JAN BADIAN

(Biol.-Bot. Institut d. J. K.-Universität, Lwów)

UEBER ZELLTEILUNGEN IN VERWUNDETEN KEIMBLÄTTERN

(eingegangen am 16.III. 1937)

I. EINLEITUNG.

Es ist bekanntlich von Haberlandt (1913—20) bewiesen worden, dass es zum Auslösen von Zellteilungen im Dauerge-
webe eines vom Leptom gelieferten Stoffes, des sog. Lepto-
hormons bedarf. Doch wird die Wirkungsweise dieses Stof-
fes vom genannten Autor nicht immer eindeutig aufgefasst.
Einerseits wird nämlich im Einklang mit Lamprecht (1918)
das Mitwirken dieses Stoffes mit dem Wundreiz betont, —
andererseits aber scheint angenommen zu werden, dass das
Leptohormon in genügender Konzentration vorhanden auch
selbständig Zellteilungen hervorzurufen vermag (Deutung der
Zellteilungen im meristematischen Gewebe und der Zellteilun-
gen nach Plasmolyse). Da nun aber in den diesbezüglichen
Experimenten Haberlandts die von ihm später entdeckten
Wundhormone mitwirken konnten, so kann nur die erste Be-
hauptung als erwiesen gelten. Das Zusammenwirken des
leptomalen Stoffes mit dem Wundreiz wurde später von Na-
kano (1924) bestätigt, wird auch von Brieger zugegeben,
der indessen die leptomale Substanz nicht als Hormon auf-
gefasst wissen will und sie mit Oxydase identifizieren möchte,
die den Untersuchungen von Raciborski (1898) zufolge,
im Leptom reichlich enthalten ist. Auch Kisliak-Statkie-
witsch (1927), die mit Gurwitsch das Leptom als eine

Quelle mitogenetischer Strahlung betrachtet, betont die Bedeutung des Wundreizes auf das Wirken der leptomalen Stoffe. Die Frage, ob das Leptohormon für sich allein (also ohne den Wundreiz) Zellteilungen auslösen kann, — möge nun seine Wirkungsweise dabei rein chemischer Natur sein, oder in Sinne der Lehre von der mitogenetischen Strahlung erfolgen, — harrt noch der Klärung. Sie bildet den Gegenstand vorliegender Arbeit.

II. VERSUCHE MIT DEN KEIMBLÄTTERN VON LUPINUS LUTEUS.

Nach Auskeimung der Samen von *Lupinus* wurden die Keimblätter abgetrennt und mit einem abgeflammtten Messer in Stücke zerlegt. Die Art des Schnittführung ist aus Fig. 18 zu ersehen. Die verwundeten Keimblätter wurden in Petrischalen auf wasserdurchtränktem Fliesspapier kultiviert und nach Verlauf von 3 Tagen bis 3 Wochen der Untersuchung unterzogen. Es wurden Kulturen im Dunkeln, andere im Lichte angestellt. Die Ergebnisse waren in beiden Fällen die gleichen.

Schon nach Verlauf von einigen Tagen war makroskopisch die Bräunung aller Wundflächen zu verzeichnen, daneben aber auch die Bildung kleiner, hügelartiger Wucherungen, die nur an basalen Wundflächen festzustellen waren (Fig. 19). Sie entstehen, wie mikroskopische Untersuchungen ergaben, an basalen Enden durchgeschittener Leitbündel.

Fig. 18.

Lupinus luteus. Verlauf der Leitbündel im Keimblatte und die Art der Schnittführung.

Fig. 19.

Lupinus luteus. Keimblatt mit hügelartigen Wucherungen an basalen Schnittflächen.

Zwecks mikroskopischer Untersuchung wurde das Material mit Juelschem Gemische oder Flemmingscher Flüssigkeit fixiert und mit dem Mikrotom in Schnitte zerlegt. Gefärbt wurde meistens mit Hämatoxylin nach Delafield.

Die an apikalen Wundflächen festzustellenden Erscheinungen gleichen im allgemeinen denjenigen, die an den flachbleibenden, also zwischen einzelnen Wucherungen gelegenen, Teilen der basalen zu verzeichnen sind. In beiden Fällen sind es Veränderungen (Fig. 20), wie sie Haberlandt (1923), Reiche (1944), Brieger (1924), Wehnelt (1927) in ihren den Wundreiz betreffenden Untersuchungen beschrieben haben: 1) Die verwundeten Zellen sterben unter Zurücklassung eines braunen, die Wunde bedeckenden Rückstandes ab; 2) die Wände der benachbarten, intakten Zellen weisen eine Wandlung chemischer Eigenschaften auf (stärkere Färbung mit Safranin und Eisenhämatoxylin); 3) die in der Nähe der Wunde liegenden Zellen strecken sich senkrecht auf die Wunde zu und teilen sich mehrere Male nacheinander in der zur Wundfläche parallelen Richtung, wobei sich die Wände in gleicher Höhe ansetzen. Die Folge ist, dass aus den kugeligsten Zellen des Mesophylls deutlich anisodiametrische, quergestreckte Zellen entstehen, die in Längs- und Querreihen angeordnet ein peridermartiges Gewebe bilden. Diese Vorgänge pflegen sich auf einige Zellschichten zu erstrecken; sie verlaufen aber im allgemeinen um so intensiver, je kleiner der Abstand der betreffenden Zelle von der freien Wundfläche ist. In tieferen Schichten erfolgt nur ein geringes Wachstum der Zellen und es finden nur spärliche Zellteilungen statt, — die übrigens nur in wenigen Zellen zu verzeichnen sind. Nicht immer sind es aber die unmittelbar an die Wunde grenzenden Zellen, die die zahlreichsten Teilungen zu erleiden haben. Es kommt vor, dass diese Zellen überhaupt keine Teilungen aufweisen. Die häufigsten Zellteilungen sind dann in der nächstfolgenden Schicht festzustellen.

Fig. 20.

Lupinus luteus. Wundperiderm. Die Wundfläche ist mit Zellresten bedeckt.

Fig. 21.

Lupinus luteus. Wundperidermzellen aus der Nähe eines Leitbündels.

Verlaufen die Erscheinungen auf apikalen und basalen Wundflächen prinzipiell gleichartig, so sind doch Unterschiede festzustellen, die sich darin kundgeben, dass sowohl Wachstums- wie Teilungsvorgänge an den basalen Wundflächen viel ausgiebiger verlaufen. Auch macht sich an den basalen Flächen ein besonders begünstigender Einfluss der Leitbündel bemerkbar: in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft pflegt das Wachstum ergiebiger, die Zellteilungen zahlreicher, die Zahl der in Teilung begriffenen Zellschichten grösser zu sein, als an anderen Stellen derselben Wundfläche. Neben den zur Wundfläche parallelen Teilungen sind hier ausserdem senkrecht zur Wundfläche gerichtete zu verzeichnen, die die länglichen Zellen des Wundperidermes in kürzere zerlegen (Fig. 21). An apikalen Wundflächen ist ein solcher Einfluss des Leitbündels nie festzustellen.

Fig. 22.

Lupinus luteus. Eine Wucherung an dem basalen Ende eines Leitbündels. Fächerartiger Aufbau. Zellen in Reihen angeordnet.

Fig. 23.

Lupinus luteus. Eine Wucherung am basalen Ende eines Leitbündels. Schräge Anordnung der Zellwände in angrenzenden Mesophyllzellen.

Die polar entstehenden Wucherungen bestehen aus kleinzelligem Gewebe, das die unmittelbare Fortsetzung eines Leitbündels bildet (Fig. 22 u. 23) und sich vom Mesophyllgewebe wenigstens im Anfangsstadium deutlich abhebt. Es entsteht seiner Hauptmasse nach aus dem Leitparenchym¹⁾, in späteren Entwicklungsphasen werden freilich auch die angrenzenden Zellen des Mesophylls und des inzwischen entstandenen Wundperidermes zur Bildung der Wucherung herangezogen; die Grenze zwischen der Wucherung und dem umgebenden

¹⁾ Die Leitbündel der Keimblätter von *Lupinus* bestehen nur aus Leitparenchym und Schraubengefässen.

