

Über mixoploide Wurzelspitzen

BOHUMIL NĚMEC*

Eingegangen am 25. 11. 1960

Prof. Dr. Ernst Georg Pringsheim — Göttingen — zu seinem achtzigsten Geburtstag gewidmet

O mixoploidních vrcholech kořenů

Účinkem roztoku chloralhydrátu na dělovi se buňky zastaví se mitosy a vzniknou-li v buňkách dvě jádra, přiloží se k sobě a splynou. To mohl pozorovat na živých buňkách účinkem alkaloidů F. MAINX. Splynutím jader vznikají polyploidní jádra se znásobeným počtem chromosomů. V intervalech, ve kterých se chloralizované kořeny zotaví, lze je několikrát po sobě chloralizovat a tak lze dosáhnout jader s vysoce polyploidním počtem chromosomů (až 64 n). Na nich vznikají kořeny postranní silně mixoploidní a bylo dosaženo téměř čistě polyploidních kořenů, např. ve vrcholu 2 mm dlouhém na podélném řezu 69 diploidních a 263 polyploidních buněk. Jestliže polyploidní buňky nevzniknou v zóně iniciál, přejdou dříve nebo později do trvalého pletiva. Udrží se jen, pokud vznikly v zóně iniciál, načež mohou při dalším vývoji kořenů vytvořit pruhy, sektory nebo pláště polyploidních buněk. Zdá se, že u bobu (*Vicia faba*) je několik ras, v jedné se udržuje přibližně stálý počet buněk nebo vrstev (eutelie), v jiné tvar (eumorfie), velikost (eumetrie), po případech přijímají chloralizované kořeny tvar nepravidelný (amorfie). Polyploidní buňky mohou z meristému kořenového vrcholu různým způsobem vymizet. Jednak mohou, jsou-li vysoce polyploidní, odumřít, být rozmačkány a nahrazeny diploidními buňkami. Nebo mohou předčasně zastavit dělení a přejít ve stav trvalý. Někdy však celé polyploidní, po případech mixoploidní pruhy buněk nebo sektory mohou být odděleny od diploidních tkání poněkud ztlustlými, slabě zdřevnatělými a zkorkovatělými blanami. Tyto rozmanité pochody vylučují nebo oddělují z meristému polyploidní buňky, ač se to neděje vždy pravidelně a zákonitě. Je však zřejmo, že v mixoploidním vrcholu kořenovém mohou působit vysoce polyploidní buňky jako cizí součásti, které mohou být z jeho růstové a utvářející činnosti vyloučeny. Polyploidní buňky mohou snížit svůj počet chromosomů multipolárními mitosami. Vlivem některých chemických činitelů i v diploidních buňkách mohou být vybavena multipolární dělení jaderná (J. BLAŽEK 1902).

* *Adresse:* Prof. Dr. Bohumil Němec, Mitglied der Čechoslov. Akademie der Wissensch. Praha-Smíchov, Na Václavce 1138.

Einleitung. Kernverschmelzungen wurden lange Zeit als spezifische Vorgänge für den Befruchtungsvorgang betrachtet. Dann wurden jedoch Fälle entdeckt, bei denen Kernverschmelzungen in rein vegetativen Zellen vor sich gehen, beispielsweise im Endospermgewebe (STRASBURGER 1890, TISCHLER 1900) und in Tapetenzellen. Ich habe sodann darauf hingewiesen, dass durch Einwirkung äusserer Faktoren zweikernige vegetative Zellen entstehen können, in denen die Kerne hernach zu verschmelzen vermögen (NĚMEC 1902—1904, 1904). Für solche Versuche sind Wurzelspitzen sehr gut geeignet, die gewöhnlich zahlreiche Mitosen enthalten, die man mit Hilfe äusserer Faktoren leicht einstellen kann, worauf aus der Verschmelzung der längsgespaltenen Chromosomen, oder aus Tochterkernanlagen oder der beiden rekonstruierten Tochterkerne polyploide Kerne entstehen. Sie bewahren ihre neu gewonnene Chromosomenzahl auch bei ihren weiteren Mitosen. Diese Befunde habe ich durch weitere Experimente bestätigen und erweitern können.

