeln sich meist an der Peripherie der Kerne an. Die parallel verlaufenden Fäserchen wachsen jetzt stark vom Kern aus in das Cytoplasma und zwar die Form der Kerne ungeachtet immer mit der Theilungsachse parallel. An den lateralen Flächen bilden sich keine Fäserchen (Fig. 4, 5 Taf. XIII). Oefters bedingen Vacuolen oder Stärkekörner, die den Kern umgeben, dass die Fäserchen nicht alle gleich lang sind (Fig. 6 Taf. XIII); auch kommt es vor, dass sich dieselben, wenn der Kern dicht an einer Zellmembran liegt, nur an der freien Seite stärker verlängern, wogegen sie an der anderen Seite ganz kurz bleiben.

Die eben beschriebene Ausbildung der achromatischen Fäserchen gleicht in mancher Hinsicht der von Mitzkewitsch²⁾ beschriebenen Ausbildung der Figur bei *Spirogyra*. Sie ist eine monaxiale und wohl acentrische, da sich hier während der ganzen Theilung nichts zeigt, was auf das Vorhandensein eines extranucleären Centrums schliessen liesse. Auch ist hervorzuheben, dass sich während der ganzen Theilung die zum Pole verlaufenden Fäserchen nie in einem Punkte vereinigen.

1) In den Sitzungsber. d. böhm. Ges. d. Wiss. 1897, 1898; Bot. Centralbl. 1898, Bd. 74; Anat. Anz. Bd. 14, 1898.

2) Mitzkewitsch in der Flora Bd. 85.

Das Stadium, wo die Kernmembran verschwindet und die Chromosome sich zur Bildung der Aequatorialplatte umlagern, gelang mir nicht aufzufinden. Die nächsten Stadien, die ich gesehen habe, waren schon Aequatorialplatten, die hier ein ziemlich eigenartiges Aussehen haben. Die Chromosomen sind nämlich kurz und gedrunken und füllen die Fläche des ganzen Aequators aus (Fig. 10 Taf. XIII). Nicht selten erscheint diese Fläche unregelmässig gebogen (Fig. 11 Taf. XIII). Die Zahl der Chromosomen beträgt sicher mehr als 70. Die zu den Polen verlaufenden Fäserchen sind entweder in mehreren Punkten vereinigt (Fig. 10 Taf. XIII) oder dieselben convergiren gleichmässig zu einem ideellen Punkt (Fig. 11 Taf. XIII). Dieselben Verhältnisse sieht man auch während der Metakinesis. Die getrennten Schwesterchromosomen sind durch dicke Fäserchen verbunden (Fig. 12 Taf. XIV). Zu Ende der Metakinesis werden jedoch die von einzelnen Chromosomen zu den Polen verlaufenden Fäserchen körnig; an den Polen erscheinen dann körnige, dichte Massen (Fig. 13, 14 Taf. XIV). Ueber ihr weiteres Schicksal weiss ich nichts zu sagen. Die Zellplatte tritt in der bekannten Weise in der Form von Verdickungen in den Verbindungsfasern auf (Fig. 13 Taf. XIV).

Während der Anaphasis treten die früher in einer ziemlich weiten Fläche liegenden Chromosomen dicht zusammen und bilden eine auffallend kleine, linsenförmige Gruppe, die sich zu einem neuen Kern reconstituirt (vgl. Fig. 16, 18 Taf. XIV). Diese Chromosomengruppen nähern sich dann gegenseitig, so dass die Verbindungsfasern zwei mit der breiten Basis der Zellplatte ansitzende stumpfe Kegel bilden. Betrachtet man die Figur von oben, so sieht man, dass die Fäserchen radial von den Kernanlagen ausstrahlen (Fig. 15 Taf. XIV). Später entfernen sich die Fäserchen von den Kernanlagen, so dass um dieselben ein freier Raum entsteht, was besonders schön bei einer von oben betrachteten Figur zu sehen ist (Fig. 17 Taf. XIV). Solche Figuren findet man in grosser Anzahl, wenn man der Wundfläche parallele Schnitte macht. An Schnitten, die die Figur parallel der Theilungsachse getroffen haben, sieht man, dass dieser die Kernanlagen umgebende Raum von einer Membran begrenzt wird (Fig. 16 Taf. XIV). Da die Scheidewände eine relativ grosse Dimension erreichen müssen, können diese Räume sehr weit sein. Unterdessen hat sich die Kernmembran gebildet und die beiden Kerne rücken sehr nahe an die Zellplatte (Fig. 18 Taf. XIV). Fäserchen lassen sich nur an der Peripherie der Zellplatte erkennen.