Gewebe pflegt sich dann zu verwischen. Der Bau der Wucherungen wurde genau untersucht und dabei folgendes gefunden: 1) Die Zellen der Wucherung sind plasmareich und isodiametrisch von Gestalt (Fig. 24). Die neben ihnen spärlich vor-

Fig. 24.

Lupinus luteus. Isodiametrische Zellen aus einer Wucherung.

Fig. 25.

Lupinus luteus. In der Mitte 5 Zellen, die aus einer Mutterzelle infolge senkrecht zur Längsaxe verlaufenden Teilungen entstanden sind.

kommenden deutlich ungleichaxigen Zellen sind derweise verteilt, dass die senkrecht zur Wundfläche gestreckten Zellen in den tieferen, die quergestreckten, deren Längsaxen parallel zum Wundrande verlaufen, hauptsächlich in den peripheren Teilen der Wucherung anzutreffen sind (Fig. 22, Fig. 27, s. a. Fig. 34).

Die Zellen der Wucherung sind häufig in Reihen angeordnet, die die unmittelbare Fortsetzung einzelner Leitparenchymreihen bilden. Diese Reihen werden, in-

Fig. 26.

Ein Schema, das die Entstehungsweise der in Fig. 25 abgebildeten Zellen verdeutlicht.

dem sie sich der Wundfläche nähern, immer breiter und spalten in Tochterreihen auf (Fig. 27); die Regelmässigkeit der Lagerung der Zellen wird dabei immer mehr oder weniger verwischt. Der für viele Wucherungen charakteristische, unregelmässige Aufbau ist darum als durch weitgehende Aufspaltung der Reihen bewirkt aufzufassen. 2) Zwischen den lebendigen Zellen der Wucherung kommen Tracheiden zur Ausbildung (Freundlich 1902); diese sind in Gruppen und Stränge angeordnet und verbleiben stets im Zusammenhange mit den Gefässen des Leitbündels.

Auf Grund der anatomischer Befunde kann über die Art und Weise, in der sich die Entwicklung der Wucherung vollzieht, folgendes ausgesagt werden:

1) Das Wachstum der Zellen, aus denen die Wucherung sich aufbaut, erfolgt nicht gleichmässig nach allen Seiten hin. In den tieferen, von der freien Wundfläche entfernten Teilen der Wucherung wachsen die Zellen hauptsächlich in die Länge, d. h. in der zur Wundfläche senkrechten Richtung. Dies ist deutlich zu ersehen aus der schiefen Stellung der Wände benachbarter Wundperidermzellen (Fig. 23), die durch die stärker wachsenden Zellen der Wucherung einseitig in die Höhe gezogen werden. Das Breitenwachstum ist an diesen Stellen gering, da die Wucherung hier das Leitbündel, dem sie ihre Entstehung verdankt, nur wenig an Breite übertrifft. Diese Wachstumsart findet in der Gestalt der Zellen ihren Ausdruck; wie schon erwähnt, sind in diesen Bezirken der Wucherung neben den isodiametrischen, oft deutlich ungleichaxige Zellen anzutreffen, deren längliche Gestalt und Lagerung der Wachstumsrichtung entsprechen.

2) In den peripheren, an die Wunde grenzenden Teilen der Wucherung erfolgt hauptsächlich ein Wachstum in die Breite. Dies wird bezeugt: a) durch die Gestalt der ganzen

Fig. 27.

Lupinus luteus. Zellreihen aus einer Wucherung in Spaltung begriffen.

Wucherung die sich fächerartig erweitert und durch eine konvexe Oberfläche begrenzt wird, die den Querschnitt des Leitbündels weit übertrifft; b) durch den Verlauf der Zellreihen, die nach der Wundfläche hin immer breiter werden (Fig. 22, 27); c) durch die Gestalt einzelner Zellen, die in den Randpartien der Wucherung oft

quergestreckt erscheinen und bedeutend kürzer und breiter sind als die Leitparenchymzellen, aus denen sie entstanden sind (Fig. 22 u. Fig. 27).

3) Die Zellteilungen, die innerhalb einer Wucherung vonstatten gehen, verlaufen nach allen Seiten hin. Von einer

Konstanz der Teilungsrichtung kann keine Rede sein: sie ändert sich oft von Teilungsschritt zu Teilungsschritt. Hält man aber zum Wundrande senkrechte und parallele Teilungen als Grenzfälle auseinander, so wird man feststellen können, dass zur Wundfläche parallele Teilungen in den tieferen Bezirken der Wucherung überwiegen, wo sie die dort in die Länge wachsenden Zellen in kürzere, isodiametrische zerlegen, — die zum Wundrande senkrechten Teilungen aber in den peripheren Bezirken, wo sie das so charakteristische Aufspalten der Reihen bewirken.

Es sind oben Erscheinungen geschildert worden, die sich nach Verwundung eines Keimblattes einstellen. Nun sollen die Regeln besprochen werden, die ihren Verlauf bestimmen.

I. Das Wachstum der Zellen erfolgt stets in derjenigen Richtung, in der der kleinste Widerstand zu überwinden ist. Diese Behauptung bedarf keines weiteren Beweises, falls es sich um Zellen handelt, die das Wundperiderm bilden, da es doch klar ist, dass diese Zellen, die sich bekanntlich senkrecht zur Wundfläche strecken, eben in dieser Richtung auf keinen Widerstand stossen, während sie, in die Breite wachsend, ihre Nachbarzellen beiseite drängen müssten (Küster 1919, Brieger 1924). Wir wollen aber darauf hinweisen, dass auch innerhalb der hügelartigen Wucherung die Wachstumsrichtung einer jeden Zelle derselben Regel folgt. In den tieferen Bezirken der Wucherung wird ein Wachstum in die Breite durch den Widerstand des das Leitbündel umgebenden Gewebes erschwert, — die Zellen wachsen hier demnach, wie oben gezeigt wurde, senkrecht auf die Wunde zu, indem sie die dünne Lage der sie von Wundrande trennenden Zellen vor sich herschieben. Je näher der freien Wundfläche eine Zelle zu liegen kommt, um so kleiner ist der beim Zurückschieben seitlich angrenzender Zellen zu überwindende Widerstand, um so günstiger also die Bedingungen für ein Wachstum in der zur Wunde parallelen Richtung. Dieser Umstand kommt in dem allmählichen Breiterwerden der Zellreihen zum Ausdruck. Beachtenswert sind schliesslich die Umstände, unter denen das Wachstum der Zellen erfolgt, die die Randbezirke der Wucherung einnehmen. Da sie durch die senkrecht zur Oberfläche wachsenden Zellen der tieferen Schichten zurückgedrängt und über die ursprüngliche Wund-

fläche emporgehoben werden, dabei aber den Zusammenhang mit den seitlich angrenzenden Zellen des Wundperidermes bewahren, so müssen sie tangentialen Zugkräften unterliegen, die sie in die Breite auszudehnen suchen, ähnlich der Spannung, die in einem an beiden Enden befestigten Gummifaden entsteht, falls dieser durch die Einwirkung einer zu seinem Verlaufe senkrechten Kraft verlängert wird. Die Randzellen der Wucherung geben diesen Spannungen nach, indem sie sich in die Breite strecken, — ein Grund, der das in eben diesen Bezirken der Wucherung so häufige Vorkommen anisodiametrischer, quergestrecker Zellen zur Genüge erklärt.

II. Wir kommen nun zu den Regeln, die die Richtung bestimmen, in der die Teilung einer Zelle erfolgt. Die Zellteilungen, die zur Bildung des Wundperidermes führen, und diejenigen, die innerhalb der Wucherungen stattfinden, müssen dabei gesondert betrachtet werden. Erstere zeichnen sich durch Konstanz der einmal eingeschlagenen Teilungsrichtung aus und liefern darum ungleichaxige Zellen, letztere verlaufen nach allen Richtungen hin und liefern Zellen von isodiametrischer Gestalt. Es ist klar, dass diese Teilungen nach ab-

Fig. 28.

