

Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab

Biologiske Meddelelser, bind **22**, nr. 5

Dan. Biol. Medd. **22**, no. 5 (1955)

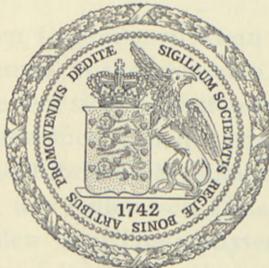
UNTERSUCHUNGEN
ÜBER DETERMINATION UND
DIFFERENZIERUNG

3. ÜBER DIE WIRKUNGSWEISE DES
DETERMINIERENDEN FAKTORS, DER BEI DER
BILDUNG DER WURZELHAARE VON
LEPIDIUM, *SINAPIS* UND *PHLEUM* TÄTIG IST

VON

P. BOYSEN JENSEN

With an English Summary



København 1955

i kommission hos Ejnar Munksgaard

Det Kongelige Danske Videnskabsnævn

Kongelige Videnskabsnævn, 1882, nr. 5

1882, 5. Hæft. 1882, nr. 5

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DETERMINATION UND DIFFERENZIERUNG

3. ÜBER DIE WIRTSCHAFTLICHE BEDEUTUNG
DETERMINIERENDER FAKTOREN DER BEI DER
BILDUNG DER WURZELHAARE VON
EMBIUM. SIKARIS UND PULICUM TÄTIG IST.

VON

P. BOSEN JENSEN

1882, 5. Hæft. 1882, nr. 5



Printed in Denmark
Bianco Lunos Bogtrykkeri A-S

1. Einleitung.

Die Gestaltung eines Tieres oder einer Pflanze ist die Summe einer Reihe von oft ganz geringfügigen Veränderungen des sich entwickelnden Organismus. Eine solche mikro- oder makroskopische Veränderung, die sich darin äussert, dass Zellen oder Zellteile, die ursprünglich gleichartig sind, gegen einander ungleichartig werden, nennt man einen Differenzierungsvorgang. Bevor ein solcher eintritt, muss aber ein nicht unmittelbar sichtbarer Vorgang eingetreten sein, der den betreffenden Differenzierungsvorgang hervorruft. Diesen Vorgang nennen wir eine Determination.

Das Ergebnis der Determinations- und Differenzierungsvorgänge ist die Entstehung der verschiedenen Gewebe- und Zelltypen, die den fertigen Organismus ausmachen und in demselben auf bestimmte gesetzgebundene Weise angeordnet sind. Wenn man nun versuchen will zu ermitteln, in welcher Weise die Determinations- und Differenzierungsvorgänge zustande kommen, beginnt man am besten damit zu untersuchen, worin der Unterschied zwischen den verschiedenen Zelltypen bei höheren Organismen besteht.

Schon bei einzelligen Organismen kann eine Differenzierung innerhalb des Zytoplasmas vorhanden sein. In einem *Paramecium*, einem *Stentor* finden sich reizleitende Plasmastränge, die die Basalkörner der einzelnen Cilien verbinden, und bei dem letzteren auch kontraktile Fibrillen, Myonemen. Solche kontraktile Fibrillen sind ferner in den Cilien von Zoosporen, Gameten und einigen vegetativen Zellen von Thallophyten vorhanden.

Die Entwicklung der Somatozoen kommt nun dadurch zustande, dass die verschiedenartigen Zytoplasmabestandteile, die bei den Infusorien in einer einzelnen Zelle vorhanden sind, auf verschiedene Zelltypen verteilt werden.

In Muskelzellen besteht die Hauptmenge des Zytoplasmas aus kontraktile Fibrillen. Das Zytoplasma der Nervenzellen hat gleichfalls einen sehr spezifischen Bau. Von besonderer Wichtigkeit sind die Neurofibrillen, die sich im Zellkörper in der mannigfaltigsten Weise durchkreuzen und sich in den Dendriten und Neuriten fortsetzen. Die Sekretzellen haben die Fähigkeit, spezifische Sekrete, z. B. Verdauungsenzyme, zu erzeugen, und besitzen einen dementsprechenden, spezifischen, zytoplasmatischen Bau. Dasselbe ist ferner der Fall mit Sinneszellen, z. B. in der Retina, u. s. w.

Auch in höheren Pflanzen können zytoplasmatische Ungleichartigkeiten in den verschiedenen Zellmodifikationen vorhanden sein.

In der Epidermis von Blättern und jungen Stengeln sind nur die Schliesszellen imstande, Chlorophyll zu bilden, die übrigen Epidermiszellen dagegen nicht. Auch die Wurzelzellen vermögen nicht Chlorophyll, dagegen bisweilen andere Farbstoffe, z. B. Carotin, in grosser Menge zu bilden. Die Zellen der Kleberschicht, der äussersten Schicht des Endosperms der Gräser, sind mit Proteinkörnern gefüllt, die übrigen Zellen dagegen mit Stärkekörnern. In der Kleberschicht werden während der Keimung grosse Mengen Amylase gebildet.

Wenn auch Unterschiede zwischen den Zellmodifikationen in Bezug auf den Gehalt an Mikromolekylen und Ionen in dem Zytoplasma vorhanden sein können, ist die zytoplasmatische Ungleichartigkeit der verschiedenen Zelltypen unzweifelhaft hauptsächlich an die Makromolekyle, d. h. vorzugsweise an Eiweissstoffe und an eiweisshaltige Gebilde geknüpft. Die Spezifität der Eiweisskörper der Zellmodifikationen kann darin bestehen, dass sie kontraktile oder reizleitend sind, wie in den Muskel- und Nervenzellen, oder dass sie bestimmte Enzyme zu erzeugen vermögen, wie die Sekretzellen im Darmkanal oder die Zellen der Kleberschicht der Gräseramen. Daneben kommen natürlich auch Eiweisskörper vor, die allen lebenden Zellen gemeinsam sind, z. B. die Enzyme, die an dem Abbau der Kohlenhydrate, der Eiweissstoffe und verschiedener anderer Stoffe beteiligt sind.

Neben dem Zytoplasma finden sich in den verschiedenen Zelltypen auch ein oder mehrere Zellkerne. Dieselben sind durch Äquationsteilungen entstanden und sind, selbst wenn neben den

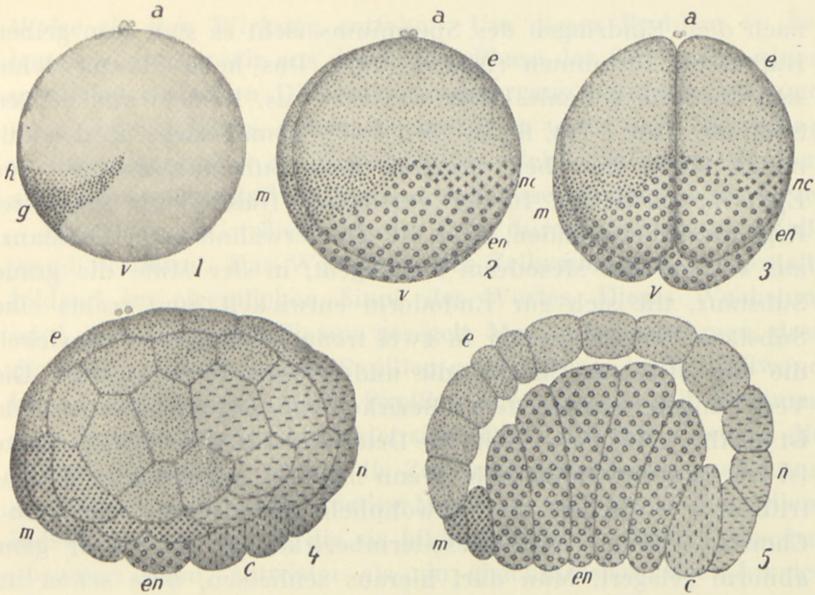


Abb. 1. Die ersten Entwicklungsstadien von *Styela partita*. 1 Ungefurchtes Ei, 2 Zweizellenstadium, 3 Vierzellenstadium, 4 Beginnende Gastrula, 5 Längsschnitt durch die Gastrula. g gelber Halbmond, h heller Zytoplasmabezirk, m präsumptive Mesoderm, e präsumptive Epiderm, en präsumptive Endoderm, nc präsumptiver Neuro-Chordalbezirk, n Neuralbezirk, c Chordalbezirk. (CONKLIN nach DÜRKEN, halbschematisch).

normalen diploiden auch polyploide Kerne vorkommen können, im grossen und ganzen äquivalent. Eine Differenzierung der Kerne findet nach unserem heutigen Wissen nicht statt.

Wir kommen somit zu dem Ergebnis, dass die Ungleichartigkeit der verschiedenen Zelltypen mit einer Ungleichartigkeit im Gehalt an Makromolekylen und an makromolekularen Gebilden im Zytoplasma zusammenhängt und durch dieselbe bedingt wird.

Die nächste Aufgabe muss daher sein zu untersuchen, in welcher Weise die zytoplasmatische Ungleichartigkeit der verschiedenen Zelltypen entsteht. Diese Frage lässt sich durch Verfolgung der Entwicklung von Mosaikern (z. B. von *Styela*) lösen (CONKLIN 1905).

In dem unbefruchteten Ei von *Styela* kann man drei verschiedene Zytoplasmotypen, die gelbe, die graue und die helle, die konzentrisch geordnet sind, unterscheiden. Die gelbe liegt gleichmässig verbreitet in der Oberfläche des Eies. Unmittelbar

nach dem Eindringen des Spermiums zieht es sich zum gelben Halbmond zusammen (Abb. 1 (1g)). Das helle Plasma dehnt sich über die animale Hälfte des Eies aus. In dem zweizelligen Stadium, Abb. 1 (2), finden sich vier Plasmabezirke, in der animalen Hälfte die oben erwähnte helle Substanz, die sich zur Epiderm entwickelt. In der vegetativen Hälfte kann man drei Regionen unterscheiden, links die oben erwähnte gelbe Substanz, aus welcher die Mesoderm hervorgeht, in der Mitte die graue Substanz, die sich zur Endoderm entwickelt, und rechts eine Substanz, die sich später in zwei trennt; von diesen entwickelt die eine sich zur Chorda, die andere zum Nervensystem. Die Verteilung der verschiedenen Bezirke in der beginnenden Gastrula ist in Abb. 1 (5) dargestellt. Die Determination der Plasmabezirke ist fest und unveränderlich. Wenn man ein ungefurchtes Ei zentrifugiert, entstehen wie gewöhnlich Ektoderm-, Entoderm-, Chorda-, Nerven- und Mesodermbezirke, sie sind aber ganz abnorm gelagert. Man darf hieraus schliessen, dass schon im Zytoplasma des ungefurchten Eies mehrere, stoffliche verschiedene, fest determinierte Gewebe- und Organrepräsentanten vorhanden sind, und dass dieselben durch eine Verlagerung von Zytoplasmaelementen in dem unbesamten Ei entstanden sind.

Diese Umlagerungen werden durch die Besamung in Gang gesetzt, sind aber, soweit man beurteilen kann, vollkommen autonom.¹

Nachdem somit durch die Untersuchungen von CONKLIN und anderen festgestellt worden ist, dass Umlagerungen im Plasma differenzierungsbestimmend wirken können, muss der nächste Schritt sein, wenn möglich zu ermitteln, wie solche Umlagerungen (d. h. Determinationen) zustande kommen können, und in welcher

¹ Neben den autonomen Determinationsvorgängen hat man auch induzierte. Diese können entweder von Induktionszentren, die während der Ontogenese entstanden sind, ausgehen oder es können äussere Faktoren induzierend wirken. Namentlich hat W. JOHANNSEN hervorgehoben, dass die äusseren Faktoren für die Gestaltung der Organismen mitbestimmend sind, und dass sie auch in die ontogenetischen Entwicklungsvorgänge eingreifen können. Jedoch darf man die Bedeutung der äusseren Faktoren nicht überschätzen; tatsächlich ist sie namentlich bei Tieren ziemlich gering. Man kann die Entwicklungsbedingungen innerhalb weiter Grenzen variieren und man erhält doch im grossen und ganzen einen normalen Organismus. Bei den Pflanzen, die in viel höherem Grade als die Tiere plastisch sind, spielen die äusseren Faktoren eine nicht unbedeutende Rolle, sie können direkt Determinierungsvorgänge auslösen und sie können bewirken, dass eine Zellenmodifikation in eine andere umschlagen kann. Ich hoffe, später auf diese Determinationen zurückkommen zu können.