Wir haben constatirt, dass sich die Figur monaxial ausbildet und

dass sich die Fäserchen von Anfang an in der Richtung der Theilungsachse entwickeln. Dies gilt jedoch nur für Zellen, die sich noch im festen Verband mit dem übrigen die Zelle umgebenden Gewebe befinden. Wie verhält sich die Sache unter Umständen, wo die Zellen ziemlich frei liegen und zur Theilung sich anschicken? Dies lässt sich an vierkantigen Streifen oder Würfeln studiren, die man aus einer Kartoffelknolle ausschneidet und das Wundperiderm bilden lässt. Die an den Ecken oder Kanten liegenden Zellen (wenn sie sich überhaupt theilen) bilden Scheidewände in mannigfachen, voraus unbestimmbaren Richtungen, die öfters diagonal liegen, tangential oder radial. Es gelingt immer an vierkantigen Streifen an der Kante Zellen aufzufinden, deren Nachbarzellen so verwundet wurden, dass sie abgestorben sind, so dass dann die betreffenden Zellen wenigstens auf zwei gegenüberliegenden Seiten frei sind. Einen solchen Fall habe ich in der Fig. 19 Taf. XIV abgebildet. Die Schnittflächen gingen etwa in den durch die beiden Pfeile angegebenen Richtungen. Durch das Absterben der Nachbarzellen, die offenbar verwundet wurden, wurde die abgebildete Zelle ziemlich frei, und soweit sich aus dem Schnitte herausstellt, hängt sie mit dem übrigen Gewebe nur mit der basalen, gebrochenen Membran zusammen. Wenn sich derartige Zellen zur Theilung anschicken, so entsteht um den Kern ein „Periplast“, in dem dann die Fäserchen erscheinen. Dieselben sind jedoch nicht monaxial, parallel orientirt, sondern verlaufen radial und wachsen an allen Seiten vom Kerne aus (Fig. 19 Taf. XIV). Die Figur, die aus diesen anfangs radial verlaufenden Fäserchen entsteht, ist zwar auch bipolar bzw. monaxial, die Richtung der Theilungsachse jedoch nicht streng bestimmt.

Die Unterschiede zwischen beiderlei bisher geschilderten Kerntheilungen von *Solanum tuberosum* betreffen zunächst die Ausbildung der achromatischen Figur. Wogegen in der Stamm- oder Wurzelspitze ein hyaliner, bipolar gestalteter Periplast entsteht, an dessen Peripherie sich meridional um den Kern herum verlaufende Fäserchen bilden, entwickelt, wachsen bei den Kerntheilungen an Wundflächen des Knollens die Fäserchen direct von der Kernoberfläche aus, und zwar in einer sowohl unter normalen Verhältnissen als auch in Zug oder Druck ausgesetzten Zellen ganz bestimmten Richtung. Wenn nun die Zellen ziemlich frei vom umgebenden Gewebe gemacht werden, so entsteht die achromatische Figur ganz gleichmässig radial um den Kern herum. Hier lässt sich also ein entscheidender, äusserer Moment anführen, der für die Art der Figurenbildung in Betracht kommt,

wogegen man für die übrigen Unterschiede nur hypothetische Ursachen angeben kann.

Bei der Kerntheilung in verwundeten Knollen ist sehr auffallend, dass um den Kern herum kein hyaliner Periplast entsteht; doch ist es wahrscheinlich, dass der Grund dafür in der Grösse der Kerne zu suchen ist. Dieselben sind im normalen Knollenparenchym mindestens um 30% grösser als in Vegetationsspitzen, und wahrscheinlich genügt die Menge der angesammelten Stoffe, die den hyalinen Periplast bilden, nicht dazu, um als ein hyalines, den Kern umgebendes Gebilde hervortreten zu können. Wenn der Periplast vorhanden ist, so dürfte er nur als eine äusserst dünne, nicht wahrnehmbare Schicht an der Kernmembran entwickelt sein. Damit könnte es auch zusammenhängen, dass die Fäserchen scheinbar direct von der Kernmembran auswachsen und sich nicht, wie dies in Stamm- und Wurzelspitzen der Fall ist, an der Peripherie des „Periplastes“ meridional ausbilden.

Im Allgemeinen ist die Zahl der Chromosomen in den Figuren bei der Wundperidermbildung grösser als in Stamm- und Wurzelspitzen. Wahrscheinlich stellen uns jene Theilungen hyperchromatische, atypische Theilungen vor, die übrigens Zellen von begrenzter Lebens- und Fortpflanzungsfähigkeit Ursprung geben.