Lupinus luteus. Ein Keimblatt
3 Tage nach Verwundung. Zu
beiden Seiten des Leitbündels
schräg nach innen verlaufen-
de Zellteilungen.

weichenden Regeln verlaufen. Die Zellteilungen, die zur Bildung des Wundperidermes führen, und diejenigen, die innerhalb der Wucherungen stattfinden, müssen dabei gesondert betrachtet werden. Erstere zeichnen sich durch Konstanz der einmal eingeschlagenen Teilungsrichtung aus und liefern darum ungleichaxige Zellen, letztere verlaufen nach allen Richtungen hin und liefern Zellen von isodiametrischer Gestalt. Es ist klar, dass diese Teilungen nach ab-

weichenden Regeln verlaufen.

Die Regel für die Teilungen, die die Wundperidermbildung bewirken, ist leicht aufzustellen, wenn man bedenkt, dass diese Teilungen in allen Stücken denjenigen gleichen, die Haberlandt in seiner Arbeit über Nekrohormone beschrieben hat. Die Abhängigkeit dieser Teilungen von den aus abgestorbenen Zellen diffundierenden Stoffen vorausgesetzt, darf mit Haberlandt und Wehnelt angenommen werden, dass die Zellteilung senkrecht zur Diffusionsrichtung erfolgt. Dass dem wirklich so ist, wird durch folgendes bezeugt. Wird ein Keimblatt kurz nach dem Verwunden, etwa nach 3 Tagen, der Untersuchung unterzogen, so kann bemerkt werden, dass die durch den Wundreiz ausgelösten, die Wundperidermbildung bewirkenden Zellteilungen in unmittelbarer Nähe eines Leitbündels nicht, wie an anderen Stellen,

parallel zur Wundfläche, sondern schräg nach Innen verlaufen (Fig. 28), und zwar um so schräger, je tiefer die Schicht, der die betreffende Zelle angehört. Die neuentstehenden Zellwände haben somit eine mit der Entfernung von der Wunde wachsende Tendenz, eine zum Leitbündel parallele Richtung anzunehmen. Dies erklärt sich dadurch, dass im Bereiche eines Leitbündels nach dem Querschneiden des Keimblattes das Absterben der Gewebe tiefer fortschreitet als innerhalb des Mesophyllparenchyms, und dass die in den absterbenden Zellen entstehenden Stoffe innerhalb des Leitbündels mittels der Gefässe tief ins Blatt hinein diffundieren können. Zu den an ein Leitbündel grenzenden Zellen gelangen diese Stoffe nicht nur unmittelbar von der Wunde, sondern auch seitlich vom Leitbündel her. Die Teilung einer solcherart gereizten Zelle erfolgt senkrecht zu der aus diesen beiden Strömungen sich ergebenden Resultante. Und da mit wachsender Entfernung von der Wundfläche das durch das Blattparenchym diffundierende Hormon schnell an Menge abnimmt, so macht sich der Einfluss des seitlich vom Leitbündel gelieferten immer mehr geltend, was in der immer schiefen Stellung der Teilungswände zum Ausdrucke kommt. Das auf den ersten Blick befremdende Verhalten der an das Leitbündel grenzenden Zellen ist somit zur Genüge geklärt, — die Gültigkeit der die Teilungsrichtung bestimmender Regel erwiesen.

III. Es ist bereits oben darauf hingewiesen worden, dass die Zellteilungen, die innerhalb der Wucherungen stattfinden, von denjenigen, die zur Wundperidermbildung führen, gänzlich verschieden sind. Lässt sich eine Regel anführen, die ihren Verlauf bestimmt, so darf sie die Teilungsrichtung nicht von der Diffusionsrichtung der Nekrohormone abhängig machen; ausserden sollte sie für die Entstehung isodiametrischer Zellen eine Erklärung bieten. Beiden Bedingungen wird genüge getan, falls angenommen wird, dass innerhalb der Wucherung die Teilung einer jeden Zelle senkrecht zu ihrer Längsaxe erfolgt¹⁾. Für die Richtigkeit dieser Regel lassen sich mehrere Gründe anführen. Erstens ist festzustellen, dass

¹⁾ Die zur Längsaxe senkrechten Teilungen haben die Eigenschaft, dass die Zellen, deren Entstehung sie bewirken, eine möglichst kleine Differenz zwischen der Länge der grössten und der kleinsten Axe aufzuweisen haben. Bei jeder anderen Teilung wäre diese Differenz eine grössere.

diese Regel in ihrer Anwendung auf einzelne Zellen vollauf bestätigt wird: in allen Fällen, in denen die Tochterzellen die ihnen gemeinsamen Umrisse der Mutterzelle bewahren, ist leicht zu bemerken, dass die Teilungswand wirklich eine zur Längsaxe der Mutterzelle senkrechte Stellung einnimmt. Es ist von Wichtigkeit festzustellen, dass diese Teilungsweise sich oft bei wiederholten Teilungen einer Zelle verfolgen lässt, wobei die Abhängigkeit der Teilungsrichtung von der Lage der jeweiligen Längsaxe besonders deutlich zu Tage kommt. (Fig. 25, 26). Es ist noch zu erwähnen, dass zur Längsaxe senkrechte Teilungen sich nicht auf die kleinen, dem Leitparenchym entstammenden Zellen beschränken, sondern dass sie auch in den an ein Leithündel grenzenden Wundperidermzellen oft angetroffen werden. Diese deutlich ungleichaxigen Zellen werden nämlich, wie erinnerlich, an diesen Stellen oft durch eine zur Wundfläche senkrechte Wand in gleichaxige Zellen zerlegt (Fig. 21). Dies wird aber durch eine typische, zur Längsaxe der betreffenden Zelle senkrechte Teilung bewirkt.

Die Richtigkeit der obenerwähnten Regel wird auch dadurch bekräftigt, dass sie, indem sie den inneren Zusammenhang voneinander scheinbar unabhängiger Erscheinungen erkennen lässt, die Struktur und die Entstehungsweise der Wucherung zu erklären vermag. Denn da sie die Teilungsrichtung von der Lage der Längsaxe der Zelle abhängig macht, stellt sie zugleich ihre Abhängigkeit von der Wachstumsrichtung fest, die ihrerseits durch die Widerstände bestimmt wird, die die wachsende Zelle zu überwinden hat. Das in den tieferen Schichten häufige Auftreten von zur Wundfläche parallelen Teilungen erklärt sich somit als eine Folge des sich hier vollziehenden Längenwachstums der Zellen. Die zum Wundrand, senkrechten Teilungen, die in den peripheren Schichten das Aufspalten der Zellreihen bewirken, sind als durch das an diesen Stellen erfolgende Breitenwachstum der Zellen bedingt aufzufassen. Das dem wirklich so ist, ist leicht zu beweisen. Beim Verfolgen einzelner Zellreihen kann nämlich stets festgestellt werden, dass die Spaltung sich erst dort vollzieht, wo die Breite der Zellen ihre Länge zu über treffen beginnt. (Fig. 27, s. a. Fig. 45).

Die Kenntnis der sich in einem Keimblatte nach einer Verwundung einstellenden Erscheinungen und der Regeln,

die ihren Verlauf bestimmen, erlaubt es über die die Zellteilungen auslösende Faktoren einige Schlüsse zu ziehen.

Wie schon erwähnt, entsprechen die die Wundperidermbildung bewirkenden Zellteilungen vollkommen denjenigen, die Haberlandt (1923), Reiche (1924), Brieger (1924), Wehnelt (1927) in ihren die Wundhormone betreffenden Untersuchungen beschrieben haben. In Ansicht solcher Übereinstimmung darf angenommen werden, dass die Zellteilungen auch eine ähnliche Ursache haben, dass sie also durch die aus den absterbenden Zellen herausdiffundierenden Stoffe hervorgerufen werden. Es stimmt damit die Tatsache überein, dass sie senkrecht zur Diffusionsrichtung dieser Stoffe erfolgen, dass sie in der ersten, oder zweiten Zellschicht am zahlreichsten aufzutreten pflegen und nach dem Blattinnern zu immer spärlicher werden, dass sie endlich sowohl an basalen, wie an apikalen Wundflächen in Erscheinung treten, da doch an beiden Zellen absterben, demnach Wundhormone entstehen müssen. Andererseits aber muss mit Nakano (1924) angenommen werden, dass diese Zellteilungen durch die Wundhormone nicht selbständig ausgelöst werden, sondern, dass es dazu noch eines von den Leitbündeln gelieferten Stoffes, des „Leptohormons“ Haberlandts, bedarf. Dies wird deutlich durch die Tatsache bezeugt, dass diese Zellteilungen im Umkreise der basalen Leitbündelenden, offenbar infolge einer basalwärts gerichteten Strömung viel zahlreicher auftreten als an anderen Stellen derselben Wundfläche.