Weise sie ihre Wirkung entfalten. Um dieses Problem zu beleuchten, wollen wir aus der letzten Phase der Ontogenese einen möglichst einfachen Differenzierungsvorgang herausgreifen, und zwar einen solchen, dessen Verlauf man unter dem Mikroskop verfolgen kann. Für die Untersuchung solcher einfacher Differenzierungsvorgänge sind die Pflanzen weit besser geeignet als die Tiere.

Bei Pflanzen ist die Form der Zelle durch die Form der Zellwand bestimmt. Das Wachstum der Zellwand ist somit gestaltbildend im eigentlichen Sinne des Wortes. Dieses Wachstum wird aber durch das Plasma geregelt. Man muss annehmen, dass die Plasmaoberfläche als Papillen oder Käbme in die Zellwand hineinragt, und dass diese Papillen oder Käbme mit Enzymen oder Enzymsystemen bekleidet sind. Diese Enzyme erzeugen die Zellulosefibrillen, woraus die Zellwand besteht, und man kann somit die Lage und die relative Menge dieser Enzyme feststellen, indem man die Stoffe, die sie bilden, direkt im Mikroskope beobachten kann, entweder als ein gleichmässiges oder lokales Wachstum der Zellwand (oder in gewissen Fällen als eine Verdickung auf der inneren Seite der Zellwand). Findet nun eine lokale Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit statt oder wird eine Verdickung gebildet, so wird man, wie später gezeigt werden soll, diese Vorgänge auf eine Umlagerung der Zellulosebildner zurückführen können. Diese Umlagerung ist somit die Determination, die das lokale Wachstum oder die Verdickung hervorruft.

In einer früheren Abhandlung (BOYSEN JENSEN 1950) habe ich gezeigt, dass die Bildung der Wurzelhaare, die als Ausstülpungen der Zellwand in dem apikalen Ende einer Epidermiszelle der Wurzel entstehen (Abb. 3), durch eine vorhergehende Anhäufung von Zellulosebildnern an der betreffenden Stelle hervorgerufen wird. Diese Anhäufung entsteht durch eine Umlagerung der Zellulosebildner in dem Plasma, und sie ist somit ein Beispiel für die oben erwähnten Determinationsvorgänge. Es ist die Aufgabe dieser Abhandlung zu untersuchen, ob man möglicherweise die Anhäufung der Zellulosebildner in dem apikalen Ende der Trichoblasten und später in der Spitze der Wurzelhaare durch äussere Faktoren beeinflussen oder hervorrufen kann, um auf diese Weise näher zum Verständnis der Determinationsvorgänge vorzudringen.

2. Methodisches.

Die Kultur der Pflanzen ist früher beschrieben worden (BOYSEN JENSEN 1954); sie wurden diesmal in Färbekästchen, in denen die Objektträger horizontal lagen, gezüchtet. Als Nährlösungen wurde entweder $I_b + II$ oder das sehr kalkhaltige Kopenhagener Leitungswasser benutzt.

*Sinapis*keimpflanzen werden besser in Petrischalen (Diam. 10 cm), deren Boden mit zwei Schichten Filtrierpapier das mit $I_b + II$ oder Leitungswasser befeuchtet ist, kultiviert. Die Samen werden in einer Reihe mitten in die Schale gelegt; die Schalen werden senkrecht gestellt, so dass die Wurzeln nach unten wachsen. In ähnlicher Weise kann man auch *Lepidium*- und *Phleum*keimpflanzen züchten.

Die meisten Versuche sind in schwachem Tageslicht ausgeführt, in der letzten Zeit wurden sowohl die Kulturen als die Versuche im Dunkeln gehalten. Obwohl kein entscheidender Unterschied zwischen den zwei Versuchsgruppen vorhanden ist, habe ich doch den Eindruck, dass die Versuche am besten im Dunkeln gelingen.

Bei der Untersuchung des Wachstums und der Neubildung der Wurzelhaare benutzt man am besten ein Präpariermikroskop mit verschiebbarem Tubus (z. B. Reichert, Mak M, Vergrößerung $8 \times 4,1$). Die Wurzel wird parallel mit dem Okularmasstab und mit einer der Verschiebungsrichtungen orientiert. Wenn man dann nach und nach den Nullstrich auf die Zonengrenzen einstellt, kann man die Länge der unten erwähnten Zonen und der Wurzel an dem Masstab mit Nonius in mm ablesen.

Die Länge der *Phleum*wurzeln, die für die Versuche benutzt wurden, betrug 5—9 mm. Wenn man eine solche Wurzel unter das Präpariermikroskop legt, sieht man, dass die Wurzel aus zwei Zonen besteht, der Zone, die mit Wurzelhaaren bekleidet ist, und der Spitze. Die erstere Zone (die primäre Wurzelhaarzone) wollen wir Zone I nennen (Abb. 2 a). Die Länge der Wurzelhaare nimmt gegen die Spitze hin allmählich ab; in dem äussersten Teil der Zone sollen die Wurzelhaare zerstreut sein. Ist die Wurzelspitze beschädigt, bilden die Wurzelhaare einen dicken Filz, und die Wurzel kann nicht verwendet werden. Die

wurzelhaarfreie Zone, die die Spitze bildet, wollen wir Zone IV nennen; in derselben können vereinzelt Wurzelhaarinitiale vorhanden sein.

Es soll nun das Aussehen der Wurzel 24 Stunden später beschrieben werden (Abb. 2 b).

Wenn die Wurzel in einer etwa 2 mm hohen Schicht von

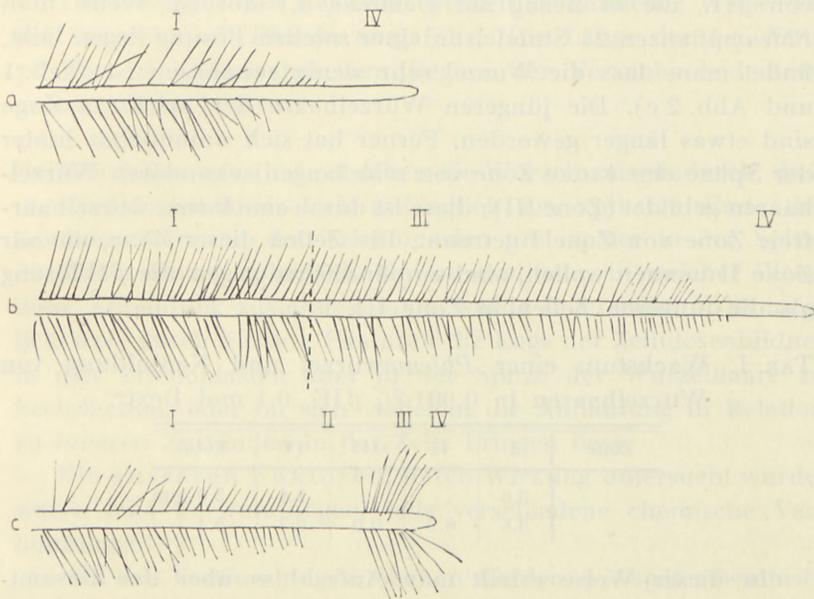


Abb. 2. Wachstum der Wurzeln von *Phleum*. a Wurzel am Anfang des Versuches, b dieselbe Wurzel 24 Stunden später, c Wurzel, die 24 Stunden in 0,001 % β -Indolyl-essigsäure gelegen hat.

Nährlösung in einer kleinen Petrischale gelegen hat, ist sie um etwa 3—5 mm länger geworden. Die jüngeren Wurzelhaare sind ausgewachsen, und im Anschluss an die primäre Wurzelhaarzone hat sich eine Zone mit neuen Wurzelhaaren entwickelt, die wir als die sekundäre Wurzelhaarzone (Zone III) bezeichnen wollen. Die Grenze zwischen Zone I und Zone III ist nicht scharf.

Wünscht man nun die Wirkung einer Lösung von β -Indolyl-essigsäure (der meistens so viel Dextrose zugesetzt wurde, dass die Konzentration 0,1 mol betrug)¹ auf das Wachstum der

¹ Ob die Dextrose irgendwelche Bedeutung für die Versuche hat, weiss ich jedoch nicht.

Wurzel und die Bildung von Wurzelhaaren zu untersuchen, stellt man z. B. eine 0,002 ‰ ige Lösung von β IE in $I_b + II$ her. Aus dieser Lösung kann man durch Verdünnung mit $I_b + II$ 0,0002 und 0,00002 ‰ ige Lösungen herstellen. Wenn man gleiche Mengen einer 0,002 ‰ igen Lösung mit einer 0,2 mol Dextrose-lösung (in $I_b + II$) mischt, erhält man eine 0,001 ‰ ige Lösung von β IE, die in Bezug auf Dextrose 0,1 mol ist. Wenn man *Phleum*-pflanzen 24 Stunden in einer solchen Lösung liegen lässt, findet man, dass die Wurzel sehr wenig gewachsen ist (Tab. I und Abb. 2 c). Die jüngeren Wurzelhaare der primären Zone sind etwas länger geworden. Ferner hat sich unmittelbar hinter der Spitze eine kurze Zone von sehr langen sekundären Wurzelhaaren gebildet (Zone III); diese ist durch eine kurze, wurzelhaarfreie Zone von Zone I getrennt. Die Zellen dieser Zone, die wir Zone II nennen wollen, sind empfindlicher gegen die β IELösung als die jüngeren Zellen in Zone III.

TAB. I. Wachstum einer *Phleum*wurzel und Neubildung von Wurzelhaaren in 0,001 ‰ β IE, 0,1 mol Dextr.

Zone	I	II	III	IV	Total
	3.6	1.4	5.0 mm
	3.6	0.9	0.6	0.3	5.4

In dieser Weise erhält man Aufschluss über das Gesamtwachstum der Wurzel, über die Bildung der sekundären Wurzelhaarzone u. s. w. Häufig kann man auch sehen, ob die primären Wurzelhaare gewachsen sind oder nicht. Wenn man jedoch das Wachstum derselben in $I_b + II$ oder in einer anderen Lösung näher zu verfolgen wünscht, legt man eine Wurzel auf einen Objektträger in der betreffenden Lösung unter ein gewöhnliches Mikroskop. Man arbeitet am besten ohne Deckglas mit einer Vergrößerung von 8×20 ($\times 1^{1/2}$). Man misst die Länge einiger der jüngsten Wurzelhaare in Zeitintervallen von 20 oder 30 Minuten. Um zu verhüten, dass die Flüssigkeit, worin die Wurzel liegt, verdunstet, wird der Objektträger mit der Wurzel zwischen den Messungen in einer Petrischale mit feuchtem Papier in dem Deckel untergebracht. Wenn der Objektträger nicht verschoben wird, ist es leicht, die Wurzelhaare, mit denen man arbeitet, wiederzufinden.

Wenn die Versuche abgeschlossen sind, werden die Wurzeln

in verdünntem Glycerin aufbewahrt. Man untersucht dann mit Vergrößerungen von 240—500, ob Missbildungen (Verdickungen, Verzweigungen oder Anschwellungen) in den Wurzelhaaren entstanden sind, ob die Insertion der Wurzelhaare normal ist u. s. w. Solche Missbildungen sind von grosser Bedeutung, wenn man die Verschiebungen der Zellulosenbildner untersuchen will.