Versuche, die Kny an Kartoffelknollen angestellt hatte, um den Einfluss von Zug oder Druck auf die Stellung der Scheidewände sicher zu stellen, haben mich bewogen, die Entwicklung der Theilungsfigur und die Theilung selbst zu verfolgen. Unter normalen Verhältnissen bei der Wundperidermbildung bildet sich schon die achromatische Figur ganz regelmässig in einer auf die Wundfläche senkrechten Richtung aus. Ich habe auch Kny's Versuche über den Einfluss von Zug und Druck wiederholt und die diesen mechanischen Momenten ausgesetzten, aus der Knolle nach Kny's Angaben ausgeschnittenen Riemen in der Stellung, die sie während des Versuches hatten, konservirt, so dass sich die Verhältnisse nicht durch ein dem Konserviren vorgehendes Befreien der Riemen verändern konnten. Es hat sich gezeigt, dass sich auch hier die Figur in einer bestimmten Richtung, die parallel dem Zuge und senkrecht auf der Richtung des Druckes steht, entwickelt. Die Scheidewand steht dann senkrecht auf der Theilungsfigur.

Wodurch wurde hier die Richtung der Theilungsfigur direct bestimmt, oder womit hängt ihre Stellung zusammen? Die Lösung

dieser Frage ist nicht leicht, obzwar es scheinen würde, dass man sofort die mechanischen Momente (Zug oder Druck) in Anspruch nehmen kann. Im Allgemeinen sei zunächst bemerkt, dass nicht überall dieselben Umstände bestimmend wirken müssen, was nicht nur auf die Beschaffenheit des Cytoplasmas und der überaus reichen Variationen der mitotischen Theilungsfigur zurückzuführen ist, sondern auch auf die Umgebung der sich theilenden Zellen, speziell die Beschaffenheit der Zellvereinigung, in welcher die Theilung vor sich geht. Licht, Schwerkraft und Druck und Zug können unter Umständen in gewissen Pflanzen sicher die Theilungsachse bestimmen, nach O. Hertwig's¹⁾ Untersuchungen auch die Vertheilung von Protoplasma und zwar so, dass die beiden Pole der Kerntheilungsfigur in die Richtung der grössten Plasmamasse zu liegen kommen. Harper²⁾ hat für die Richtigkeit dieser Anschauung interessante Belege aus dem Pflanzenreiche angeführt. Ueberall lässt sich dies Princip allerdings nicht bestätigt finden, besonders aber nicht im vegetativen Gewebe der Gefässpflanzen, wo sich die Verhältnisse sicher in 50 % anders gestalten.

Hofmeister's³⁾ Anschauung, dass die Stellung der Theilungsfigur und somit auch der Scheidewand in einer bestimmten Beziehung zum Längenwachsthum der mit einer festen Hülle umgebenen Pflanzenzellen steht, ist zwar eine meistens zutreffende Regel, das Prinzip selbst gibt jedoch keine Erklärung über die bestimmenden Ursachen, die hier die Stellung der Figur dirigiren. Was bestimmt die Theilung in kugeligen Zellen, die kein in einer gewissen Richtung bevorzugtes Wachsthum zeigen? Wie Stahl⁴⁾ gezeigt hat, kann es z. B. die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen sein, andererseits kann ein auf die Zelle einwirkender Druck, wenn er gross genug ist, gegen den Lichteinfluss sich geltend machen und die Theilungsrichtung bestimmen. Dies lehren die interessanten Versuche von Kny, die in überzeugender Weise beweisen, dass Zug oder Druck, dem die Zellen unterliegen, überhaupt mechanische Momente, die Stellung der

1) Hertwig O., Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jena 1884.

2) Harper R. A., Kerntheilung und freie Zellbildung im Ascus. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 30. 1897.

3) Hofmeister W., Zusätze und Berichtigungen etc. Pringsh. Jahrb. Bd. III pag. 272.

4) Stahl E., Einfluss der Beleuchtung auf die Theilung der Equisetum-Sporen. Ber. d. Deutschen bot. Ges. III. 1888.

Scheidewände bestimmen können. Kny hat allerdings nur die Stellung der ausgebildeten Scheidewände untersucht und deutet seine Befunde in der Weise, dass sie den Nachweis erbringen, „dass es möglich ist, die Orientirung der Kernfigur und damit die der Theilungswand dadurch zu bestimmen, dass man durch Zug bzw. Druck dem vorhergehenden intensivsten Wachsthum eine bestimmte Richtung willkürlich aufnöthigt“. Thatsächlich hat Kny nicht bewiesen, dass das intensivste Wachsthum durch mechanische Momente in einer bestimmten Richtung beeinflusst wird und er konnte also nur den Schluss ziehen, dass man durch Zug oder Druck die Stellung der Scheidewände bestimmen kann. Es kann ja auch so sein, dass durch Zug oder Druck in der Zelle nicht die Wachstumsrichtung, sondern nur die Richtung der Ausbildung oder definitiven Stellung der Kernfigur bestimmt wird, oder aber, dass bei dem Einfluss der mechanischen Momente die intensivste Wachstumsrichtung mit der Theilungsrichtung ursächlich nichts zu thun hat.