Da die zur Längsaxe der Zelle senkrechten Teilungen nach einer gänzlich verschiedenen Regel verlaufen, so muss auch in den Ursachen, die diese Teilungen zustande kommen lassen, ein wenigstens teilweiser Unterschied bestehen. Da die in Rede stehenden Teilungen sich nicht auf die Leitparenchymzellen beschränken, sondern auch auf die Wundperidermzellen herübergreifen, so kann dieser Unterschied nicht etwa in der histologischen Verschiedenheit der Gewebe begründet sein, er muss sich auf die Faktoren beziehen, die die Zelle zur Teilung zwingen. Das polare Auftreten der zur Längsaxe senkrechten Zellteilungen an den basalen Leitbündelenden beweist, dass für ihr Zustandekommen das Vorhandensein der basalwärts strömenden Stoffe, wohl also des leptomalen

„Zellteilungstoffes“ Haberlandts von grosser Wichtigkeit ist. Den Wundhormonen muss aber jeglicher Einfluss auf ihr Erscheinen abgesprochen werden. Es sind die folgende Tatsachen die zu dieser Behauptung führen:

1. Die in Rede stehenden Zellteilungen bleiben nur an basale Wundflächen beschränkt, während die Wundhormone sowohl an basalen, wie an apikalen Schnittflächen tätig sind.

2. Die zur Längsaxe senkrechten Zellteilungen sind von der Diffusionsrichtung der Nekrohormone völlig unabhängig.

3. Durch Wundhormone ausgelöste Zellteilungen stellen sich um so zahlreicher ein, je kleiner der Abstand der Zellen von den die Wunde bedeckenden Zellresten ist, die die Wundhormone produzieren. Für die zur Längsaxe senkrechten Zellteilungen lässt sich eine solche Beziehung zu den Zelltrümmern nicht feststellen: sie pflegen in den Randbezirken nicht zahlreicher zu sein als in den tieferen Schichten der Wucherung.

4. Die zur Längsaxe senkrechten Zellteilungen erfolgen längere Zeit hindurch, und halten noch an, wenn der durch die Nekrohormone ausgelöste Wundreiz bereits abgeklungen ist. Dies ist deutlich festzustellen an den an ein Leitbündel angrenzenden Wundperidermzellen, die nachdem sie die zur Diffusionsrichtung senkrechten Teilungen durchgemacht haben, sich senkrecht zu ihrer Längsaxe zu teilen beginnen, während weiter vom Leitbündel entfernte Wundperidermzellen die Teilungen überhaupt einstellen und in den Ruhezustand übergehen.

Sind nun die zur Längsaxe senkrechten Zellteilungen von den Nekrohormonen unabhängig, — und ist andererseits zu ihrem Erscheinen das Vorhandensein basalwärts strömender Stoffe notwendig, so liegt die Annahme nahe, dass sie durch den in genügender Menge (Konzentration) vorhandenen, vom Leitbündel gelieferten „Zellteilungstoff“ selbständig ausgelöst werden. Zu demselben Schlusse mit noch grösserer Beweiskraft führen die an den Keimblättern von Cucurbita gewonnenen Erfahrungen.

III. VERSUCHE MIT DEN KEIMBLÄTTERN VON CUCURBITA PEPO.

Nach Auskeimung der Samen wurden die Keimblätter abgetrennt, sodann mit einem abgeflamten Messer in verschiedenen Abständen von der Blattspitze quer durchgeschnit-

ten (Fig. 29), darauf ähnlich wie diejenigen von *Lupinus* auf feuchtem Fliesspapier belassen und nach mehreren Tagen der Untersuchung unterzogen. Fixierung und Färbung s. S. 88.

Wie bei *Lupinus*, so war auch bei *Cucurbita* die Bräunung aller Wundflächen und die Bildung von Wucherungen an basalen Leitbündelenden festzustellen (Fig. 29). Falls das Keimblatt nicht zu nahe der Blattspitze verwundet worden war, pflegten aus den basalen Wucherungen Adventivwurzeln hervorzuwachsen, gewöhnlich zu zwei aus jeder Wucherung. Wurde das Keimblatt nahe seiner Basis verwundet, so pflegten, da die Leitbündel hier in sehr geringer Entfernung voneinander verlaufen, die einzelnen Wucherungen zu einer gemeinsamen, grossen, zusammenzufliessen, der in grosser Zahl Adventivwurzeln entsprangen ¹⁾.

Fig. 29.

Cucurbita Pepo. Ein in drei Teile zerlegtes Keimblatt mit Wucherungen an basalen Leitbündelenden.

Fig. 30.

Cucurbita Pepo. Wundperiderm an einem zur Blattfläche senkrechten Schnitte. Parallel und senkrecht zum Wundrande verlaufende Teilungen.

Die flachgebliebenen (zwischen den Wucherungen liegenden) Teile der basalen Wundfläche wurden an zur Blattfläche senkrechten und parallelen Schnitten untersucht. Die Schnitte liessen Wundperidermbildung erkennen, wie sie bei *Lupinus* beschrieben wurde. Ausser den zur Wundfläche parallelen Zellteilungen sind hier aber auch solche zu verzeichnen, die senkrecht zum Wundrande erfolgen. Sie pflegen am zahlreichsten an der Grenze des Schwamm- und Palissaden-

¹⁾ Die Entstehung der Adventivwurzeln an verwundeten Keimblättern ist zuerst von v. Tieghem beschrieben worden. An den Keimblättern von *Cucurbita* wurde sie von Küster festgestellt.

parenchyms zu erfolgen (Fig. 30, 41), sind aber auch sonst nicht selten¹⁾. Im Umkreise der Leitbündel, der grossen sowohl wie der kleinen, (Fig. 30) ist stärkere Wundepidermbildung festzustellen.

Die apikalen Wundflächen weisen prinzipiell die gleichen Erscheinungen wie die flachen Teile der basalen auf. Doch verlaufen diese nicht so intensiv, wie an den basalen Flächen²⁾. Ein die Wundperidermbildung begünstigender Einfluss der Leitbündel war nie zu verzeichnen.

Die an den Keimblättern von *Cucurbita* entstehenden Wucherungen weisen im allgemeinen eine ähnliche Struktur

Fig. 31.

Fig. 32.

Fig. 31. *Cucurbita Pepo*. Eine Wucherung in der ersten Entwicklungsphase. Parallel zum Wundrande verlaufende Zellteilungen.

Fig. 32. *Cucurbita Pepo*. Ein Fragment aus einem kürzlich verwundeten Keimblatte. Die Zellen, die an Gefässe eines durchgeschnittenen Leitbündels grenzen, weisen mehrere Zellteilungen auf von charakteristischem Verlaufe.

auf, wie diejenigen von *Lupinus*. Der grösseren Regelmässigkeit wegen lässt sich aber ihre Entwicklung besser verfolgen, als es bei *Lupinus* der Fall war. Es können hier nämlich drei Entwicklungsphasen unterschieden werden.

¹⁾ Bei *Lupinus* kommen in den Wundperidermzellen senkrechte Teilungen fast nur in unmittelbarer Nähe der Wucherungen vor. (Fig. 21).

²⁾ Es kommt vor, dass an apikalen Flächen die Teilungen ausbleiben. Es kommt dann statt des Wundkorkes nur eine aus grossen Zellen bestehende Zellschicht zur Ausbildung.