Die Versuche mit *Lepidium* werden in ähnlicher Weise wie die Versuche mit *Phleum* ausgeführt. Die Länge der *Lepidium*-pflanzen ist jedoch bei dem Beginn der Versuche bedeutend grösser, etwa 1—2 cm.

Wie früher erwähnt entstehen die Wurzelhaare dadurch, dass die Zellulosenbildner sich anfänglich am apikalen Ende der äusseren Zellwand der Trichoblasten und später in der Spitze der Wurzelhaare anhäufen. Um zu ermitteln, in welcher Weise diese Anhäufung zustandekommt, wurde untersucht, ob es möglich war, durch äussere Faktoren die Lage der Zellulosenbildner in den Trichoblasten oder in der Spitze der Wurzelhaare zu beeinflussen, oder ob sich vielleicht die Anhäufung in Relation zu inneren Zuständen in der Zelle bringen liess.

Die äusseren Faktoren, deren Wirkung untersucht wurde, waren teils Verwundungen, teils verschiedene chemische Verbindungen.

Bei den Verwundungsversuchen wurden, wie später beschrieben werden soll, verschiedene Teile der Spitze abgeschnitten und 24 Stunden in 0,1 mol Dextrose gelegt. Nachher wurde die Wurzelhaarbildung untersucht.

Die chemischen Verbindungen, deren Wirkung auf die Entwicklung der Wurzelhaare untersucht wurde, waren Colchicin, Rhodanammonium, β -Indolylessigsäure und Sublimat. Daneben wurden auch einige Versuche mit Chloralhydrat, Aethylurethan, Monojodessigsäure und 2-3-5 Trijodbenzoesäure ausgeführt. Die Pflanzen wurden 16—24 Stunden in verschiedene Konzentrationen der betreffenden Stoffe, die in Bezug auf Dextrose 0,1 mol waren, gelegt und nachher untersucht.

Die genannten Stoffe wirken als Gifte. In höheren Konzentrationen werden die Wurzelhaare getötet, in niedrigeren wachsen sie ziemlich ungestört. Man ist in den Versuchen bestrebt, mit den kritischen Konzentrationen zu arbeiten, d. h. mit solchen, in welchen die Wurzelhaare sich zwar entwickeln können, aber

mehr oder weniger deformiert werden. Die kritischen Konzentrationen sind für Colchicin etwa 0,02—0,05 ‰, für Rhodanammonium 0,02—0,1 ‰, für β -Indolylessigsäure 0,00001—0,0001 ‰ und für Sublimat 0,0001 ‰.

Die Ergebnisse der Versuche sind häufig etwas launisch. Einmal kann die Resistenz der Versuchspflanzen gegen die Giftwirkung ziemlich verschieden sein; man hat den Eindruck, dass die Pflanzen um so resistenter sind, je schneller sie wachsen. Pflanzen von alten Samen geben daher, z. B. bei *Phleum*, häufig bessere Ergebnisse als solche von neuen Samen. Ferner findet oft eine starke, aber ungleichartige Anpassung an die Giftwirkung statt. Häufig beobachtet man, dass die primären Wurzelhaare das Wachstum schnell einstellen, und dass später aus den Epidermiszellen, die vor der primären Wachstumszone liegen, eine sekundäre Zone von Wurzelhaaren gebildet wird. Diese letzteren Wurzelhaare müssen somit imstande sein, sich in einer Lösung zu entwickeln, in welcher die primären Wurzelhaare nicht wachsen können. Aber auch die Anpassungsfähigkeit der Epidermiszellen ist ungleichartig, was daraus hervorgeht, dass normale und deformierte Wurzelhaare zwischen einander vorkommen können. Wie später ausgeführt werden soll, besteht ein Kampf zwischen der lähmenden Wirkung des Giftes und dem Entwicklungsstreben der Wurzelhaare. Der Ausfall dieses Kampfes ist in dem Bereich der kritischen Konzentrationen ganz zufällig.

Von den inneren Faktoren, die für die Ausbildung und das Wachstum der Wurzelhaare von Bedeutung sein könnten, ist vornehmlich an die Lage des Zellkerns zu denken.

Dass der Zellkern eine notwendige Bedingung für das Wachstum der Zellwand ist, geht daraus hervor, dass in plasmolysierten Zellen, z. B. in Wurzelhaaren, nur Plasmateile, die einen Zellkern enthalten oder durch einen dünnen Plasmafaden mit einem kernhaltigen Teil verbunden sind, sich mit einer neuen Zellwand umgeben. In welcher Weise der Zellkern bei der Bildung der Zellwand wirkt, weiss man nicht. Man kann sich denken, dass der Zellkern entweder bei der Erzeugung der Zellulosebildner oder der für die Zellulosebildung notwendigen plastischen Stoffe beteiligt ist.¹

Bekanntlich hat HABERLANDT (1887) nachgewiesen, dass der

¹ Bei *Acetabularia* können Zellulosen jedoch auch in kernfreien Stielen gebildet werden (HÄMMERLING).

Zellkern in vielen Fällen seinen Platz in nächster Nähe des wachsenden Teils der Zellwand hat. Z. B. werden die Wurzelhaare bei *Pisum* an der über dem Zellkern liegenden Partie der Aussenwand gebildet; ferner liegt häufig der Zellkern in der Spitze der Wurzelhaare. HABERLANDT schliesst hieraus, dass der Zellkern das Wachstum der Zellwand bewirkt oder fördert, und dass er deshalb seinen Platz dort hat, wo ein besonders starkes Wachstum der Zellwand stattfindet.

Durch spätere Untersuchungen hat sich doch gezeigt, dass die Theorie von HABERLANDT über die Lage des Zellkerns bei weitem nicht allgemeingültig ist. In vielen Wurzelhaaren liegt der Zellkern nicht in der Spitze, sondern an der Basis der Wurzelhaare (vgl. die Darstellung bei KÜSTER 1935 p. 143 ff.). FARR (1928) hat gefunden, dass die Lage des Zellkerns in Wurzelhaaren von *Brassica oleracea* sehr wechselnd sein kann. Häufig liegt er in einiger Entfernung von der Spitze, kann aber auch seinen Platz in dem Zellkörper haben.

In den Wurzelhaaren von *Lepidium* und *Phleum* kann man im Mikroskope bisweilen einen Zellkern in den lebenden Wurzelhaaren und bei *Phleum* im Zellkörper beobachten.

Eine Färbung des Zellkerns mit Karminessigsäure ist häufig mit Schwierigkeiten verbunden, weil das Plasma sich zusammenballt. Die besten Ergebnisse erhält man nach meinen Erfahrungen in folgender Weise. Die Pflanzen werden zwei Stunden in einer kleinen Petrischale in Carnoy gelegt. Der Same wird entfernt und die Wurzel auf einen Objektträger in Karminessigsäure übertragen und mit einem Deckglas bedeckt. Die Färbung dauert eine halbe Stunde, nachher saugt man, ohne das Deckglas zu entfernen, Wasser hindurch, und schliesslich wird Glycerin am Rande des Deckglases zugesetzt. Man kann dann leicht sehen, ob der Zellkern im Wurzelhaare liegt. Wenn er sich im Zellkörper befindet, kann man bei *Phleum* in wenigen günstig gelegenen Zellen seine Lage im Verhältnis zum Wurzelhaar feststellen.

Wie später erwähnt werden soll kann man die Lage der Zellulosenbildner in der Spitze von Wurzelhaaren und bisweilen in Trichoblasten durch Behandlung mit Kongorot nachweisen. Die Wurzeln werden eine halbe Stunde in eine etwa 0,01 %ige Lösung von Kongorot in 0,1 mol Dextroselösung gelegt; nach-

her werden sie ausgewaschen und mindestens 2 Stunden in einer 0,1 mol Dextroselösung untergebracht. An den Orten, wo die Zellulosenbildner liegen, entstehen Verdickungen an der inneren Seite der Zellwand.

3. Über Versuche, die Zellulosenbildner in getöteten Zellen nachzuweisen.

Es ist in der Einleitung und in früheren Abhandlungen anscheinend hypothetisch von Zellulosenbildnern, d. h. von Enzymen oder Enzymsystemen, die zur Zellulosenbildung imstande sein sollen, gesprochen worden; die Lage derselben soll für das Wachstum der Zellwand und der Wurzelhaare und somit für viele Determinations- und Differenzierungsvorgänge entscheidend sein. Bevor wir nun auf den Verlauf dieser Vorgänge näher eingehen, ist es angezeigt zu untersuchen, ob diese Zellulosenbildner überhaupt eine reelle Existenz haben.

Aus Abbildung 5 geht hervor, dass in Trichoblasten in Wurzeln, die in 0,15—0,20 mol Dextroselösung gelegen haben, eine Zellulosenmasse an dem apikalen Ende der Aussenwand gebildet werden kann. Eine solche Zellulosenmasse entsteht natürlich nicht von selbst, man muss annehmen, dass sie unter Mitwirkung von Enzymen oder Enzymsystemen gebildet wird.

Das erste Problem, nämlich wo diese Enzyme lokalisiert sind, wurde schon in einer früheren Abhandlung (BOYSEN JENSEN 1954) behandelt. Es wurde gezeigt, dass das körnige Plasma in den Wurzelhaaren durch eine dünne Schicht von Hyaloplasma von der Zellwand getrennt ist, und dass die Körner nicht in das Hyaloplasma heraustreten. Die Enzyme, die die Zellulosenfibrillen in der Zellwand erzeugen, müssen in dem Hyaloplasma ihren Platz haben, und zwar auf Kämmen oder Papillen des Hyaloplasmas, die in die Zellwand hineinragen.

Es wäre nun natürlich von grosser Bedeutung, wenn man nachweisen könnte, dass eine Zellulosenbildung auch an totem Plasma stattfinden kann. Ich habe viele Versuche über dieses Problem angestellt. Obschon diese Versuche ohne Erfolg blieben, möchte ich doch das Verfahren, das ich angewendet habe, kurz besprechen.

Es werden für die Versuche *Phleum*-pflanzen, die in Glascachteln auf Japonaispapier in $I_b + II$ gezüchtet waren, verwendet. Der Same wird abgeschnitten, und die Wurzel wird eine Minute in eine Lösung von zu gleichen Teilen Kongorotlösung und 0,2 mol Dextrose gelegt. Bei dieser Behandlung wird die Adhäsion zwischen Plasma und Zellwand abgebrochen, und das Plasma zieht sich aus der Zellwand heraus. Nachher wird die Kongorotlösung durch die Versuchslösung ersetzt, die Wurzel wird mit Deckglas bedeckt und unter das Mikroskop gelegt. Die Lage der äussersten zehn Wurzelhaare wird gezeichnet, und es wird für jedes Wurzelhaar vermerkt, ob Plasmaströmungen oder Verdickungen bei dem Anfang des Versuches vorhanden waren.

In Lösungen von 0,1 mol Dextrose entstehen im Laufe von einer Stunde Verdickungen in vielen Wurzelhaaren.

Die eigentlichen Versuchslösungen waren:

0,1 mol Dextroslösung mit Toluol gesättigt

0,2 mol Glycerinlösung mit Toluol gesättigt

2 mg K_2 Glukose-1-phosphatlösung¹ in 0,2 ccm $I_b + II$ gelöst, und mit Toluol gesättigt (pH etwa 7,3).

Dieselbe Lösung durch Zusatz von 1 0/0 iger Essigsäure auf ein pH von 5,2 gebracht.

In diesen Lösungen hörten die Plasmaströmungen sofort auf, das Plasma wurde steif und körnig; wenn nach dem Versuche Glycerin zugesetzt wurde, trat keine Plasmolyse ein.

Ich meine, in zwei (von etwa 100) Wurzelhaaren sehr schwache Verdickungen beobachtet zu haben, aber es ist nicht möglich, aus den Versuchen irgendwelche Schlüsse zu ziehn.