In einem Zellencomplex kommen thatsächlich Zug oder Druck sehr häufig vor und dieselben müssen nicht allgemein mit der Richtung des intensivsten Wachsthums übereinstimmen. Andererseits ist es nicht wahrscheinlich, dass Zug oder Druck das Wachsthum in der Weise beeinflussen, wie es Kny annimmt.

Zunächst hat Pfeffer¹⁾ bewiesen, dass durch einen genügend grossen Widerstand, der wachsenden Pflanzentheilen entgegentritt und zu einer Druckwirkung gegen ein Gewebecomplex führt, die Zellhäute entspannt werden, d. h. zu einem intensiven Wachsthum gegen die Druckrichtung gebracht werden. Es lässt sich durch Versuche, die ich später anführen werde, beweisen, dass dies Wachsthum vorwiegend gegen die Richtung des Druckes vor sich geht, also bei einem von einer geraden Fläche einseitig ausgehenden Drucke senkrecht zu dieser Fläche. In dieser Richtung ist unter bestimmten Verhältnissen das Wachsthum am intensivsten und dennoch wird die neue Scheidewand parallel mit dieser Richtung angelegt. Dadurch wird wahrscheinlich gemacht, dass nicht das bestimmt orientirte intensive Wachsthum, sondern die mechanischen Momente direct auf die Stellung der Kernfigur und der Scheidewände einwirken.

Ueber den Einfluss von Zug auf die Orientirung des Wachsthums liegen hauptsächlich Hegler's²⁾ Untersuchungen vor. Es erhellt

1) Pfeffer W., Druck- u. Arbeitstheilung durch wachsende Pflanzen. Lpz. 1893.

2) Hegler R., Ueber den Einfluss des mechanischen Zugs auf das Wachsthum der Pflanzen. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. VI.

aus denselben, dass durch Zug nicht das Wachsthum in der Richtung des Zuges beschleunigt wird, vielmehr findet eine Retardirung statt und secundäre Erscheinungen, die zu einer Hemmung des Wachstums in dieser Richtung führen. Wenn jedoch durch Zug die Richtung der neuen Scheidewände in einem Gewebecomplexe in der Weise orientirt wird, dass dieselben senkrecht auf die Richtung des Zuges zu stehen kommen, so müsste man, um diese Erscheinung im Sinne der Hofmeister'schen Lehre erklären zu können, annehmen, dass das intensivste Wachsthum durch Zug so beeinflusst wurde, dass es in der Richtung des Zuges am intensivsten wurde. Dem sprechen jedoch die von Hegler festgestellten Thatsachen entgegen. Man könnte also auch hier annehmen, dass Zug direct auf die Stellung der Kernfigur, somit auch der Scheidewand einwirkt.

Die ganze Frage nach den Ursachen einer bestimmten Stellung der Figur und auch der Scheidewand wäre viel einfacher (allerdings nur da, wo mechanische Momente thatsächlich in Betracht kommen können), wenn man annehmen könnte, dass Zug oder Druck direct auf den Protoplasten einwirkt. Zwar könnte es sich auch in diesem Falle nicht um eine blosse einfache physikalische Einwirkung handeln, vielmehr müsste man annehmen, dass durch die Fortpflanzung von Druck oder Zug im Cytoplasma Zustände hervorgerufen werden, die eine Strukturveränderung, wie sie bei der Bildung der achromatischen Fäserchen zu Tage tritt, nur in einer dem Zuge parallelen, auf dem Druck senkrecht stehenden Richtung zulassen. In einer von mechanischen Einwirkungen freien Zelle müssten die Strukturveränderungen in beliebigen, unbestimmten Richtungen, falls ein organisches Centrum existirt, radiär um dasselbe vor sich gehen. Thatsächlich bildet sich die Figur in freien Zellen (Sporen- oder Pollenmutterzellen, in fast frei gemachten Zellen aus dem Parenchym der Kartoffelknollen) radiär oder unregelmässig aus. Ich bin mir dessen bewusst, dass auch dieser Fall eine Erklärung im Sinne der Hofmeister'schen Theorie zulässt, denn man könnte sagen, dass diese freien Zellen an ihrer ganzen Peripherie gleichmässig wachsen oder überhaupt nicht wachsen, so dass es dann keine bevorzugte Richtung gibt, welche die Stellung der Figur und Scheidewand bestimmen könnte.