In der ersten Phase ist die Wucherung nur durch eine unmerkliche Vorwölbung der Wundfläche angedeutet (Fig. 31). Die seitlichen Teile dieser Anschwellung werden durch in rascher Teilung begriffene Schwammparenchymzellen gebildet, ihre Mitte wird durch ein Leitbündel eingenommen. Im Bereiche der Wucherung machen sich Wachstums- und Teilungsvorgänge geltend. Die Zellteilungen verlaufen — mit wenigen Ausnahmen, über die gleich zu berichten sein wird, — sämtlich in der zur Wundfläche parallelen Richtung. Die Folge ist, dass die länglichen, ursprünglich senkrecht zur Wunde gestreckten Zellen des Gefässparenchyms¹⁾ in anisodiametrische, scheibenförmige, quergestreckte Zellen zerfallen, die für die erste Entwicklungsphase der Wucherung sehr charakteristisch sind. Ein etwas anderes Bild bietet sich dar in unmittelbarer Nähe absterbender, oft tief in das Leitbündel eindringender Zellen. Die an diesen Stellen besonders zahlreichen Zellteilungen verlaufen derart, dass die Teilungswände eine zu den Umrissen der Zellreste parallele Stellung einnehmen. Man kann auch oft, ebenso wie es bei *Lupinus* der Fall war, beobachten, dass die an ein Leitbündel grenzenden Parenchymzellen sogar in grosser Entfernung von der Wundfläche mehrere Teilungen aufweisen, die parallel zum Leitbündel verlaufen. Diese Teilungen pflegen sich in der Nähe intakter Gefässe am zahlreichsten einzufinden (Fig. 32).

Auch in der zweiten Entwicklungsphase (Fig. 33) besteht die Wucherung aus vorwiegend quergestreckten Zellen, die indessen nicht so ausgesprägt anisodiametrisch sind, wie in der Anfangsphase. Dies lässt die Vermutung aufkommen, dass die zur Wundfläche parallelen Zellteilungen der ersten Phase im Abnehmen begriffen sind, ebenso wie die Teilungen um die ins Leitbündel ein-

Fig. 33.

Cucurbita Pepo. Eine Wucherung in der zweiten Entwicklungsphase.

¹⁾ Die Leitbündel der Keimblätter von *Cucurbita* sind bereits in Hadrom und Leptom differenziert. Die Siebteile nehmen indess an der Bildung der Wucherungen nur einen sehr beschränkten Anteil.

dringenden abgestorbenen Zellen. Dagegen lassen sich stellenweise Teilungen bemerken, die senkrecht zur Wundfläche verlaufen und entweder einzelne Zellen, oder ganze Zellreihen in Tochterzellen zerlegen, die isodiametrisch sind.

In ihrer dritten Entwicklungsphase zeigen die einzelnen Wucherungen ein sehr mannigfaltiges Aussehen. Es kommen Wucherungen vor, die fast ausschliesslich aus Gefässparenchym bestehen (Fig. 34), daneben andere, an deren Aufbau sich auch Schwammparenchymzellen beteiligt haben (Fig. 35). Neben Wucherungen von sehr regelmässiger Anordnung der

Fig. 34.

Cucurbita Pepo. Eine Wucherung in der dritten Entwicklungsphase. Regelmässige Anordnung der Zellen.

Zellen (Fig. 34), sind andere zu beobachten, die fast keine Spur solcher Regelmässigkeit erkennen lassen (Fig. 35). Es ist aber ihnen allen gemeinsam, dass sie aus vorwiegend isodiametrischen Zellen bestehen, die nach allen Richtungen hin verlaufenden Teilungen ihre Entstehung verdanken. Die wenigen anisodiametrischen Zellen sind — ähnlich wie bei *Lupinus*, — derweise verteilt, dass die quergestreckten in den peripheren, die langgestreckten in den tieferen Teilen der Wucherung anzutreffen sind (Fig. 34). Sind die Zellen in Reihen angeordnet, so werden diese nach der freien Wundfläche zu immer breiter und spalten in Tochterreihen auf. (Fig. 34, 45). Das immer weiter fortschreitende Aufspalten der Reihen hat eine Verwischung der ursprünglichen Anordnung der Zellen zur Folge (Fig. 46), und bewirkt schliesslich eine vollkommen regellose Lagerung derselben (Fig. 35). Zwischen den Zellen schlängeln sich Tracheidenstränge hindurch.

Vergleicht man die drei Entwicklungsphasen miteinander, so kann man feststellen, dass für die erste Phase konstante Teilungsrichtung und ungleichaxige, quergestreckte Zellen charakteristisch sind, während in der dritten Phase die Zellteilungen nach allen Richtungen erfolgen und isodiametrische

Zellen liefern. Die zweite Phase der Entwicklung bildet den Uebergang zwischen den beiden anderen.

Es soll nun in Kürze über die Entstehung der aus den Wucherungen hervorstwachsenden Adventivwurzeln berichtet werden.

Fig. 35.

Cucurbita Pepo. Eine Wucherung in der dritten Entwicklungsphase mit unregelmässiger Anordnung der Zellen.

bündel des Keimblattes eine Kambiumtätigkeit ein, die die Entstehung neuer Gefässe zur Folge hat, an die die Gefässe der bald vollkommen ausgebildeten jungen Wurzeln sich anschliessen. Es ist von Wichtigkeit festzustellen, dass die wurzelbildenden Wucherungen in derselben Weise entstehen und in ihrer Entwicklung die gleichen Phasen unterscheiden lassen, wie diejenigen, aus welchen keine Wurzeln hervorgehen. Die Bildung der Adventivwurzeln ist demnach eine streng lokalisierte Erscheinung, die die Entstehung der Wucherung als solcher nicht weiter beeinflusst.

Es wären nur noch die an der Basis des Keimblattes entstehenden Wucherungen zu beschreiben, die sich von allen anderen dadurch unterscheiden, dass an ihrem Aufbau das Mesophyllparenchym einen grösseren Anteil nimmt, und dass

Schon kurz nach dem Verwunden des Keimblattes macht sich gewöhnlich an der Grenze des Leptoms und Hadroms eine aus kleinen, sich intensiv färbenden, relativ grosskernigen Zellen bestehende Zellenansammlung bemerkbar, die schnell an Grösse zunehmend bald die kegelförmige Gestalt einer Wurzelspitze annimmt und nach aussen durchbricht (Fig. 36). Gleichzeitig setzt in dem Leit-

Fig. 36.

Cucurbita Pepo. Eine Wucherung mit zwei Wurzelanlagen.

an ihrer Entstehung interkalare Wachstums- und Teilungsvorgänge mitbeteiligt sind.

An einem zur Blattspreite senkrechten Schnitte durch solch eine Wucherung lassen sich drei Zonen unterscheiden (Fig. 37): eine langgestreckte Zone I, eine kreisrunde Zone III, und eine die beiden verbindende Zone II. In Zone I, die eigentlich nicht der Wucherung, sondern der Blattspreite angehört, sind typische interkalare Wachstums- und Teilungsvorgänge zu verzeichnen, wie sie in einem intakten Keimblatte stattfinden; (Fig. 38) die Zellen erfahren eine Streckung

Fig. 37.

Cucurbita Pepo. Eine an der Basis des Keimblattes entstandene Wucherung. Die drei Zonen (s. Text) mit Ziffern bezeichnet. *W* = eine querdurchgeschnittene Wurzelanlage.

in der Richtung der Blattaxe und teilen sich mehrere Male nacheinander in der zur Blattaxe senkrechten Richtung. Die solcherart entstehenden Tochterzellen sind anisodiametrisch, ihre Längsachsen verlaufen senkrecht zur Blattaxe. Die anisodiametrische Gestalt der Zellen, die durch nachträgliches Wachstum verwischt werden kann, pflegt in unmittelbarer Nachbarschaft der Leitbündel am deutlichsten zu Tage zu treten, da an diesen Stellen die Zellteilungen rasch aufeinanderfolgen (Fig. 38). Ungleich komplizierter sind die Erscheinungen, die in Zone II festzustellen sind. Die Zellteilungen, die anisodiametrische Zellen liefern, verlaufen hier nämlich nicht ausschließlich in der zur Blatt-

axe senkrechten Richtung, — sie weichen vielmehr oft von dieser Richtung ab, so dass die neuentstehenden Wände der Blattaxe gegenüber mehr oder weniger schräg zu liegen kommen (Fig. 37). Daneben sind Teilungen zu verzeichnen, die die ungleich-axigen Zellen in isodiametrische zerlegen. Teilungen dieser Art

sind im Bereiche der Zone II nur in unmittelbarer Nähe eines Leitbündels zu vermerken (Fig. 39). Die Zone III besteht zur Gänze aus kleinen isodiametrischen Zellen, die in rascher Teilung begriffen sind. Die Zellteilungen verlaufen nach allen Richtungen des Raumes. Zwischen den Zellen kommen Tracheiden zur Ausbildung. Wurzelanlagen sind eine häufige Erscheinung (Fig. 37).