Obgleich es nicht gelungen ist, die zellulosenbildenden Enzyme in mit Toluol getöteten Zellen direkt nachzuweisen, kann jedoch das Vorkommen derselben in lebenden Zellen nicht bezweifelt werden. Hierfür sprechen nicht nur die im Eingang des Kapitels erwähnten Tatsachen, sondern auch einige frühere Versuche (BOYSEN JENSEN 1954), aus denen hervorgeht, dass Wurzelhaare, die sich in sauerstofffreier Nährlösung befinden,

¹ Der verwendete Stoff war wahrscheinlich eine α -Verbindung. Da Zellulose aus β -Glukose aufgebaut ist, wäre es vielleicht besser gewesen, ein β -Glukose-1-phosphat zu verwenden. Diese Verbindung stand mir aber nicht zur Verfügung.

und in welchen die Wachstumsfähigkeit schnell erlischt, dazu imstande sind, Zellulosenverdickungen zu erzeugen. Ich habe diese Versuche mit demselben Ergebnis wie früher wiederholt. Wenn *Phleum*-pflanzen, deren Wurzelhaare keine Verdickungen enthalten, $2\frac{1}{2}$ Stunden in einer sauerstofffreien Lösung von 0,1 mol Dextrose mit Kongorot untergebracht werden, entstehen in der Spitze der Wurzelhaare starke Verdickungen. Die Wurzelhaare sind nicht tot, es finden in ihnen sehr schwache Bewegungen im Plasma statt, und es entsteht nach Zusatz von Glycerin Plasmo-lyse. Es geht aus den Versuchen hervor, dass die Zellulosenbildung ohne Mitwirkung der bei der oxybiotischen Respiration produzierten Energie zustande kommen kann. Diese Tatsache wird wohl nur verständlich, wenn man annimmt, dass die Zellulosen durch Enzyme gebildet werden.

Man wird somit die folgenden Sätze aufstellen können.

Wenn in Wurzelhaaren neue Zellwand oder Verdickung gebildet wird, sind Zellulosenbildner vorhanden an der Stelle, wo die Neubildung stattfindet.

Wenn keine neue Zellwand gebildet wird, können Zellulosenbildner in dem Plasma in der Zellwand vorhanden sein, indem dieselben durch einen fehlenden osmotischen Druck verhindert werden, ihre Wirkung zu entfalten. Durch Zusatz von Kongorot kann man dann eine Verdickung an der inneren Seite der Zellwand hervorrufen.

Wenn durch Zusatz von Kongorot keine Verdickung in Wurzelhaaren gebildet wird, sind auch keine Zellulosenbildner vorhanden.

4. Die Differenzierung der Zellen in der Wurzelepidermis.

Es gibt zwei verschiedene Typen von Wurzelepidermen. Bei der einen Type sind alle Zellen gleichartig und alle dazu imstande, Wurzelhaare zu bilden, selbst wenn sie es nicht immer tun. Bei der anderen Type besteht die Epidermis aus wechselweise kurzen und langen Zellen; nur die ersteren, die Trichoblasten, bilden Wurzelhaare; die anderen dagegen normalerweise nicht. Der Unterschied zwischen den beiden Typen kann mehr oder weniger scharf sein.

Der Verlauf der Differenzierung der Epidermiszellen in einer

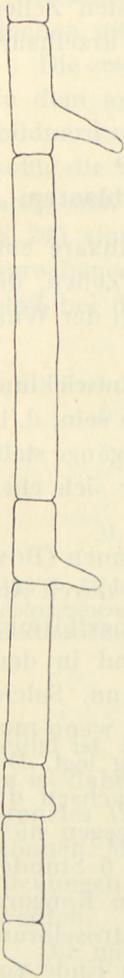


Abb. 3 Differenzierung der Zellen in der Wurzelepidermis und Bildung der Wurzelhaare bei *Phleum*.

Wurzel der letzteren Type ist von SINNOTT und BLOCH (1939 (1) und (2)) untersucht worden. Sie haben gezeigt, dass z. B. bei *Phleum* gewöhnlich bei der vierten Zellteilung von der Spitze zwei ungleichartige Zellen gebildet werden; sie unterscheiden sich darin, dass die apikale Zelle mehr Plasma enthält als die basale. Die apikale Zelle wächst langsam und bildet schliesslich ein Wurzelhaar, während die basale Zelle schnell wächst und kein Wurzelhaar bildet (Abb. 3).

Die Frage ist nun, was bei dieser ungleichartigen Zellteilung eigentlich geschieht.

Wenn man eine Wurzel in eine Lösung legt, in welcher das Wachstum der Wurzel aufhört, oder wenn man die Spitze der Wurzel durch Lapis tötet, kann man erreichen, dass Wurzelhaare auch von den noch nicht gestreckten Zellen gebildet werden (Abb. 4). In den äussersten Zellen bis etwa 0,2—0,3 mm von der Spitze ist es jedoch niemals gelungen, Wurzelhaarbildung hervorzurufen, sie sind wahrscheinlich noch vollkommen embryonal. Kurz nach der inäqualen Zellteilung erhalten die Zellen die Fähigkeit, an dem apikalen Ende ein Wurzelhaar zu bilden, und zwar können, wie aus Abbildung 4 hervorgeht, alle Zellen ursprünglich Wurzelhaare bilden. Während aber diese Fähigkeit in der apikalen Zelle, die bei der inäqualen Zellteilung entsteht, erhalten bleibt und schliesslich zur Wurzelhaarbildung führt, geht sie dagegen in der basalen Zelle nach und nach verloren, indem dieselbe sich streckt, ohne ein Wurzelhaar zu bilden.

Es muss jedoch bemerkt werden, dass die Differenzierung der Zellen nicht immer so schematisch verläuft,

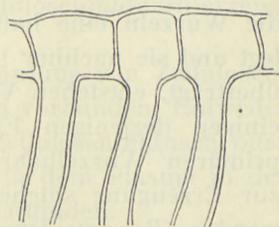


Abb. 4. Bildung von Wurzelhaaren in Zellen, die noch nicht gestreckt sind, bei *Phleum*, Kult. I_b + II. Bhdl. Die Spitze durch Berührung von einer Sekunde mit einem Lapis kristall getötet.

Zeichenapp. $\frac{400}{1}$.

wie es hier geschildert ist. Es können in den basalen Zellen Teilungen eintreten, gelegentlich können auch sie Wurzelhaare bilden.

5. Die Determinierungsvorgänge in den Trichoblasten.

Die Trichoblasten sind polär gebaut, die Wurzelhaare entstehen an dem apikalen Ende derselben. Selbst in Zellen, die nicht mehr als 20μ lang sind, ist die apikale Insertion der Wurzelhaare deutlich (Abb. 4).

Es muss nun der Differenzierung, der sichtbaren Entwicklung des Wurzelhaares, eine Determination vorausgegangen sein, d. h. es müssen in der Zelle nicht unmittelbar sichtbare Vorgänge stattgefunden haben, die bewirken, dass ein Wurzelhaar sich eben an dem apikalen Ende der Zelle entwickelt.

In einer früheren Abhandlung habe ich zeigen können (BOYSEN JENSEN 1950), dass man in verschiedener Weise durch Abbruch der Entwicklung kegelförmige oder halbkugelförmige Verdickungen an der inneren Seite der Aussenwand in dem apikalen Ende von Epidermiszellen hervorrufen kann. Solche apikalen Verdickungen kann man bisweilen erzeugen, wenn man *Phleum*wurzeln in eine 0,15–0,2 mol Dextroselösung legt. Der osmotische Druck dieser Lösung hindert das Auswachsen der Wurzelhaare, d. h. den Differenzierungsvorgang, dagegen nicht den Determinationsvorgang. Wenn man daher nach 6 Stunden die Wurzeln eine halbe Stunde in eine Lösung von Kongorot legt und sie nachher 16 Stunden in eine 0,1 mol Dextroselösung überträgt, entstehen Verdickungen an dem apikalen Ende von einigen derjenigen Epidermiszellen, die unmittelbar vor der primären Wurzelhaarzone liegen (Abb. 5). Andere Methoden zur Erzeugung solcher Verdickungen sind früher beschrieben worden (BOYSEN JENSEN 1950).

Diese Verdickungen bestehen aus Zellulosen; bei der normalen Entwicklung würden diese Zellulosen die Zellwand eines Wurzelhaares gebildet haben; bei Abbruch der Entwicklung entsteht dagegen eine Verdickung. Der Erfolg der Determination ist somit eine vermehrte Zellulosenbildung in dem apikalen Ende der Trichoblasten.

Es stellen sich nun zwei Fragen, die wir zu beantworten versuchen müssen.

Die erste dieser Fragen ist, ob die vermehrte Zellulosebildung in dem apikalen Ende durch eine Anhäufung von Zellulosebildnern oder von Wuchsstoff zustande kommt. Im letzten Falle sollte die Verteilung der Zellulosebildner in der Zellwand gleichartig sein. In einer früheren Abhandlung (BOYSEN JENSEN 1954 S. 24) sind einige Versuche von WORTMANN und BÜCHER besprochen worden, aus denen man folgern kann, dass der Wuchsstoff bei der Zellulosebildung wahrscheinlich nicht direkt be-

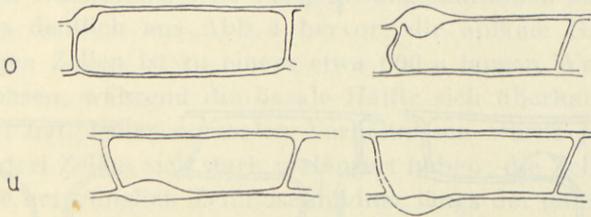


Abb. 5. Bildung von Verdickungen in dem apikalen Ende von Trichoblasten in *Phleum*wurzeln. Kultur Leitungswasser, Behdl. 6 Stunden in einer 0,15—0,2 mol Dextroselösung, eine halbe Stunde in Kongorot, nachher 16 Stunden in Leitungswasser, o Oberseite, u Unterseite. Zeichenapp. $\frac{400}{1}$.

teiligt ist. Ferner weiss man, dass Wuchsstoffe schnell wandern, es ist daher ausgeschlossen, dass sie ein lokales, sehr scharf begrenztes Wachstum oder Zellulosebildung sollten hervorrufen können. Man muss daher schliessen, dass die kegelförmige Verdickungen durch eine Anhäufung von Zellulosebildnern erzeugt werden.

Die nächste Frage ist, wie diese Anhäufung von Zellulosebildnern entsteht. Zwei Möglichkeiten sind vorhanden. Entweder muss eine lokalisierte Neubildung von Zellulosebildnern oder eine Verschiebung der Zellulosebildner in dem Plasma in der Zellwand gegen das apikale Ende hin stattfinden.

Eine lokalisierte Neubildung von Zellulosebildnern könnte unter Mitwirkung des Kerns zustandekommen. Wie oben angeführt hat HABERLANDT gezeigt, dass die Wurzelhaare von *Pisum* unmittelbar über den Zellkern angelegt werden. Bei *Phleum* ist das nicht der Fall. In *Phleum*wurzeln, die ohne jede Behandlung unter das Mikroskop gelegt werden, kann man in günstig ge-

legenen Zellen sehen, dass der Zellkern in den Trichoblasten an der Rückwand ungefähr in der Mitte seinen Platz hat. Dieses wird durch Färbung mit Karminessigsäure bestätigt (Abb. 6 a). Nur selten liegt der Zellkern im Wurzelhaar. In einer abgeschnittenen Wurzelspitze, die 20 Stunden in 0,1 mol Dextrose gelegen hatte, lag jedoch in vielen Fällen der Zellkern im Wurzelhaar. Die Einwanderung des Kerns fand aber erst statt, nachdem das

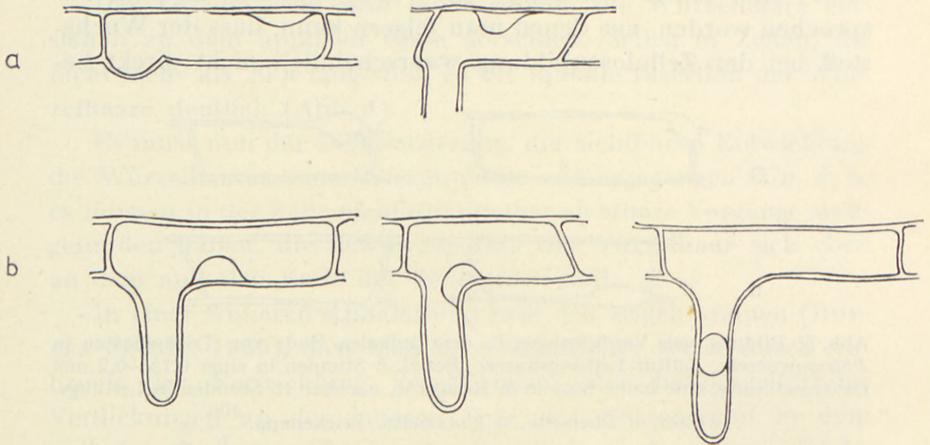


Abb. 6. Die Lage des Zellkerns in den Trichoblasten, a in intakten Wurzeln, b in abgeschnittenen Spitzen, die 20 Stunden in einer 0,1 mol Dextroselösung gelegen haben.