Unsere Annahme wird jedoch gegen die Hofmeister'sche Theorie an Wahrscheinlichkeit gewinnen, wenn es uns gelingen wird wahrscheinlich zu machen, dass da, wo sich durch Zug oder Druck die Figur orientiren lässt oder auch unter normalen Verhältnissen diese Orientirung nicht streng an die Richtungen des intensivsten

Wachstums gebunden ist, und zweitens dass hier die Zellen auch ohne Eingreifen der äusseren Umstände einem Zug oder Druck in bestimmter Richtung unterliegen. Die Untersuchungen, welche ich zum Nachweise dieser Sätze angestellt habe, betreffen wieder Kartoffelknollen, einige auch die Wurzeln der Keimpflanzen von *Vicia faba*.

Wird aus einer Kartoffelknolle, die mit einem Rasiermesser verwundet und in feuchte Luft gesetzt wurde, ein nicht zu dicker Riemen ausgeschnitten, wobei die eine breite Fläche die ältere Wundfläche, die andere die neue vorstellt, und legt man den Riemen in destillirtes Wasser oder in eine plasmolysirende Flüssigkeit, so kann man die eventuell vorhandenen Unterschiede im Turgor oder in der Membran-elasticität durch bestimmte Krümmungen der Wundflächen konstatiren. Ich nahm Riemen, die 14 mm lang, 5 mm breit und 1 mm dick waren. Die verwundeten Knollen befanden sich zwar in feuchter Luft, waren jedoch nicht völlig turgeszent. Es zeigte sich nun ($\frac{1}{4}$ Stunde in der Flüssigkeit):

5 St. alte Wundfläche	{	in Wasser schwach convex.
	{	plasmolysirt gerade oder schwach convex.
16 St. " "	{	in Wasser entweder schwach convex oder gerade, selten concav.
	{	plasmolysirt gerade, öfters convex.
24 St. " "	{	in Wasser schwach concav.
	{	plasmolysirt schwach convex.
72 St. " "	{	in Wasser stark convex.
	{	plasmolysirt stark convex.

Umgekehrt war überall die frische Wundfläche gekrümmt. Liess man einen Riemen mit einer 5 St. alten und einer neuen Wundfläche längere Zeit im Wasser, z. B. 16 St., so wurde der Riemen gerade oder behielt die schwache Krümmung. Wurde ein Riemen mit einer frischen und einer 72 St. alten Wundfläche 18 St. in Wasser gelassen, so verstärkte sich die Krümmung um 40 %. Wurde nun vorsichtig an der jetzt 18 St. alten Wundfläche eine etwa 0,2 mm dicke Schicht abgetragen, so ging die Krümmung etwa um 20 % zurück. Die auffallende Verstärkung der Krümmung während der 18 St. war also auf die Thätigkeit der neueren Wundfläche zurückzuführen. Die concave (in Wasser) oder convexe (in plasmol. Flüssigkeiten) Krümmung der älteren Wundfläche rührt offenbar von der Herabsetzung der Dehnbarkeit der cuticularisirenden Membranen her. Wird eine möglichst feine oberste Schicht von einer 24—28 St. alten Wundfläche vorsichtig entfernt und dann ein Riemen ausgeschnitten, dessen eine

breite Fläche die erneute Wundfläche bildet, erscheint diese in Wasser convex, ebenfalls, allerdings schwächer, in dem plasmolytischen Zustande. Dass hier nicht Veränderungen im Turgor bestimmend wirken, erhellt daraus, dass 12 St. nach der Verwundung der Turgor an den Zellen der Wundfläche eher niedriger erscheint (doch nicht constant und kaum um mehr als 0,8 % Kalisalp.) als im normalen Zustande.

Plasmolysirt man grössere, nicht zu dünne, auf die Wundfläche senkrecht geführte Schnitte, an denen die Zellen ihre Form behalten hatten¹⁾, kann man leicht constatiren, dass sich schon nach 12 St. die Zellen in der mit der Wundfläche parallelen Richtung weniger verkürzen, als senkrecht auf dieselbe. Die Verhältnisse lassen sich leider nicht exact constatiren, da die Zellen nicht frei liegen und da die äussersten Membranen bald an Dehnbarkeit verlieren. Man darf deshalb nur die unter der äusseren Zellenlage liegenden Zellen in Betracht ziehen. Während sich diese z. B. 24 St. nach der Verwundung parallel mit der Wundfläche nur um etwa 2 % verkürzen, beträgt die Verkürzung senkrecht auf diese Richtung 5 % oder mehr; 48 St. nach der Verwundung parallel mit der Wundfläche 3 %, senkrecht auf dieselbe 6 %; nach 60 St. 2 %, 4 % u. s. w.