Fig. 38.

Fig. 39.

Fig. 38. *Cucurbita Pepo*. Interkalare Zellteilungen aus der Zone I der in Fig. 37 abgebildeten Wucherung.

Fig. 39. *Cucurbita Pepo*. Zellen aus der Zone II der in Fig. 37 abgebildeten Wucherung. An der Grenze des Leitbündels erleiden die Zellen zahlreiche Teilungen, die senkrecht zur Längsaxe der Zelle verlaufen.

Wie aus dieser Schilderung zu ersehen ist, sind die Erscheinungen, die sich in einem Keimblatte von *Cucurbita* nach Verwundung einstellen, von grosser Mannigfaltigkeit. Sie verlaufen dennoch, — ähnlich wie es bei *Lupinus* der Fall war, — nach einigen einfachen Regeln:

1. Das Wachstum der Zellen erfolgt in der Richtung den geringsten Widerstandes. Auf eine ausführliche Begründung dieser Behauptung glauben wir verzichten zu dürfen; sie würde nur in einer Wiederholung des über *Lupinus* gesagten bestehen.

2. Die in den flachbleibenden Teilen der Wunde bei *Cucurbita* stattfindenden Zellteilungen stellen viel kompliziertere Erscheinungen dar, als es bei *Lupinus* der Fall war, da hier neben den zur Wundfläche parallelen Teilungen, auch solche gibt, die in der zum Wundrande senkrechten Richtung verlaufen. Diese beiden Teilungsarten sollen nun, da es sich

um Ermittlung der die Teilungsrichtung bestimmenden Regeln handelt, scharf auseinander gehalten werden.

Die zur Wundfläche parallelen Zellteilungen, die die Wundkorkbildung bewirken, verlaufen, ähnlich wie bei *Lupinus*, senkrecht zu der Diffusionsrichtung der Nekrohormone. Die zur Wundfläche parallele Anordnung der Zellwände ist eine Folge dessen, dass die Diffusion in der zur Wunde senkrechten Richtung erfolgt. (Fig. 30).

Schwieriger sind die senkrecht zur Wundfläche verlaufenden Zellteilungen zu deuten. Wie gesagt, sind diese Teilungen an senkrecht zur Blattfläche geführten Schnitten eine häufige Erscheinung. Sie zerlegen die länglichen Zellen des Palisadengewebes und des Wundkorkes in kürzere, von oft isodiametrischer Gestalt (Fig. 44). Es kommt aber vor, dass diese Tochterzellen deutlich anisodiametrisch sind; ihre Längsaxe ist dann zur Wundfläche senkrecht gerichtet (Fig. 40). Eine genaue Untersuchung ergab, dass es sich bei diesen Teilungen um verschiedenartige Erscheinungen handelt.

Fig. 40.

Fig. 41.

Fig. 40. *Cucurbita Pepo*. Zellteilungen in der Nähe abgestorbener Epidermiszellen.

Fig. 41. *Cucurbita Pepo*. Zellteilungen in der Nähe eines kleinen Leitbündels.

Die eine Gruppe von Vorgängen bilden Zellteilungen, die durch Nekrohormone ausgelöst werden, die innerhalb der oft auf weiten Strecken absterbenden Epidermis gebildet werden und zu den betreffenden Zellen nicht von der Schnittfläche, sondern seitlich von den Epidermiszellen her gelangen. Zellteilungen dieser Art beschränken sich, oder sind doch am zahlreichsten, in den unmittelbar an die Epidermis grenzenden Zellen. Sie liefern oft deutlich anisodiametrische Zellen, deren Längsaxe eine zur Schnittfläche senkrechte Richtung ein-

nimmt. Sie sind sowohl in der Nähe der basalen, wie der apikalen Wundflächen zu bemerken (Fig. 40).

Die zweite Gruppe von Erscheinungen stellen Zellteilungen dar, die oft in Zellen festzustellen sind, die an basale Enden kleinster Leitbündeln angrenzen (Fig. 41), und da solche Leitbündel sich in der Regel an der Grenze des Schwamm- und Palisadenchyms hindurchzuschlängeln pflegen, so finden sich auch die in Rede stehenden Teilungen an diesen Stellen am zahlreichsten ein. Diese Teilungen haben nie die Entstehung ausgeprägt anisodiametrischer Zellen zur Folge, sie lassen auch keinen Zusammenhang mit der Diffusionsrichtung der Nekrohormone erkennen. Sie erfolgen senkrecht zur Längsaxe der betreffenden Zelle und erinnern darum an Teilungen, wie sie im Bereiche der an den basalen Enden grosser Leitbündel entstehenden Wucherungen festzustellen sind.

Eine dritte Gruppe von Erscheinungen bilden Zellteilungen, die regellos an basalen und apikalen Wundflächen zerstreut, senkrecht, oder schräg zur Wundfläche verlaufen, dabei weder eine Beziehung zur Epidermis, noch zu den kleinen Leitbündeln erkennen lassen. Diese scheinbar chaotischen Erscheinungen lassen sich erklären, falls angenommen wird, dass sie durch Wundhormone hervorgerufen sind, die zu den betreffenden Zellen nicht unmittelbar von der Wundfläche her, sondern seitlich aus den durch die Verwundung blossgelegten Interzellularen gelangen, in die sie doch ohne Zweifel eindringen müssen.

Wir wenden uns nun den Zellteilungen zu, die in den hügelartigen Wucherungen stattfinden. Es wurde bereits oben gezeigt, dass man in Hinsicht auf die Gestalt der Zellen und die Art der Zellteilungen in der Entwicklung der Wucherungen drei Phasen unterscheiden kann. Die für die erste Phase charakteristischen, parallel zu der Wundfläche (bzw. parallel zu den Ueberresten abgestorbener Zellen) verlaufenden Zellteilungen, die ungleichaxige Zellen liefern, verschwinden ja schon allmählich in der zweiten Phase; sie werden durch Zellteilungen der dritten Phase abgelöst, die nach allen Richtungen verlaufen und isodiametrische Zellen entstehen lassen. Es ist demnach anzunehmen, dass die Zellteilungen innerhalb einer Wucherung nach zwei Gesetzen verlaufen, von denen das eine in der Phase I, das andere in

der Phase III ausschliesslich zur Geltung gelangt, während sich in der Phase II der Uebergang von der einen Teilungsweise zur anderen vollzieht.

Die für die erste Entwicklungsphase charakteristischen Zellteilungen weisen alle Eigenschaften derjenigen auf, die durch das Wundhormon ausgelöst werden (Beibehaltung der Teilungsrichtung, die dadurch bedingte anisodiametrische Gestalt der Zellen, sehr häufiges Stattfinden in der Nähe abgestorbenen Zellen). Sie verlaufen demnach senkrecht zur Diffusionsrichtung dieser Stoffe, die zu den in Teilung begriffenen Zellen entweder von der freien Wundfläche her, oder von den abgestorbenen, vom lebendigen Gewebe umschlossenen Leitbündelzellen gelangen. Dasselbe gilt auch für die Zellteilungen, die oft in den an ein Leitbündel grenzenden Zellen festzustellen sind, und die parallel zum Leitbündel verlaufen. Sie werden — ähnlich wie es bei *Lupinus* der Fall war — durch Nekrohormone ausgelöst, die durch die Gefässe auf weite Strecken diffundieren und zu den in Rede stehenden Zellen seitlich gelangen. Die Teilungsrichtung erklärt sich somit auch hier aus der Diffusionsrichtung der Hormone. Diese Behauptung findet eine Stütze in der Tatsache, dass solche Zellteilungen sich in der Nähe der Gefässe am zahlreichsten einzufinden pflegen (Fig. 32). In der dritten Entwicklungsphase gleichen die Wucherungen der Keimblätter von *Cucurbita* vollkommen denjenigen von *Lupinus*. Es liegt darum die Vermutung nahe, dass die in dieser Phase stattfindenden Zellteilungen in Bezug auf ihre Richtung lediglich durch die Gestalt und die Lage der in Teilung begriffenen Zelle bestimmt werden, und senkrecht zu ihrer Längsaxe erfolgen.