Wurzelhaar eine Länge von etwa 40μ erreicht hatte (Abb. 6 b). In einer anderen abgeschnittenen Wurzelspitze, die in ähnlicher Weise behandelt wurde, lagen die Zellkerne nicht in den Wurzelhaaren.

Es ist somit nicht gelungen, eine Beziehung zwischen der Lage des Zellkerns und der Entwicklung des Wurzelhaares, dessen Bildung mit derjenigen einer Verdickung analog ist, nachzuweisen, und es ist daher wahrscheinlich, dass die Anhäufung der Zellulosenbildner in dem apikalen Ende der Trichoblasten durch eine Verschiebung derselben im Plasma entsteht. Diese letztere Auffassung wird durch die folgenden Tatsachen bestätigt.

Es geht aus einer Reihe von Untersuchungen hervor, dass die Entwicklung eines Wurzelhaares von einer Abnahme des Längenwachstums des übrigen Teils der Zellwand begleitet ist.

CORMACK gelangt geradezu zu dem Schluss, dass »each epidermal cell has a certain capacity for growth which may be expressed in either a longitudinal or horizontal direction« (CORMACK 1949). Die Richtigkeit dieses Schlusses kann ich vollkommen bestätigen. Die Länge der Wurzelhaare in der sekundären Zone, die von ganz kurzen Zellen entwickelt werden, ist weit grösser als diejenige der Wurzelhaare in der primären Zone (Abb. 2 c).¹ Man muss dann weiter folgern, dass die Entwicklung der Wurzelhaare durch eine lokale Anhäufung aller oder jedenfalls des grössten Teils der Zellulosenbildner in der Zellwand ermöglicht sein muss. Dass eine solche Verschiebung stattfinden kann, geht besonders deutlich aus Abb. 4 hervor; die apikale Hälfte der 20 μ langen Zellen ist zu einem etwa 600 μ langen Wurzelhaar ausgewachsen, während die basale Hälfte sich überhaupt nicht verlängert hat. Unter normalen Verhältnissen würde jedenfalls eine der drei Zellen sich stark verlängert haben; die Zellen müssen daher ursprünglich Zellulosenbildner längs der ganzen Aussenwand enthalten haben. Das Ausbleiben des Wachstums in der basalen Hälfte kann daher nur dadurch erklärt werden, dass die Zellulosenbildner apikalwärts verschoben worden sind. Wie später gezeigt werden soll, kann auch in der Spitze der Wurzelhaare eine Verschiebung der Zellulosenbildner stattfinden.

Wir können somit feststellen, dass die Polarität der Trichoblasten, die in der Ausbildung einer Verdickung oder eines Wurzelhaares an dem apikalen Ende zum Ausdruck kommt, in einer Fähigkeit besteht, die Zellulosenbildner in dem Plasma in der Aussenwand der Zelle gegen das apikale Ende zu verschieben. Diese Verschiebung ist eben der Determinationsvorgang in den Trichoblasten.

Wir müssen sodann untersuchen, ob sich erhellen lässt, welche Faktoren diese Verschiebung hervorrufen.

Es wurde zunächst geprüft, ob es möglich ist, die Polarität durch äussere Faktoren umzukehren, so dass die Wurzelhaare an dem basalen Ende gebildet wurden.

Zuerst wurde die Wirkung traumatischer Reize untersucht.

¹ Wahrscheinlich findet eine Neubildung von Zellulosenbildnern während des Wachstums des Wurzelhaares überhaupt nicht statt.

Es wurde entweder die äusserste Spitze (< 1 mm) oder die äussersten 3—5 mm abgeschnitten. Im ersteren Fall befand sich die Schnittfläche unterhalb, im zweiten Falle oberhalb des wurzelhaarbildenden Teils. Ferner wurde an abgeschnittenen Spitzen (Länge 3—5 mm) die äusserste Spitze (< 1 mm) abgeschnitten, so dass Schnittflächen sowohl unterhalb als oberhalb des wurzelhaarbildenden Teils vorhanden waren. Endlich wurde auch versucht, den wurzelhaarbildenden Teil (ohne die äusserste Spitze) in umgekehrter Lage an die Wurzel anzusetzen. In allen Fällen wurden die Versuchsobjekte 24 Stunden in eine 0,1 mol Dextroselösung gelegt. Das Ergebnis der Versuche war vollkommen

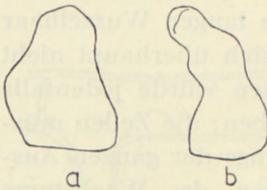


Abb. 7. Apolare Wurzelhaarbildung bei *Phleum*. Kultur $I_b + II$, Behdl. a 24 Stunden in 0,02 % Colchicin. Zeichenapp. $\frac{400}{1}$.

eindeutig. In allen Fällen wurden reichlich neue Wurzelhaare gebildet. Die Insertion derselben war immer die normale apikale, eine Umkehrung der Polarität gelang es nicht zu erzwingen.

In nächsten Abschnitte sollen Versuche über die Einwirkung einer Reihe verschiedener Stoffe auf die Gestalt der Wurzelhaare besprochen werden. Gleichzeitig mit diesen Untersuchungen wurde auch geprüft, ob die normale, apikale Insertion der Wurzelhaare verändert wurde. In keinem Falle wurden die Wurzelhaare an das basale Ende angelegt, aber es gelang bei Wurzelhaaren von *Phleum* in einer 0,01—0,02 % igen Lösung von Colchicin, 0,1 mol Dextrose, die Polarität aufzuheben, so dass in ganz kurzen, noch nicht gestreckten Zellen die ganze Aussenwand sich auswölbte. Aber auch in diesem Falle sammelten die Zellulosenbildner sich schliesslich an einer bestimmten Stelle, so dass die ursprüngliche halbkugelige Bildung in eine Spitze auslief (Abb. 7).

Es konnte somit nicht ermittelt werden, welcher Faktor die Verschiebung der Zellulosenbildner in den Trichoblasten gegen das apikale Ende hervorruft. Dagegen ist es vielleicht möglich festzustellen, welche Faktoren nicht beteiligt sein können.

Zunächst kann man, da die Wurzeln in den Versuchen immer horizontal lagen, die Schwerkraft ausschliessen. Ebenso wenig dürften elektrische Potentiale und stoffliche Wirkungen in Betracht kommen können. Durch die Einschnitte dürften diese

Faktoren in so tiefgehender Weise verändert worden sein, dass eine sichtbare Wirkung dieser Veränderungen nicht ausbleiben könnte, falls die betreffenden Faktoren irgendwelche Bedeutung für die Verschiebung der Zellulosenbildner hätten.

6. Die Verschiebungen der Zellulosenbildner in den Wurzelhaaren.

Der Umfang der Verdickung, die man durch Kongorot im Laufe 1—2 Stunden in der Spitze der Wurzelhaare hervorrufen kann, dürfte mit der Anzahl der Zellulosenbildner in den einzelnen Teilen der Membrankuppe ungefähr proportional sein. Tatsächlich findet man am häufigsten, dass die Verdickung anfänglich eine nach unten offene Schale bildet, deren Basis an der Grenze der halbkugeligen Spitze liegt; die Dicke der Schale nimmt von dem apikalen Teil nach unten zu ab, und man wird daher folgern können, dass dasselbe mit der Anzahl der Zellulosenbildner der Fall ist. Später kann die Spitze von der Verdickung ganz ausgefüllt werden.

Ausser durch Kongorot können ähnliche Verdickungen durch β -Indolylessigsäure, Colchicin und viele andere Stoffe, jedoch erst im Laufe von 24 Stunden, erzeugt werden (Abb. 8).

Während man in den Trichoblasten, wie im vorigen Abschnitt dargestellt wurde, verfolgen kann, wie eine bestimmte Anordnung der Zellulosenbildner entsteht, ist dagegen in den Wurzelhaaren eine solche bestimmte Anordnung vorhanden; in diesem Falle kann man daher untersuchen, wie diese Anordnung durch äussere Faktoren, namentlich durch die Einwirkung der oben angeführten chemischen Verbindungen, beeinflusst wird.

Schon längst hat man die Erfahrung gemacht, dass man durch chemische Stoffe Wachstumsanomalien in Wurzelhaaren hervorrufen kann. Die ältere Literatur über diese Frage findet sich z. B. bei KÜSTER (1916). In neuerer Zeit hat FARR (1928), die Wirkung von Kalksalzen auf Wurzelhaare un-

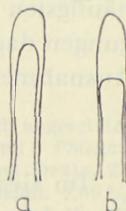


Abb. 8. Normale Verdickungen in der Spitze von Wurzelhaaren. a *Phleum*, Kultur Leitungswasser, Behdl 0,00001 % β -Indolylessigsäure, 0,1 mol Dextr. in 24 Stunden, b *Lepidium*, Kultur Leitungswasser, Petrischale, Behdl. 0,05% Colchicin, 0,1 mol Dextr. 24 Stunden Zeichenapp. $\frac{400}{1}$.

tersucht und dabei eine lange Reihe abnormer Formen erhalten.

Die Abnormitäten, die man bei Behandlung der Wurzelhaare von *Lepidium*, *Sinapis* und *Phleum* mit verschiedenen chemischen Verbindungen erhalten kann, können in zwei Hauptgruppen eingeteilt werden, nämlich verschobene Verdickungen und Wachstumsanomalien. Jede dieser Gruppen umfasst wieder zwei einander entsprechende Untergruppen, auf der einen Seite verschobene allseitige Verdickungen und Anschwellungen und auf der anderen Seite verschobene lokale Verdickungen und Verzweigungen. Die verschobenen Verdickungen finden sich am häufigsten in den primären, die Anschwellungen und Verzweigungen dagegen in den sekundären Wurzelhaaren. Es gibt jedoch Ausnahmen von dieser Regel.

a. Die verschobenen Verdickungen.

Im Gegensatz zu den oben erwähnten in Abb. 8 dargestellten Verdickungen, die man als normale bezeichnen kann, entstehen unter dem Einfluss verschiedener Stoffe (β -Indolylessigsäure, Colchicin, Sublimat) Verdickungen, die unterhalb der Spitze liegen, und die man daher als verschobene Verdickungen bezeichnen kann.

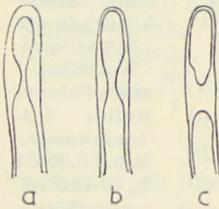


Abb. 9. Verschobene allseitige Verdickungen in der Spitze von Wurzelhaaren von *Phleum*. Kultur Leitungswasser, Behdl. 0,0001 % β -Indolylessigsäure, 0,1 mol Dextr. 24 Stunden, Zeichenapp. $\frac{400}{1}$.