Ich erkläre mir die soeben angegebenen Verhältnisse folgendermaassen: Die Zellen, welche durch die Verwundung zur Theilung gereizt werden, wachsen zunächst in der der Wundfläche parallelen Richtung, bis ihre Membranen nahezu ganz in dieser Richtung gespannt sind. Daher kann in dieser Richtung die Turgorkraft viel mehr zur Geltung kommen als in anderen Richtungen und es üben die Zellen auf einander einen energischen Druck aus. Dieser Druck kann selbstverständlich in der auf die Wundfläche senkrechten Richtung nicht so gross sein, da sich hier einerseits die Zellen frei verlängern können, andererseits die Turgorkraft an der Dehnung der Membranen verloren geht. Durch die Entspannung der Membranen in der mit der Wundfläche parallelen Richtung lassen sich dann auch die beschriebenen Erscheinungen der Krümmungen erklären, die man an turgeszenten oder plasmolysirten Streifen beobachtet, die aus der Kartoffelknolle ausgeschnitten wurden und von ungleich alten Wundflächen begrenzt sind. Dass auch in Wurzeln, die man zwischen zwei convergente Glasplatten²⁾

1) In kleinen Schnitten, wo sich die Zellen nicht mehr in dem festen Verbände wie in normalen Verhältnissen befinden, wo sich also die der Wundfläche anliegenden und die nächst unten liegenden Zellen den Verhältnissen der Membrandehnbarkeit conform verändern konnten, liegen die Verhältnisse etwa umgekehrt.

2) Wie es Kny (l. c.) angegeben hat.

wachsen lässt, die Membranen in den Richtungen senkrecht auf die Glasplatten entspannt werden, beweisen Messungen an solchen turgeszenten und plasmolysirten Wurzeln. Aus einer Reihe von derartigen Beobachtungen werde ich nur als Beispiele folgende Messungen anführen: Eine 36 Stunden zwischen zwei convergenten Glasplatten wachsende Wurzel von *Vicia faba* zeigt noch zwischen die Platten eingepresst Folgendes:

5 mm vom Vegetationspunkt misst:

a) der breite Durchmesser (parallel den Platten) 52 Theilchen
(1 = 0,027 mm)

b) der darauf senkrechte 21 "

10 mm vom Vegetationspunkt: a) 55 "

b) 27 "

Die befreite und turgeszente Wurzel (nach 5 Min. im dest. Wasser):

5 mm vom Vegetationspunkt: a) 53 Theilchen

b) 35 "

10 mm " " a) 59 "

b) 30 "

Plasmolysirt in 10proc. Kalisalpeter:

5 mm vom Vegetationspunkt: a) 51 "

b) 21 "

10 mm " " a) 56 "

b) 27 "

Die Membranen waren auch hier gegen die Richtung des mechanischen Druckes entspannt, wodurch ein ausgiebiger gegenseitiger Druck der Zellen senkrecht auf die Platten verursacht wurde.

Was das Wachsthum betrifft, so muss zugestanden werden, dass die Zellen der obersten Zellenlage, die direct an die Wundfläche grenzt, intensiver in der auf dieselbe senkrechten Richtung wachsen, als parallel zur Wundfläche; doch berücksichtigt man auch die inneren Zellen, die sich ebenfalls theilen, so kann man durch Vergleich mit normalen Parenchymzellen feststellen, dass sie senkrecht auf die Wundfläche oft überhaupt nicht gewachsen sind, wogegen sie in der mit derselben parallelen Richtung durch Membranwachsthum entspannt sind, und dennoch werden sie durch eine Scheidewand getheilt, die eigentlich parallel mit der Richtung des intensivsten Wachstums steht.

Die eben angeführten Thatsachen scheinen mir wahrscheinlich zu machen, dass mechanische Momente nicht erst durch die primäre Beeinflussung der Wachthumsrichtung secundär auch die Stellung der

Theilungsfigur bestimmen, sondern dass dies durch eine directe Beeinflussung des Protoplasten durch mechanische Momente geschieht, wogegen die Affection der Wachstumsrichtung ursächlich mit der Stellung der Theilungsfigur nicht zusammenhängt. Durch die mechanischen Momente wird zunächst die Richtung, in welcher sich die achromatischen Fäserchen entwickeln, bestimmt. Die Bipolarität, die bei der Bildung der Figur im vegetativen Gewebe der Gefässpflanzen zu Tage tritt, wird öfters mit diesen mechanischen Momenten in Zusammenhang stehen können, wogegen die radiale Ausbildung der Figuren darin ihren Grund hat, dass die Zellen frei liegen.

Prag, Botan. Inst. d. böhm. Universität.

Tafelerklärung.

Alle Figuren und Präparate aus verwundeten Knollen von *Solanum tuberosum*.