Meine Angaben über die Einwirkung des Chloralhydrates wurden nachuntersucht und bestätigt. Wenn der Ursprung der Polyploide anfangs vielleicht zuweilen bezweifelt wurde, konnte ich später die Arbeit von F. MAINX (1919/20) als Bestätigung anführen, der den gesamten Verlauf der Mitosestörung, der Entstehung von zweikernigen Zellen sowie der Verschmelzung der beiden Tochterkerne in der lebenden Zelle unter dem Mikroskope verfolgen konnte. Er liess schwache Lösungen verschiedener Alkaloide sowie deren Salze auf die Kernteilungen in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia pilosa* einwirken. Bald nach dem Zusetzen des Giftes verschwand die Kernspindel, die Chromosomen quollen auf und nahmen eine glasige Beschaffenheit an. „Nach circa 30 Minuten waren die Chromosomen grösstenteils miteinander verschmolzen. War nun das gestörte Stadium ein Diaster, so lagen jetzt in einer Zelle zwei Kerne, da der Prozess der Zellteilung sofort mit dem Einsetzen der Vergiftung zum Stillstand kam. Im letzten Falle bewegten sich nun die zwei Kerne aufeinander zu, lagerten sich nahe aneinander und erwiesen sich bei den meisten Fällen, die untersucht worden waren, nach 24 Stunden wieder zu einem Kerne verschmolzen, der jetzt natürlich doppelwertig sein musste.“

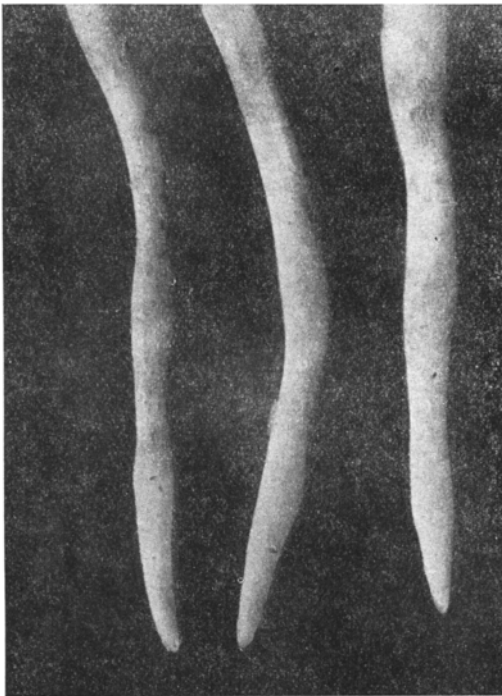
Methodisches. Wenn mit Chloralhydrat behandelte Wurzelspitzen in nicht zu lange Intervallen fixiert werden, wie ich es in meiner Abhandlung 1904 beschrieben habe, so findet man das Stadium der Kernverschmelzung leicht. Aber daneben erscheinen verschiedene Abnormitäten, welche durch unregelmässige Trennung der Tochterchromosomen oder ihr Zusammenkleben, Karyomerenbildung usw. verursacht werden. Meistens hat es keinen Sinn alle diese verschiedenen Unregelmässigkeiten zu beschreiben. Wichtig sind die Fälle, in denen sich jedes Chromosom zu einem Miniaturkerne rekonstruiert, wobei jeder einen Nucleolus enthält. Das beweist, dass die Nucleolenbildung nicht unter allen Umständen an bestimmte Chromosomen gebunden sein muss.

Einige Stunden nach dem Chloralisieren gesunden die Wurzelspitzen und nach 24 Stunden enthalten sie wieder zahlreiche, meist normale Mitosen. Man kann sie jetzt wiederum einer Chloralisierung unterwerfen. Durch weitere Kernverschmelzungen können $8n$ Kerne entstehen und der Vorgang kann noch wiederholt werden. Auf einem Längsschnitt durch eine solche Wurzelspitze kann beobachtet werden, dass ihre älteste Zone neben diploiden auch tetraploide Kerne enthält. Näher der Spitze zu folgt eine Zone, welche auch schon oktaploide Kerne enthält und dann die Jüngste mit hexakaidekaploiden Kernen (Taf. Fig. 9).

Diploidisierung. Lässt man solche mixoploide Wurzeln sich weiter entwickeln, so verschwinden die polyploiden Mitosen aus denselben meist all-