1. Verschobene allseitige Verdickungen. Relativ selten tritt die Verdickung als ein mehr oder weniger dicker ringförmiger Wulst mit ausfliessender Basis hervor, der an der inneren Seite der Zellwand ungefähr an der unteren Grenze der Membrankuppe liegt (Abb. 9 a, b).¹ Der Wulst kann sich in der Mitte vollkommen schliessen, so dass die Höhlung der Membrankuppe durch eine Zellulosenplatte von der Höhlung im unteren Teil des Wurzelhaares getrennt wird (Abb. 9 c).

2. Verschobene lokale Verdickungen. Weit häufiger als die allseitigen sind die lokalen Verdickungen. Diese sind meistens halbkugelige Zellulosegebilde von verschiedener Grösse, die an

¹ Eine verschobene allseitige Verdickung in einem Wurzelhaar von *Chara* ist von ZACHARIAS abgebildet (vgl. BOYSEN JENSEN 1954 Abb. 9).

der inneren Seite der Zellwandkuppe in verschiedener Höhe, doch niemals unterhalb der Grenze der Membrankuppe liegen (Abb. 10).¹ Auch die lokalen Verdickungen können so stark entwickelt sein, dass sie die Höhlung des Wurzelhaares fast ganz verschliessen (Abb. 10 b).

Die verschobenen Verdickungen sind mit den in Abb. 8 dargestellten Verdickungen durch Übergänge verbunden, und man

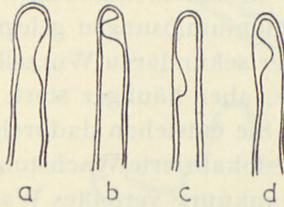


Abb. 10. Verschobene lokale Verdickungen. a schiefe, allseitige, b hoch angesetzte, c tropfenförmig herabgleitende, d regelmässige, tiefe Verdickung. a und c *Phleum*, Kultur Leitungswasser, Behdl. 0,0001 % β -Indolylessigsäure, 0,1 mol Dextr. 24 Stunden. b und d *Lepidium*, Kultur Leitungswasser Petrischale, Behdl. 0,05 % Colchicin, 0,1 mol Dextr. 24 Stunden. Zeichenapp. $\frac{400}{1}$.

muss daher schliessen, dass sie in ähnlicher Weise wie diese von den in dem intakten Wurzelhaar anwesenden und nicht von neugebildeten Zellulosenbildnern erzeugt worden sind. Da Verdickungen von bedeutender Grösse statt in der Spitze an der unteren Grenze der Membrankuppe, wo in normalen Wurzelhaaren die Wachstumsgeschwindigkeit sehr langsam und die Anzahl der Zellulosenbildner sehr klein ist, erzeugt werden, muss man schliessen, dass eine Verschiebung der Zellulosenbildner nach unten stattfinden kann. Sehr bemerkenswert ist es, dass diese Verschiebung nach unten nicht immer gleichmässig verläuft, sondern dass die Zellulosenbildner sich an einer bestimmten Stelle anhäufen, wo dann die Verdickung entsteht. Ob die Verschiebung der Zellenbildner stattfindet, bevor oder nachdem das Plasma sich aus der Zellwand herausgezogen hat, kann nicht festgestellt werden.

¹ In einem Falle war jedoch wahrscheinlich eine Verdickung im Basalteil eines Wurzelhaares vorhanden.

b. Wachstumsanomalien.

Während das Aussehen der Wurzelhaare mit Verdickungen vollkommen normal ist, sind dagegen die Wachstumsanomalien mit einer Gestaltänderung der Wurzelhaare verknüpft. Man kann zwei Typen unterscheiden, die Anschwellungen und die Verzweigungen.

1. Die Anschwellungen (Abb. 11). Wenn Wurzeln von *Lepidium* und *Sinapis* in Colchicinlösungen und Wurzeln von *Phleum* in Rhodanammoniumlösungen gelegt werden, werden in der Regel an einigen der sekundären Wurzelhaare eigentümliche, bisweilen kugelförmige, aber häufiger stark unregelmässige Anschwellungen gebildet. Sie entstehen dadurch, dass das normale, in der äussersten Spitze lokalisierte Wachstum, durch ein diffuses, über die ganze Membrankuppe verteiltes Wachstum ersetzt wird. Es besteht jedoch in dem abnorm gestalteten Wurzelhaar eine Tendenz, zur normalen Wachstumsweise zurückzukehren. An einer oder mehreren willkürlichen Stellen der Anschwellungen entstehen bisweilen wurzelhaarähnliche Auswüchse mit Spitzewachstum, die jedoch häufig bald zu wachsen aufhören.

b. Verzweigungen. Unter denselben Bedingungen wie oben können statt Anschwellungen Verzweigungen an verschiedenen Stellen der Membrankuppe gebildet werden. Liegt die Verzweigung in der Nähe der Spitze, erhält man entweder gabelige oder bajonettförmige Wurzelhaare, liegt sie weiter unten, ist der Neuzuwachs mehr oder weniger schräg im Verhältnis zu dem basalen Teil des Wurzelhaares, und liegt sie an der Grenze der Membrankuppe, ist der Zweig winkelrecht zum Wurzelhaare (Abb. 12 a, b, c). In allen Fällen kann sich ein Wurzelhaar wiederholt verzweigen. Da der Neuzuwachs nach allen Richtungen ausgehen kann, kann die schliessliche Gestalt des Wurzelhaares sehr verwickelt werden (Abb. 12 d, e, f).

Die Wachstumsanomalien entstehen in ähnlicher Weise wie die Verdickungen dadurch, dass die Zellulosenbildner nach unten herableiten. Der Unterschied zwischen den Verdickungen und Wachstumsanomalien kommt dadurch zustande, dass das Plasma sich bei der Bildung der Verdickungen aus der Zellwand herauszieht, während es bei der Bildung der Wachstumsanomalien

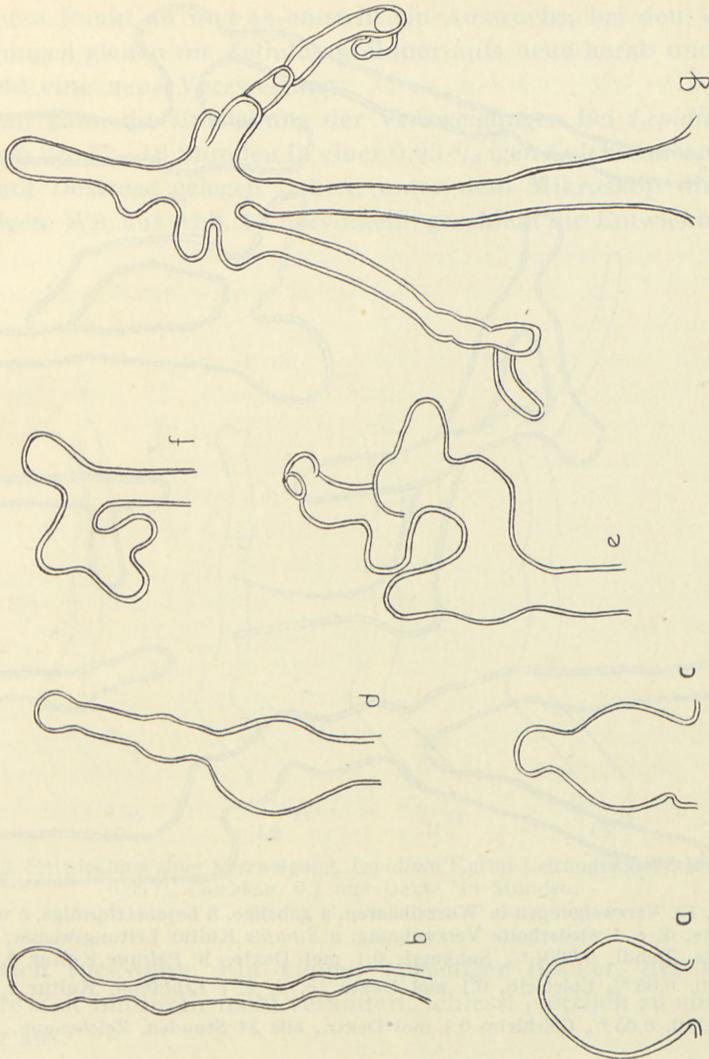


Abb. 11. Anschwellungen in Wurzelhaaren. a kugelförmige, b keulenförmige, c, d kolbenförmige Anschwellungen, e und f verästelte Köpfe, g verästelter Kopf mit wurzelhaarähnlichen Auswüchsen. a, b, c, d *Phleum*, Kultur I_b + II, Behdl. 0,1 % Rhodanammonium, 0,1 mol Dextr., e *Sinapis*, Kultur Leitungswasser, Petrischale, Behdl. 0,05 % Colchicin, 0,1 mol Dextr., f *Lepidium*, Kultur I_b + II Behdl. 0,05 % Colchicin, 0,1 mol Dextr., g *Lepidium*, Kultur Leitungswasser, Petrischale, Behdl. 0,05 % Colchicin, 0,1 mol Dextr., alle 24 Stunden. Zeichenapp.

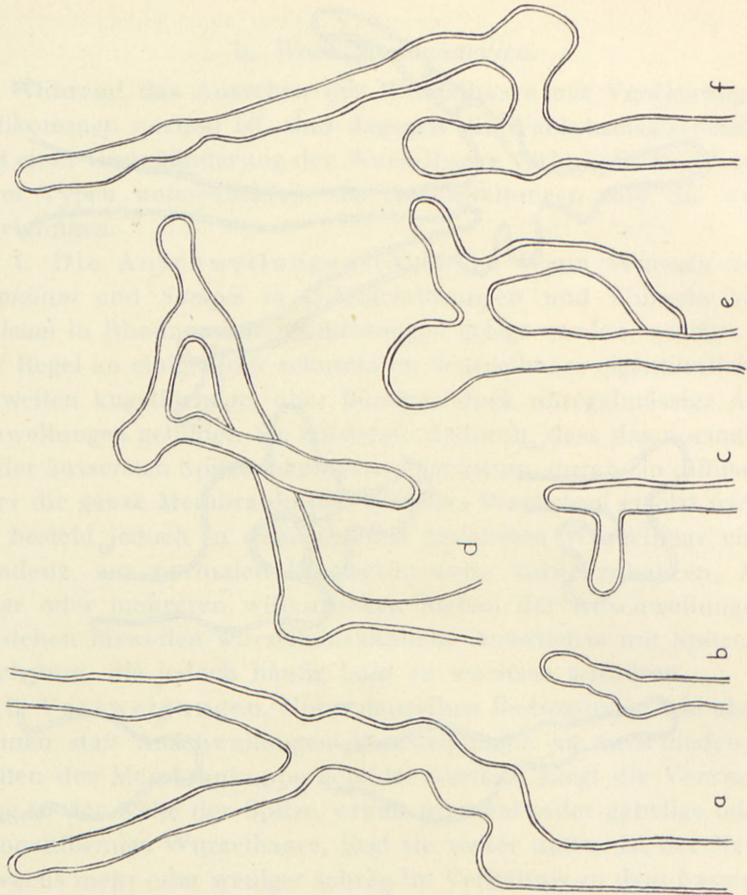


Abb. 12. Verzweigungen in Wurzelhaaren. a gabelige, b bajonettförmige, c winkelrechte, d, e, f wiederholte Verzweigung. a *Sinapis* Kultur Leitungswasser, Petrischale, Behdl. 0,0001 % Sublimat, 0,1 mol Dextr. b *Phleum* Kultur I_b + II, Behdl. 0,05 % Colchicin, 0,1 mol Dextr., c, d, e, f *Lepidium*, Kultur I_b + II,

Behdl. 0,05 % Colchicin, 0,1 mol Dextr., alle 24 Stunden. Zeichenapp. $\frac{400}{1}$.

in der Zellwand liegen bleibt. Wenn das Herabgleiten der Zellulosenbildner allseitig erfolgt, entsteht eine Anschwellung; wenn dagegen die Zellulosenbildner sich an einem scharf begrenzten Ort anhäufen, muss ebenso wie in den Trichoblasten eine wurzelhaarähnliche Ausstülpung mit einer apikalen Anordnung der Zellulosenbildner erzeugt werden. Wie oben angeführt sind diese Anordnungen der Zellulosenbildner jedoch nicht stabil. Bei den Anschwellungen häufen die Zellulosenbildner sich an einen be-

stimmten Punkt an und es entsteht ein Auswuchs, bei den Verzweigungen gleiten die Zellulosenbildner aufs neue herab und es entsteht eine neue Verzweigung.