Fig. 42.

Fig. 43.

Fig. 42. *Cucurbita Pepo*. Sich senkrecht zur Längsaxe teilende Zellen aus der dritten Entwicklungsphase einer Wucherung.

Fig. 43. Ein Schema, das die Entstehungsweise der in Fig. 42 abgebildeten Zellen verdeutlicht.

Diese Vermutung wird durch folgende Tatsachen vollauf bestätigt:

1. In allen Fällen, in denen die durch eine Teilung entstandenen Tochterzellen gemeinsam die Umrisse der Mutterzelle bewahren, kann sogar bei wiederholten Teilungen festgestellt werden, dass die Teilungswände senkrecht zur Längsaxe der betreffenden Zellen verlaufen (Fig. 42, 43).

2. In Zellen, die offenbar in Teilung begriffen, bereits zwei Kerne, aber noch keine Querwand aufweisen, sind die Kerne solcherart gelagert, dass die sie verbindende Gerade mit der Längsaxe der Zelle zusammenfällt (Fig. 44).

Fig. 44.

Fig. 45.

Fig. 46.

Fig. 44. *Cucurbita Pepo*. Zweikernige Zellen aus der dritten Entwicklungsphase einer Wucherung.

Fig. 45. *Cucurbita Pepo*. Eine in Spaltung begriffene Zellreihe einer Wucherung

Fig. 46. *Cucurbita Pepo*. Ein aus einer Zellreihe durch Spaltung entstandenes, keilartiges Gebilde.

3. Verfolgt man den Verlauf einzelner Zellreihen einer Wucherung nach der Oberfläche zu, so bemerkt man bestimmt, dass das Aufspalten einer Reihe in zwei Tochterreihen erst dort ansetzt, wo die Breite der Zellen ihre Länge zu übertreffen beginnt (Fig. 45). Die Abhängigkeit der Richtung der Zellteilung von der Gestalt und somit auch von der Wachstumsrichtung der Zelle kommt darin deutlich zur Sprache.

Viel komplizierter gestaltet sich der Verlauf der Zellteilungen in den Wucherungen, an deren Bildung interkalares Wachstum mitbeteiligt ist (Fig. 37). In diesen Wucherungen wurden, wie erinnernlich, drei Zonen unterschieden. In Zone I finden typische interkalare Zellteilungen statt; sie verlaufen senkrecht zur Blattaxe, genauer gesagt, senkrecht zu derjenigen Axe

der Zelle, die der Blattaxe parallel ist. In Zone III, die aus isodiametrischen Zellen besteht, wird die Teilungsrichtung durch die Gestalt der Zelle bestimmt und die Teilung erfolgt senkrecht zu deren Längsaxe. In Zone II liegen die Verhältnisse verwickelter. Der Mehrzahl nach sind es interkalare Teilungen, die hier zu verzeichnen sind, die anisodiametrische Zellen liefern. Diese Zellteilungen verlaufen hier aber oft nicht senkrecht, sondern schräg, stellenweise fast parallel zur Blattaxe. Dies erklärt sich dadurch, dass die Zellreihen nach Verwundung infolge eines ungleichmässigen Wachstums der Gewebe aus ihrer ursprünglicher Richtung verdrängt und oft gebogen erscheinen (Fig. 37). Die Zellen teilen sich aber nach wie vor senkrecht zu derjenigen Zellaxe, die normalerweise der Blattaxe parallel wäre. Neben diesen Teilungen sind in unmittelbarer Nähe der Leitbündel auch andere zu vermerken, die senkrecht zur Längsaxe der Zellen verlaufen. Sie erstrecken sich auf anisodiametrische Zellen, die die interkalaren Teilungen bereits durchgemacht haben, und zerlegen sie in Zellen von isodiametrischer Gestalt (Fig. 39). Im Bereiche der Zone II vollzieht sich somit ein Uebergang von der einen Teilungsweise zu der anderen: interkalare Teilungen der Zone I werden abgelöst durch Teilungen, die senkrecht zur Längsaxe der Zelle verlaufen, wie sie für die Zone III charakteristisch sind.

Auf Grund obiger Untersuchungen lassen sich über die die Zellteilungen auslösenden Faktoren folgende Schlüsse ziehen:

I. Alle Zellteilungen, deren Richtung durch die Diffusionsrichtung der in den absterbenden Zellen entstehenden Stoffe bestimmt wird, werden ausgelöst durch das Zusammenwirken der Wundhormone und des vom Leitbündel gelieferten Leptohormons (Nakano). Denn da sie mit den von Haberlandt, Reiche, Brieger, Wehnelt als Wirkungen des Wundhormones beschriebenen Erscheinungen vollkommen übereinstimmen, insbesondere aber einen steten topographischen Zusammenhang mit absterbenden Zellen aufweisen und senkrecht zur Diffusionsrichtung der in diesen entstehenden Stoffe verlaufen, so scheint ihre Abhängigkeit von den Wundhormonen keinem Zweifel zu unterliegen. Auch die Tatsache, dass sie nicht an basale Wundflächen gebunden

erscheinen, sondern auch an apikalen festzustellen sind, stimmt damit überein. Da sie sich aber an basalen Wundflächen häufiger efinden und insbesondere an basalen Leitbündelenden sehr zahlreich zu erfolgen pflegen, so muss offenbar an ihrem Zustandekommen auch ein vom Leitbündel gelieferter, basalwärts strömender Stoff beteiligt sein, und wir werden wohl nicht fehlgehen, darin das Leptohormon Haberlandts zu erblicken.

II. Auch die interkalaren Zellteilungen sind durch das Zusammenwirken zweier Faktoren bedingt. Denn da sie in der Nähe der Leitbündel stets häufiger erfolgen, als in den nächstfolgenden Zellreihen, so scheinen sie zu ihrem Zustandekommen des vom Leitbündel gelieferten Stoffes zu bedürfen. Dennoch kann diese Substanz nicht als die alleinige Ursache der interkalaren Zellteilungen angesehen werden. Der Teilungsstoff ist ja nicht an die Basis des Keimblattes gebunden, er ist, — wie aus der Bildung der Wucherungen zu folgern ist, — auch in anderen Teilen des Blattes in grosser Menge vorhanden. Und doch sind nirgends, ausser der Basis, weder im gesunden Zustande, noch nach Verwundung Zellteilungen festzustellen, die mit den interkalaren zu vergleichen wären. Es muss also angenommen werden, dass es zum Auslösen interkalärer Zellteilungen, ausser der vom Leitbündel gelieferten Stoffe, noch eines anderen, nicht näher bekannten Faktors bedarf, der nur an der Basis des Keimblattes wirksam ist und die für diese Teilungen charakteristische Anordnung der Teilungswände bedingt.

III. Wie die durch die Wundhormone ausgelösten und die interkalaren, so kommen auch die senkrecht zur Längsaxe der Zelle erfolgenden Teilungen unter der Wirkung des basalwärts strömenden, leptomalen Zellteilungstoffes zustande. Die Tatsache, dass sie nur an basalen Enden der Leitbündel stattfinden — der grossen, sowohl wie der kleinsten (v. Fig. 30 u. 41), — und zwar in umso grösserer Zahl, je grösser das Leitbündel, lässt sich nicht anders erklären. Aber obwohl sie im Laufe der Entwicklung der Wucherungen die zur Wundfläche parallelen, durch Wundhormone ausgelösten Zellteilungen ablösen, so scheinen sie doch selbst von diesen Stoffen in keiner Weise abhängig zu sein. Es sind zwei Gründe, die zu dieser Behauptung zwingen. Erstens sind sie unab-