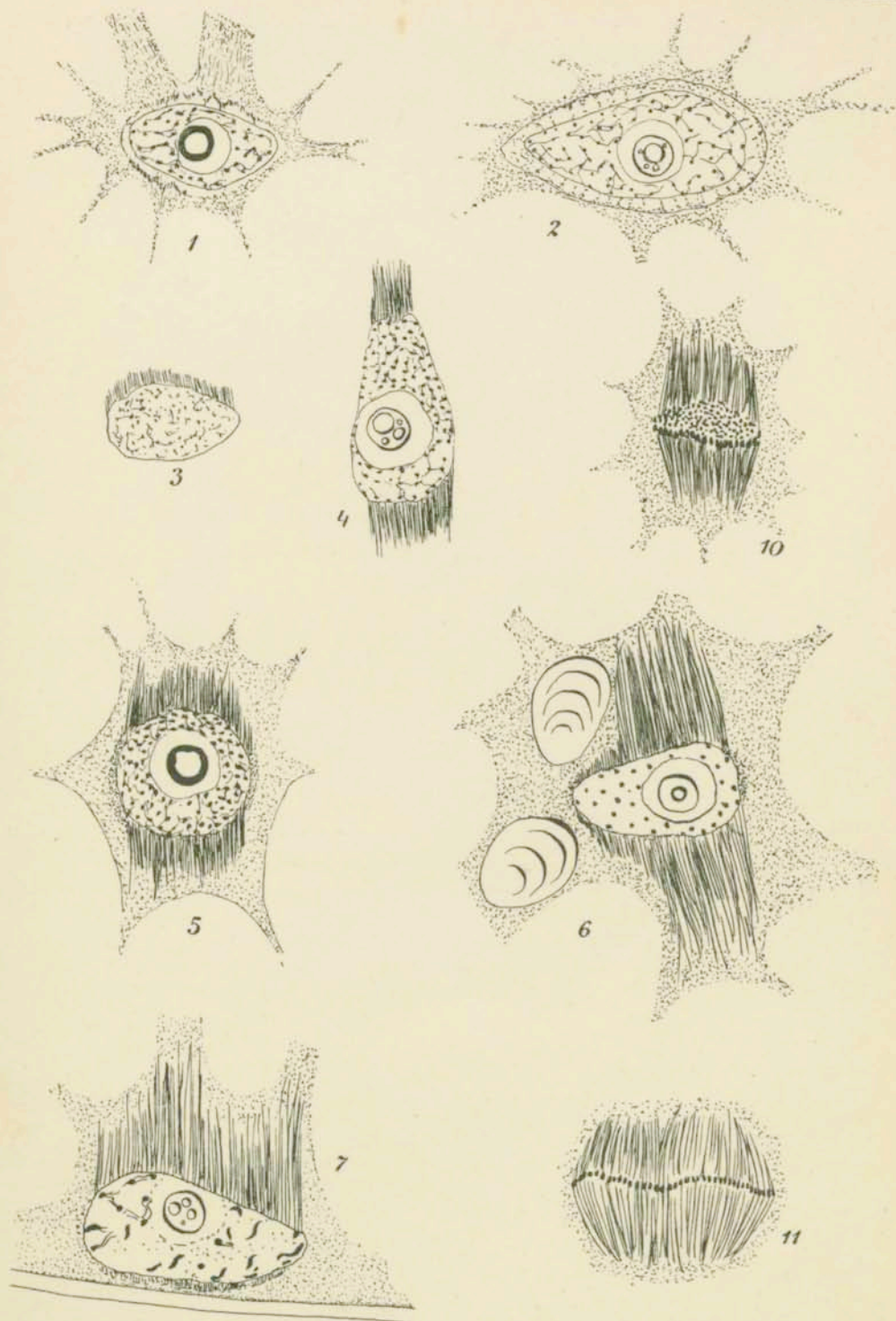
Tafel XIII.