Man kann die Entstehung der Verzweigungen bei *Lepidium*-wurzeln die 13—16 Stunden in einer 0,05 % igen Colchicinlösung, 0,1 mol Dextrose gelegen haben, unter dem Mikroskop direkt verfolgen. Wie aus Abb. 13 hervorgeht, geschieht die Entwicklung

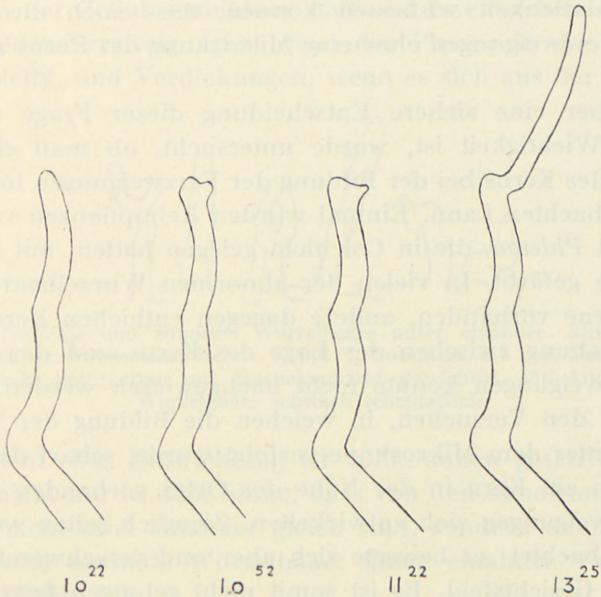


Abb. 13. Entwicklung einer Verzweigung. *Lepidium* Kultur Leitungswasser, Behdl. 0,05 % Colchicin, 0,1 mol Dextr. 16 Stunden.

bisweilen ruckweise. Ein kleiner einseitiger Höcker, der sich längere Zeit hindurch nicht verändert, schießt plötzlich zu einem Zweig aus.

c. Bedeutung des Kerns.

Das wichtigste Ergebnis der Untersuchungen ist wohl, dass die Zellulosenbildner dazu imstande sind, sich an einem bestimmten Ort anzuhäufen, und es ist daher von entscheidender Bedeutung zu klären, ob der Zellkern bei dieser Anhäufung beteiligt ist. Es ist wohl ausgeschlossen, dass der Zellkern bei der Entstehung der verschobenen allseitigen Verdickungen und der

Auschwellungen sollte mitwirken können. Bei den letzteren ist das Wachstum so unregelmässig über grössere Bezirke der Zellwand verteilt, dass es nicht auf die Wirkung eines an einem bestimmten Ort gelegenen Zellkerns zurückgeführt werden kann. Ebenso wenig kann die Entstehung der gabeligen Verzweigungen und der beiden Wurzelhaargebilde in Abb. 11 g durch die Wirkung des Kerns verursacht sein, und man wird daher mit grosser Wahrscheinlichkeit schliessen können, dass auch die winkelrechten Verzweigungen ohne eine Mitwirkung des Kerns zustande kommen.

Da aber eine sichere Entscheidung dieser Frage von der grössten Wichtigkeit ist, wurde untersucht, ob man eine Mitwirkung des Kerns bei der Bildung der Verzweigungen im Mikroskop beobachten kann. Einmal wurden Keimpflanzen von *Lepidium* und *Phleum*, die in Colchicin gelegen hatten, mit Karminessigsäure gefärbt. In vielen der abnormen Wurzelhaare waren keine Kerne vorhanden, andere dagegen enthielten Kerne, aber eine Beziehung zwischen der Lage des Kerns und der Bildung der Verzweigungen konnte nicht nachgewiesen werden. Ferner wurde in den Versuchen, in welchen die Bildung der Verzweigungen unter dem Mikroskope verfolgt wurde, scharf darauf geachtet, ob ein Kern in der Nähe des Ortes vorhanden war, wo die Verzweigungen sich entwickelten. Ziemlich selten wurde ein Kern beobachtet; er bewegte sich aber und verschwand schnell aus dem Gesichtsfeld. Es ist somit nicht gelungen festzustellen, dass der Kern bei der Bildung der Verzweigungen beteiligt ist.

Für die Beurteilung der Bedeutung des Kerns für die Gestaltbildung ist es von grossem Interesse, dass *Acetulariastiele* einen Hut bilden können, selbst wenn sie keinen Kern enthalten (HÄMMERLING).

7. Schlussfolgerungen.

Die Entwicklung der Wurzelhaare verläuft ganz gesetzmässig, sie geschieht wie oben erwähnt dadurch, dass ein Teil der Zellulosenbildner in den Trichoblasten nach dem apikalen Ende hin verschoben werden. Es entsteht dann an dieser Stelle eine Ausstülpung, ein Wurzelhaar,¹ und die Zellulosenbildner sam-

¹ Damit ein Wurzelhaar gebildet werden kann, muss jedoch auch ein osmotischer Druck in den Trichoblasten vorhanden sein.

meln sich in der Spitze desselben. Die Entwicklung kommt somit durch ein bestimmtes Verteilungsmuster der Zellulosenbildner zustande; dieses Muster entsteht durch die Wirkung des determinierenden Faktors.

Wie im vorigen Abschnitt erwähnt wurde, kann man durch verschiedene Stoffe dieses Verteilungsmuster in der Spitze der Wurzelhaare aufheben oder zerstören. Es findet dann ein Herabgleiten der Zellulosenbildner statt und es entstehen Anschwellungen oder Verzweigungen, wenn das Plasma in der Zellwand liegen bleibt, und Verdickungen, wenn es sich aus der Zellwand

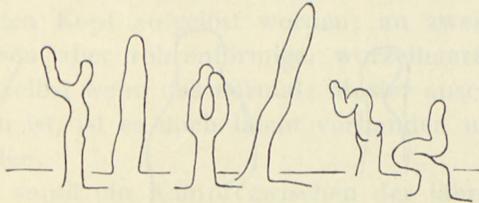


Abb. 14. Normale und abnorme Wurzelhaare unter einander. *Sinapis* Kultur Leitungswasser, Petrischale, Behdl. 0,0001 % Sublimat, 0,1 mol Dextr. Die einzelnen Haare naturgetreu mit Zeichenapparat gezeichnet, die Anordnung der Wurzelhaare schwach schematisch.

herauszieht. Die Entwicklung ist vollkommen gesetzlos, — gesetzlos nicht nur in dem Sinne, dass von den abnormen Wurzelhaaren nicht zwei einander gleich sind, sondern auch weil abnorme und normale Wurzelhaare unter einander vorkommen können (Abb. 14).

Namentlich Colchicin, Rhodanammoinum, β -Indolylessigsäure, aber ausserdem viele andere Stoffe sind imstande, solche Wachstumsanomalien hervorzurufen. Es sind unzweifelhaft kleine Unterschiede hinsichtlich der Wirkung dieser Stoffe auf die Wurzelhaare von verschiedenen Pflanzen vorhanden. Man erhält z. B. am leichtesten Anschwellungen bei *Phleum* mit Rhodanammoinum, bei *Sinapis* und *Lepidium* dagegen mit Colchicin oder Sublimat. Diese Unterschiede treten aber gegenüber der Übereinstimmung in der Wirkungsweise der verschiedenen Stoffe ganz in den Hintergrund. Wie gross diese Übereinstimmung ist, geht aus Abb. 15 hervor. Mit allen vier Stoffen kann man alle Typen von Verdickungen und Wachstumsanomalien erhalten.¹ In der

¹ Selten können auch in *Lepidium*pflanzen, die in Leitungswasser gelegen haben, ähnliche Typen von Anomalien auftreten wie in Giftlösungen.

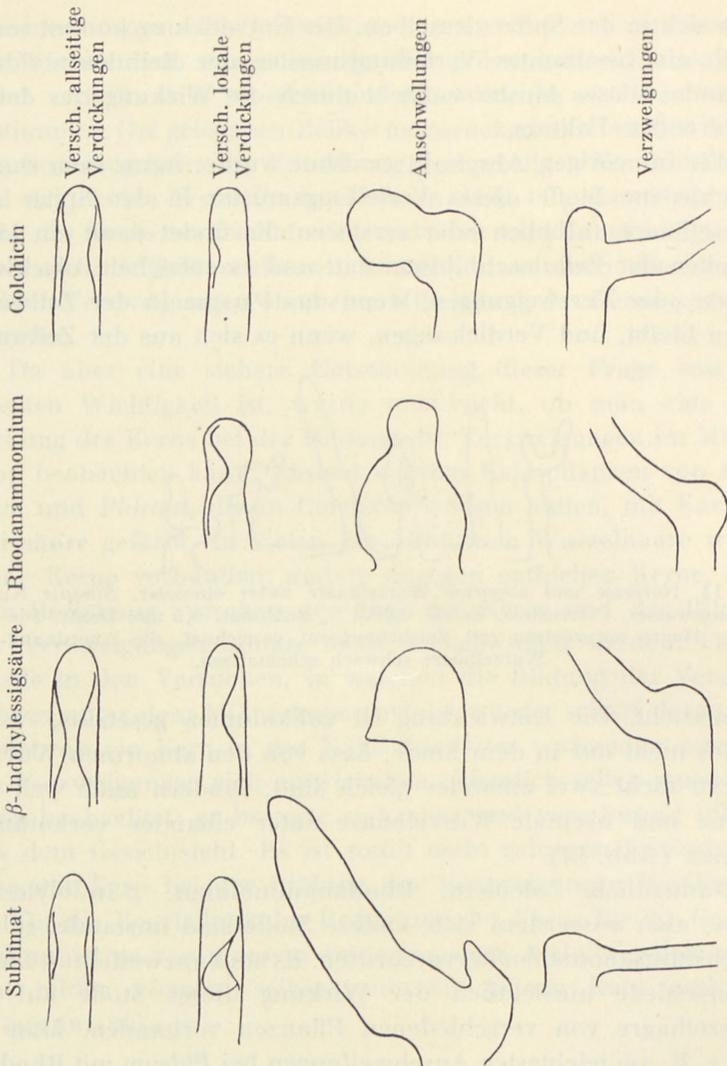


Abb. 15. Abnormitäten, die durch Colchicin, Rhodanammomium, β -Indolylessigsäure und Sublimat in Wurzelhaaren von *Phleum* erzeugt worden sind.

chemischen Konstitution haben diese Stoffe nichts gemeinsam, und es ist daher auch nicht möglich eine Beziehung zwischen Konstitution und Wirkungsweise festzustellen. Nur in einer Eigenschaft stimmen diese Stoffe überein, indem sie in der einen oder anderen Weise als Gifte auf die Wurzelhaare wirken.

Man muss sich daher damit begnügen festzustellen, dass wenn die Wurzel normal ist, auch das Verteilungsmuster der Zellulosenbildner normal ist, wenn aber die Wurzel vergiftet wird, wird das normale Verteilungsmuster zerstört und es entstehen Verdickungen und Wachstumsanomalien der einen oder anderen Art.