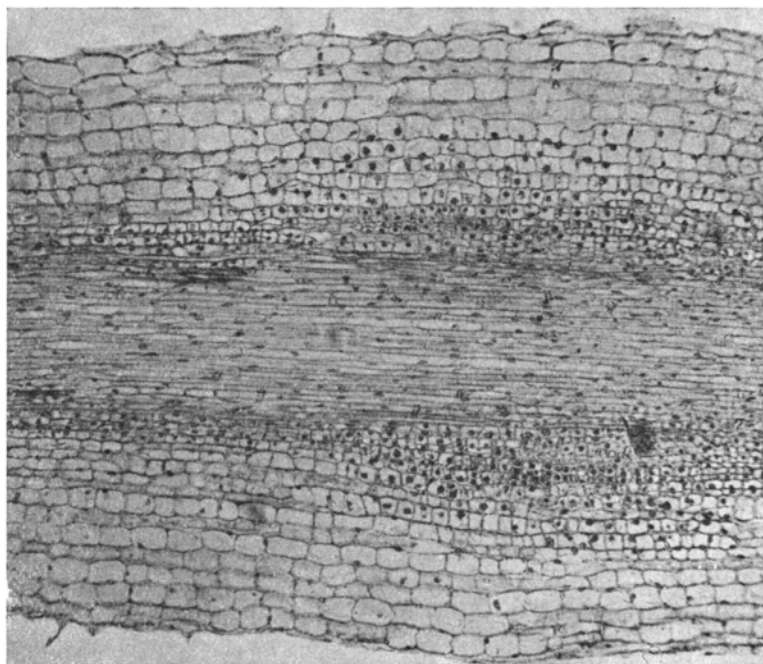
mählich, ausgenommen einige wenige Wurzeln, deren meristematische Initialen polyploid geworden sind. Das lässt sich am besten an Wurzeln sehen, die eine einzige Terminalzelle besitzen. Ich habe mit *Equisetum limosum* solche Versuche angestellt. Die Adventivwurzeln wachsen sehr gut im Wasser und lassen sich durch Kolchizin polyploidisieren. Wenn die Terminalzelle getroffen wird, sind die hinzugewachsenen Teile der Wurzel völlig polyploid. Meristematische Zellen, welche nicht Initialen sind, stellen mit der Zeit ihre Teilung ein, da sie in die Streckungs- und Dauerzone übertreten. So ist es begreiflich, dass einige mixoploid gewordene Wurzelspitzen früher oder später diploid werden können. Die Initialen teilen sich anscheinend ziemlich selten, daher werden sie durch Chloralhydrat oder ähnlich wirkende Agenzien nicht häufig polyploid. Überdies können polyploide Initialzellen durch diploide Nachbarzellen vertreten werden, wenn das Initialmeristem aus mehreren Zellen besteht. Auch das kann dazu beitragen, dass mixoploide Wurzelspitzen allmählich diploid werden können. In einmal chloralisierten Wurzelspitzen von *Pisum sativum* oder *Vigna catjang* fand ich für gewöhnlich nach 42 Stunden keine polyploiden Mitosen mehr.

Entstehung mixoploider Seitenwurzeln. Da Mitosen aller Gewebeanlagen in



Textfig. 1. Keimwurzeln von *Vicia faba*, die in Intervallen von 24 Stunden mit Chloralhydrat behandelt wurden. Jede besitzt drei Verdickungen 8 : 1.

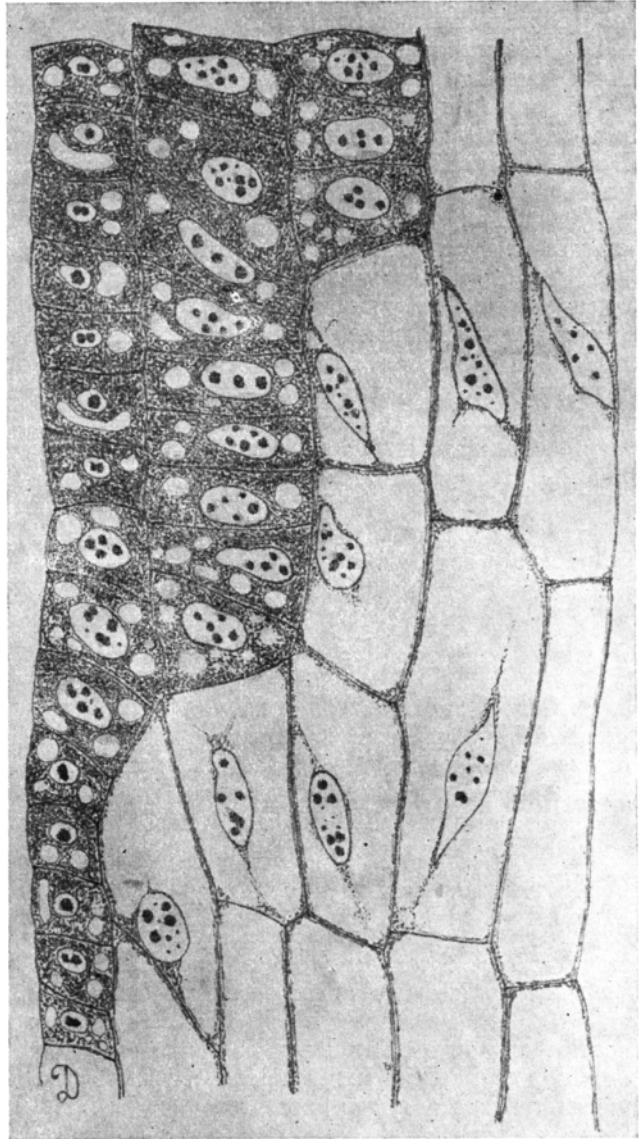
den Wurzelspitzen durch Chloralhydrat eingestellt werden können, so sind von dieser Beeinflussung auch Zellen des Perikambiums nicht ausgeschlossen. Dieses besteht aus ziemlich kurzen Zellen, was bedingt, dass in ihm Mitosen recht häufig verlaufen. Bei den meisten Phanerogamen ist es einschichtig und es wäre nicht ausgeschlossen, dass aus Gruppen polyploider Perikambiumzellen reine polyploide Seitenwurzeln entstehen könnten. Bei *Vicia faba*, mit welcher Pflanze ich viele Jahre gearbeitet habe, ist unter etlichen tausend untersuchten Seitenwurzeln keine einzige rein polyploide an einer durch Chloralisierung mixoploid gewordenen Mutterwurzel in Erscheinung getreten. Die Versuche wurden in der Weise angestellt, dass eine Keimwurzel nach mehrmaligem Chloralisieren dekapitiert und in feuchten Sägespänen weiter kultiviert wurde. Bald traten an der Keimwurzel üppig wachsende Seitenwurzeln in Erscheinung, deren Spitzen früher oder später abgeschnitten und fixiert wurden. Alle