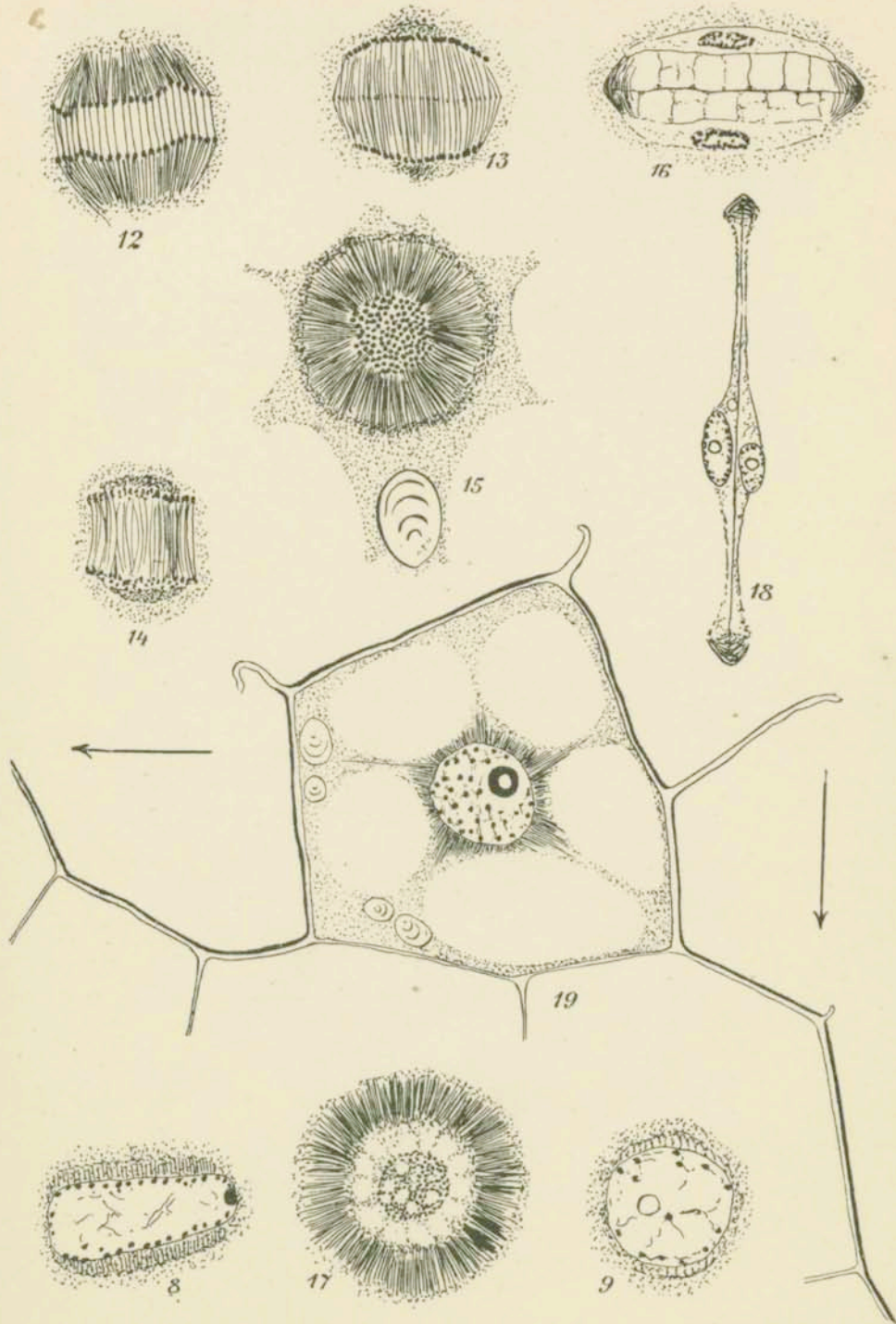
- Fig. 1, 2. Anfangsstadien der Prophase. Um die Kerne herum ist eine distincte Plasmaansammlung zu sehen.
 Fig. 3. An einer Seite des Kerns entwickeln sich parallele Fäserchen.
 Fig. 4, 5. Parallel verlaufende Fäserchen bilden sich an zwei „Polen“ aus.
 Fig. 6. Die Fäserchen verlängern sich.
 Fig. 7. Die Fäserchen nur an einer Seite verlängert.
 Fig. 10. Stadium der Aequatorialplatte.
 Fig. 11. Breite Aequatorialplatte.

Tafel XIV.

- Fig. 8, 9. Anfangsstadien der Faserbildung.
 Fig. 12. Metakinesis. Die Schwesterchromosomen durch dicke Fäserchen verbunden.
 Fig. 13, 14. Ende der Metakinesis. An den „Polen“ erscheint eine körnige Masse.
 Fig. 15. Anaphasis und Zellplattenbildung von oben gesehen.
 Fig. 16. Zellplattenbildung. Um die Chromosomengruppen herum ist ein grosser Hof entwickelt.
 Fig. 17. Ein solches Stadium von oben.
 Fig. 18. Weiteres Stadium der Scheidewandbildung.
 Fig. 19. Ausbildung der achromatischen Figur in einer Zelle, die nur an einer Seite mit dem übrigen Gewebe zusammenhängt. (Die Zelle liegt an der von zwei in der Richtung der Pfeile geführten Schnittflächen gebildeten Kante.)

Die Präparate wurden mit einer Eisessigpikrinschwefelsäure enthaltenden Flüssigkeit fixirt, mit Paracarmin in toto oder mit Blutlaugensalztanninsmaragdgrün als Schnitte gefärbt.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: [86](#)

Autor(en)/Author(s): Nemec Bohumil Rehor

Artikel/Article: [Ueber Kern- und Zelltheilung bei Solanum tuberosum. 214-227](#)