Es ist nun von besonderer Wichtigkeit hervorzuheben, dass in den abnorm wachsenden Wurzelhaaren eine Tendenz besteht, den normalen Zustand wiederherzustellen. In Abb. 12 d ist das Wachstum dreimal abgebrochen und dreimal wieder aufgenommen worden. In Abb. 11 g ist die Spitze des Wurzelhaares in einen verästelten Kopf aufgelöst worden; an zwei Stellen des Kopfes schießen aber röhrenförmige, wurzelhaarähnliche Gebilde heraus. Selbst wenn das normale Muster auscheinend verloren gegangen ist, ist es doch latent vorhanden und kann regeneriert werden.

Es besteht somit ein Kampf zwischen der lähmenden Wirkung des Giftes und dem determinierenden Faktor. Unter dem Einfluss des Giftes tritt eine diffuse Verteilung der Zellulosenbildner in der Spitze des Wurzelhaares ein, unter der Einwirkung des determinierenden Faktors wird aber das normale Verteilungsmuster der Zellulosenbildner wiederhergestellt, indem dieselben an einem bestimmten Ort angehäuft werden, so dass in ähnlicher Weise wie in dem apikalen Ende der Trichoblasten ein Wurzelhaar gebildet werden muss.

Es ist nun von entscheidender Bedeutung, dass der Ort, wo die Zellulosenbildner sich sammeln oder wo sie angehäuft werden, ein ganz zufälliger ist, jedoch liegt er immer innerhalb der Membrankuppe, am häufigsten an der Basis derselben. Die Wachstumsrichtung der abnormen Wurzelhaare ist daher auch eine ganz zufällige. Das geht wieder deutlich aus Abb. 12 hervor. In Abb. 12 e, f ist in beiden Fällen ein Ast nach rechts gebildet worden, von diesem gehen wieder Äste aus, in Abb. 12 e basalwärts, in Abb. 12 f dagegen apikalwärts. Das Wurzelhaar in Abb. 12 d, das dreimal seine Wachstumsrichtung verändert hat, bildet ein Dreieck.

Das Problem ist nun, ob man den determinierenden Faktor mit einem physikalischen Faktor identifizieren kann, d. h. ob es möglich ist, einen physikalischen Faktor zu finden, der die An-

häufung der Zellulosenbildner an einem bestimmten, aber willkürlichen Ort bewirken könnte.

Äussere Faktoren kommen natürlich nicht in Frage, man wird die Faktoren innerhalb der Zelle suchen müssen.

Von inneren Faktoren wäre zuerst an die Lage des Kerns zu denken, es ist aber nicht gelungen, eine Beziehung zwischen der Ausbildung der Wachstumsanomalien und der Lage des Kerns nachzuweisen.

Es bleibt dann die Möglichkeit übrig, dass in den Zellulosenbildnern eine Neigung vorhanden sein könnte, sich an einem willkürlichen Ort zu sammeln.

Man könnte sich vorstellen, dass die Zellulosenbildner ein zusammenhängendes, verschiebbares, kontraktiles System ausmachen. In normalen Wurzelhaaren sollte dieses System sich aus der einen oder anderen Ursache in der Spitze lagern und sich dort halten, indem es sich während des Wachstums der Spitze vorwärts geschoben hätte. In vergifteten Wurzelhaaren sollte es aus unbekanntem Ursachen¹ nach unten herabgleiten, doch nur bis zur unteren Grenze der Membrankuppe. Da das System kontraktile ist, könnte es sich an einem zufälligen Ort ansammeln, wo dann ein Seitenzweig gebildet würde. Obwohl eine solche Auffassung in vielen Beziehungen rätselhaft ist, harmonisiert sie doch ganz gut mit den gefundenen Tatsachen.

Die grössten Schwierigkeiten entstehen aber, wenn man versucht, diese Auffassung auf andere Zelltypen auszudehnen, indem das Muster der Zellulosenbildner in den verschiedenen Zellen ein ganz verschiedenes ist. In den Zellen, die sich strecken, sind sie ziemlich gleichmässig in der Zellwand verteilt, in den Trichoblasten sammeln sie sich in dem apikalen Ende, in den Wurzelhaaren in der Spitze, und in den Sternparenchymzellen an regelmässig verteilten Orten an der Plasmaoberfläche. In Zellen, wo die Zellulosenbildner sich aus der Zellwand herausziehen und in welchen daher Verdickungen gebildet werden, verteilen sie sich entweder gleichmässig (Steinzellen) oder in Ringen oder Schraubenbändern (Tracheiden und Gefässen). Es wird kaum möglich sein, diese verschiedenartigen Verteilungs-

¹ Die Ursache des Herabgleitens kann kaum eine Lähmung der Respiration sein. In sauerstoffreicher Atmosphäre erhält man nämlich Verdickungen, die normal gelagert sind. Ferner wird, wie aus Abb. 12 hervorgeht, das Wachstum nach dem Herabgleiten aufs neue in einer anderen Richtung fortgesetzt.

muster durch physikalische Verschiedenheiten in den betreffenden Zellen zu erklären.

Wenn man den Bau eines lebenden Organismus zu verstehen versucht, begegnet man vornehmlich zwei Probleme: Das erste, welche Stoffe sich in den lebenden Organismen vorfinden und in welcher Weise sie gebildet werden, und das zweite, in welcher Weise diese Stoffe zu dem fertigen Organismus zusammengebaut werden.

Das erste Problem ist allgemeiner Art. Die Gruppen von Baustoffen sind im grossen und ganzen bei allen lebenden Organismen dieselben. Innerhalb der Eiweissstoffe findet sich jedoch eine grosse Anzahl verschiedener arts- und gewebespezifischer Verbindungen. Die Eiweisskörper bilden in der Zelle vielfach bestimmte Muster, und es ist wahrscheinlich, dass die Art der Muster durch die Konstitution der Eiweisskörper bedingt ist. Über die Aufbauvorgänge in den lebenden Zellen wissen wir noch ziemlich wenig. Sicher ist, dass viele plastische Stoffe unter Mitwirkung bestimmter Gene gebildet werden. Auch bei der Bildung der Zellulosen ist der Kern indirekt beteiligt. Die Zellulosen werden jedoch im Plasma gebildet; wie aus den Versuchen mit kernlosen *Acetabulariastielen* (HÄMMERLING 1953) hervorgeht, können Proteinstoffe gleichfalls in Plasma gebildet werden.

Das zweite Problem, die Sammenfügung der Baustoffe, ist sehr spezifischer Art. Jede Art, in vielen Fällen jedes Individuum, jedes Gewebe und viele Zellen haben je ihr eigenes Muster. Aufgabe der determinierenden oder gestaltbildenden Faktoren, die an das Plasma geknüpft sind, ist es, durch Verteilung der Plasmakomponenten die Entstehung dieser Muster zu ermöglichen. Selbst in dem einfachen Falle, der in dieser Abhandlung behandelt worden ist, ist es nicht gelungen, die Wirkungsweise des determinierenden Faktors zu erhellen. Nichts spricht dafür, dass dieser Faktor, der die Verteilung der Zellulosenbildner hervorruft, ein Stoff ist, der Ausdruck »gestaltbildende Stoffe«¹ ist meiner Meinung nach am besten zu vermeiden.¹

Die Möglichkeit, dass man in Zukunft die Art und Wirkungs-

¹ Ebensowenig kann man β -Indolylessigsäure, die die Bildung von Seitenwurzeln hervorruft, oder Blüh hormone, als gestaltbildende Stoffe bezeichnen. Die betreffende Stoffe lösen nur Wurzel- und Blütenbildung aus, die Gestaltbildung selbst liegt tiefer.

weise der determinierenden Faktoren wird erhellen können, kann natürlich nicht abgewiesen werden. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass wir uns hinsichtlich der Lösung dieser Probleme an der Grenze der Forschungsmöglichkeiten befinden.

Dem Carlsbergfond, der mir die für die Untersuchungen notwendigen Instrumente zur Verfügung gestellt und mich auch in anderer Weise unterstützt hat, spreche ich meinen besten Dank aus.

Meiner Tochter, Frau MARGRETE EHLERS, möchte ich auch an dieser Stelle für ihre gewissenhafte Hilfe bei der Ausführung der Versuche herzlich danken.

8. Summary.

In the root hair the cellulose-building enzymes accumulate on papillae or crests of plasma which protrude into the cell wall in the tip of the root hair. If the root is placed in a solution of Congo red the plasma in the tip of the root hair will withdraw from the cell wall, the enzymes will continue their agency and a layer of cellulose will be deposited on the inside of the cell wall. Usually the thickness of the layer is greatest in the extreme part of the hemispherical tip and decreases to its basis. We must therefore conclude that also the amount of cellulose-building enzymes decreases from the extreme part of the tip in a similar manner as the thickening.

If a root is placed in solutions of colchicin, 3-indole-acetic acid, rhodan ammonium, etc., the pattern in which the cellulose-building enzymes are distributed in the tip, can be changed, the enzymes gliding down from the extreme part of the tip to its basis. If the gliding down takes place regularly on all sides of the tip a girdle of cellulose arises at its basis, when the plasma withdraws from the cell wall (fig. 9); if the plasma remains in the wall a more or less regular swelling of the wall arises (fig. 11). More frequently the enzymes gather in an accidental place. If the plasma withdraws from the cell wall a unilateral thickening will be formed (fig. 10), if the plasma remains in the cell wall a ramification takes place (fig. 12). As will be seen in fig. 12 d-f this state is not stable. When the lateral branch has grown a

short distance the enzymes will again glide down from the tip, and having gathered in a place at the basis of the tip a new branch is formed. A struggle is going on between the determinative factor which aims at forming a normal root hair and the paralysing effect of the poison in the solutions.

The mode of action of the determinative factor consists in collecting the cellulose-building enzymes at a definite place. The problem is whether it is possible to identify the determinative factor with a known physical factor. Hitherto it has not been possible to do so, and the possibility exists that concerning this problem we are on the border of the reach of scientific investigation.

*Pflanzenphysiologisches Laboratorium
der Universität, Kopenhagen.*

9. Skrifttum.

- BOYSEN JENSEN, P., A determination theory. *Physiologia plantarum* 1, 156, 1948 (1).
- Über den Nachweis der Zellulosenbildner und über das Vorkommen und die Lage derselben in Wurzelhaaren und Trichoblasten. *Dan. Biol. Medd.* 18, No. 10, 1950 (2).
 - *Det Levende*. Bd. III S. 98 ff. København 1952 (3).
 - Über die Wachstumsvorgänge in der Spitze der Wurzelhaare von *Phleum*. *Dan. Biol. Medd.* 22, No. 1, 1954 (4).
- CONKLIN, E. G., The organization and cell-lineage of the Ascidian egg. *Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, II Ser. 13, 1905.
- Mosaic development in Ascidian eggs. *Journ. exp. Zool.* 2, 147, 1905.
- CORMACK, R. G. H., The development of root hairs in Angiosperms. *Bot. Review.* 15, 583, 1949.
- DÜRKEN, B., *Grundriss der Entwicklungsmechanik*. Berlin 1929.
- FARR, C. H., Structural and intracellular features of collards in calcium nitrate. *Bull. Torrey Bot. Club* 55, 529, 1928.
- Growth and Differentiation in Plants*, ed. by W. E. LOOMIS. Ames, Iowa 1953.
- HABERLANDT, G., Über die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena 1887.
- HÄMMERLING, J., Nucleo-cytoplasmic relationships in the development of *Acetabularia*. (*Rev. of Cytology* II, 1953).
- JOHANNSEN, W., *Elemente der exakten Erblchkeitslehre*. 3. Aufl. Jena 1926.
- KÜHN, A., *Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie*. Berlin 1955.
- KÜSTER, E., *Pathologische Pflanzenanatomie* 2. Aufl. Jena 1916 (1).
- *Die Pflanzenzelle*, Jena 1935 (2).
- SINNOTT, E. W., and ROBERT BLOCH, Cellpolarity and the differentiation of root hairs. *Proc. Nat. Acad. Sc.* 25, 248, 1939 (1).
- Changes in intercellular relationships during the growth and differentiation of living plant tissues. *Americ. Journ. Bot.* 26, 625, 1939 (2).