hängig von der Diffusionsrichtung dieser Stoffe; zweitens ist hervorzuheben, dass gleichzeitig mit dem Auftreten der zur Längsaxe senkrechten Zellteilungen (zweite Entwicklungsphase) im Umkreise der abgestorbenen Zellen die Zellteilungen nachzulassen beginnen, so dass sie von nun an hier nicht häufiger stattfinden, als an anderen Stellen der Wucherung. Da letzteres bestimmt darauf zurückzuführen ist, dass die in begrenzter Menge erzeugten Wundhormone allmählich eingehen, so muss folglich angenommen werden, dass die zur Längsaxe senkrechten Zellteilungen, die von nun an immer zahlreicher festzustellen sind, nicht durch diese immer schwächer einwirkenden Stoffe ausgelöst werden. Damit stimmt die Tatsache überein, dass die Entwicklung der Wucherung lang andauert, und dass in ihrem Bereiche Zellteilungen noch zu einer Zeit festzustellen sind, in der die zur Wundperidermbildung führenden Teilungen längst erloschen sind. — Ähnlicherweise darf behauptet werden, dass die zur Längsaxe senkrechten Zellteilungen, die auf die interkalaren folgen, von dem unbekannten Faktor, der an dem Zustandekommen der interkalaren Zellteilungen mitbeteiligt ist, unabhängig sind, und sich erst einstellen, nachdem in den betreffenden Zellen seine Wirksamkeit erloschen ist. Und es ist wiederum nicht nur die Änderung des die Teilungsrichtung bestimmenden Gesetzes, die zu dieser Annahme zwingt, sondern auch der Umstand, dass auch in einem unverwundeten Keimblatte die Wirkung des genannten Faktors auf einzelne Zellen eine vorübergehende ist und bald nachzulassen beginnt. Denn auch in einem intakten Keimblatte finden die interkalaren Zellteilungen bald ein Ende, — worauf die Zellen in den Ruhezustand übergehen¹⁾, und da dies nicht durch das Verschwinden des fortwährend herbeiströmenden leptomalen „Teilungstoffes“ bewirkt sein kann, so muss es eben auf das allmähliche Erlöschen der Wirksamkeit des interkalaren Faktors zurückgeführt werden.

Da also die zur Längsaxe der Zelle senkrechten Zellteilungen weder durch die Wundhormone, noch durch den interkalaren Faktor ausgelöst werden, zu ihrem Zustandekommen also nur des vom Leitbündel gelieferten Stoffes bedür-

¹⁾ Eine Ausnahme bildet eine schmale Zone, in der die Zellen die Fähigkeit sich interkalar zu teilen, längere Zeit hindurch beibehalten.

fen, so darf angenommen werden, dass sie von dem in genügender Konzentration vorhandenen Leptohormon selbständig hervorgerufen werden. Die Richtigkeit dieser Annahme ist auch daraus zu ersehen, dass sie es zu erklären vermag, warum auf die interkalaren und die durch die Wundhormone ausgelösten Zellteilungen, die so sehr von einander verschieden sind, gleichartige, d. h. nach derselben Regel verlaufende Teilungen folgen. Denn da sowohl der interkalare Faktor, als auch die Wundhormone allmählich an Wirksamkeit verlieren, so muss am Ende in beiden Fällen nur der basalwärts strömende, am Wundrande infolge der Verwundung aufgestaute leptomale „Zellteilungsstoff“ übrigbleiben, und gleiche Ursachen bringen ja gleiche Wirkungen hervor.

ZUSAMMENFASSUNG UND DISKUSSION.

Es wurde oben zu zeigen versucht, dass in verwundeten Keimblättern dreierlei Arten von Zellteilungen festzustellen sind.

Die Zellteilungen erster Art, die die Entstehung des Wundkorkes zur Folge haben, werden ausgelöst durch das Zusammenwirken der leptomalen Substanz Haberlandt's mit den aus den absterbenden Zellen herausdiffundierenden Nekrohormonen. Sie erfolgen senkrecht zur Diffusionsrichtung der letzteren (s. Haberlandt, Wehnelt) und liefern Zellen von anisodiametrischer Gestalt.

Die interkalaren Zellteilungen in den Basalteilen der Keimblätter werden bewirkt durch das Zusammenwirken der leptomalen Substanz mit einem näher nicht bekannten Faktor, der ihre Richtung bestimmt. Sie erfolgen senkrecht zu derjenigen Axe der Zelle, die der Blattaxe parallel ist. Folgen die interkalaren Teilungen, — wie das in einem an der Basis durchgeschnittenem Blatte die Regel ist, rasch aufeinander, so liefern sie gleichfalls ungleichaxige Zellen.

Teilungen dritter Art, die an basalen Enden durchgeschnittener Leitbündel festzustellen sind, und erst nach dem Abklingen des eigentlichen Wundreizes aufzutreten pflegen, werden durch die in genügender Konzentration vorhandene leptomale Substanz selbständig ausgelöst. Sie erfolgen senkrecht zur Längsaxe der in Teilung begriffenen Zelle und liefern ein aus kleinen, isodiametrischen Zellen bestehendes Gewebe.

Aus Obigem folgt, dass eine genaue Beachtung der räumlichen und zeitlichen Verteilung der nach Verwundung erfolgenden Zellteilungen, sowie die Kenntnis der Regeln, die ihre Richtung bestimmen, über die Natur der diese Zellteilungen auslösenden Reize einiges zu schliessen erlaubt. Es scheint, als ob es möglich wäre, einer ähnlichen Analyse die Zellteilungen zu unterziehen, die in einer Pflanze auf eine andere Weise künstlich hervorgerufen werden können. Gemeint sind damit die Zellteilungen, die sich durch die Einwirkung von β -Indolylessigsäure (Heteroauxin) erzwingen lassen, wie sie in einer Arbeit von E. J. Kraus, Nellie A. Brown und K. C. Hamner beschrieben worden sind. Nach den Abbildungen zu urteilen, scheint es sich dabei hauptsächlich um Zellteilungen zu handeln, die senkrecht zu der Längsaxe der betreffenden Zellen erfolgen, obwohl auch Zellteilungen anderer Art dabei bestimmt mitbeteiligt sind. Jedenfalls erinnern manche Bilder auffallend an das kleinzellige Gewebe der an basalen Leitbündelenden der Keimblätter entstehenden Wucherungen. Eine eingehende Analyse dieser Erscheinungen wäre vielleicht imstande, sowohl über die Wirkungsweise der leptomalen Stoffe, wie auch der β -Indolylessigsäure auf das Pflanzengewebe einiges Licht zu werfen.

Vorliegende Untersuchungen wurden ausgeführt im *Biologisch-Botanischen Institut der Jan Kazimierz Universität (Lwów)*. Es sei mir gestattet an dieser Stelle dem Herrn Prof. Dr S. Krzemieniewski, der die Anregung zu dieser Arbeit gegeben, für das ihrem Fortschreiten stets entgegengebrachte Interesse und für die mir erteilten vielen wertvollen Ratschläge meinen tiefempfundenen Dank auszudrücken.

L I T E R A T U R.

- Brieger: Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1924. Bd. 42, ibid. 1925. Bd. 43.
 Bünning: Bot. Arch. 1926. Bd. 14, u. 15.
 Freundlich: Jahrb. f. wiss. Bot. 1902. Bd. 37.
 Gurwitsch. Das Problem der Zellteilung, Berlin 1926.
 Gurwitsch: Protoplasma, 1929. Bd. 6.
 Gurwitsch: Biol. Zentrbl. 1929. Bd. 49.
 Gurwitsch: Die mitogenetische Strahlung, Berlin 1932.

- Haberlandt: Sitzungsber. d. preuss. Akad. 1913, *ibid.* 1914, *ibid.* 1919,
ibid. 1920, *ibid.* 1928.
- Haberlandt: Beiträge z. allg. Bot. 1923. Bd. 2.
- Haberlandt: Biol. Zentrbl. 1923, *ibid.* 1929.
- Hartsema: Rec. d. trav. bot. Neerland. 1926. XXIII.
- Kisliak-Statkewitsch: Arch. f. Entwicklungsmech. 1927. Bd. 109.
- Küster: Pathologische Pflanzenanatomie, 1919.
- E. J. Kraus, Nellie A. Brown, and K. C. Hamner: Botanical Gaz,
 1937, Vol. 98
- Lamprecht: Beitr. z. allg. Bot., 1918.
- Loos: Protoplasma, 1931. Bd. 14.
- Nakano: Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1924. Bd. 42.
- Olufsen: Beihefte z. Bot. Centrbl. 1903.
- Reiche: Zeitsch. f. Bot. 1924. Jahrg. 12.
- Wehnelt: Jahrb. f. wiss. Bot. 1927. Bd. 66.
-