Textfig. 2. Längsschnitt durch eine einmal chloralisierte Keimwurzel von *Pisum sativum*. Die Perikambialzellen haben sich mehrmals längsgeteilt. 130 : 1. Foto Dr. A. LUX.

waren mixoploid. Nur eine wurde gefunden, die fast nur aus polyploiden Zellen bestand. Auf einem zwei Millimeter langen Längsschnitt durch die Spitze wurden 69 diploide und 263 polyploide Zellen gezählt.

Schon in meiner ersten Arbeit über chloralisierte Wurzeln (NĚMEC 1904) machte ich darauf aufmerksam, dass an denselben gleich unter der meristematischen Zone eine Verdickung entsteht. Werden die Wurzeln mehrmals nacheinander chloralisiert, so entstehen mehrere Verdickungen (Textfig. 1). Eine mikroskopische Untersuchung erweist, dass die Verdickung von einer periklinalen Längsteilung der Perikambiumschichten eventuell auch der inneren Rindenschichten begleitet wird (Textfig. 2). Jedenfalls wird das Perikambium bei der Verdickung durch periklinale Teilungen noch mehrschichtiger, als es früher gewesen ist. Denn eben bei *Vicia faba* ist das Perikambium am Radius des Xylems dreischichtig. GUTTENBERG (1940) berichtet jedoch, dass die Seitenwurzelbildung dort, wo das Perikambium mehrschichtig ist, aus der äussersten Zellenlage in gleicher Weise vor sich geht, wie aus einem einschichtigen Perikambium (*Smilax*, manche Gramineen, Papilionazeen u. a.). Wenn die *Vicia*-Wurzel dekapitiert wird, treten Seitenwurzeln zuerst an den verdickten Zonen auffallend gehäuft in Erscheinung und es beteiligen sich mehrere Zellschichten an der Wurzelanlage. Darum ist die Wahrscheinlichkeit einer Entstehung rein polyploider Seitenwurzeln recht gering. Es wird



Textfig. 3. Aus dem Längsschnitt durch eine mixoploide Wurzelspitze von *Vicia faba*. Die äusseren polyploiden Zellschichten verlieren die Teilungsfähigkeit und eine neue Dermis (D) differenziert sich im Periblem.

auch begreiflich, dass Inseln, Sektoren oder Längsreihen polyploider Zellen entstehen können. Man kann solche mixoploide Seitenwurzeln als ein Mosaik diploider und polyploider Zellen und Gewebe ansehen. Allmählich können jedoch polyploide Zellreihen aus der Wurzelspitze ausgeschieden werden. Es wurde schon erwähnt, dass einige polyploide Initialen aus der weiteren Teilung ausgeschieden werden können. Am häufigsten geschieht das, wenn sich die

polyploiden Initialen am Rande des Transversalmeristems befinden und wenn sie das Dermatogen oder noch einige Schichten des äusseren Periblems bilden. An Längsschnitten sieht man, dass von einem gewissen Zeitpunkt an diese Zellen aufhören sich zu teilen, sich jedoch bedeutend verlängern und cytoplasma-arm werden. Eine diploide unter den polyploiden Zellen befindliche Periblemschicht wird zu neuem Dermatogen. Dasselbe wird gewissermassen unter die polyploiden Schichten verlegt (Textfig. 3). Ein solcher Fall ist auch an der Tafelfigur 1 an der linken Flanke zu sehen. Auf Querschnitten ist dieser Vorgang ebenfalls nicht selten zu beobachten. Vergleicht man Querschnitte, die in einer gewissen Entfernung, aber doch noch in der meristematischen Zone durchgeführt werden, mit solchen, die näher am Wurzelmeristem liegen, lässt sich nicht selten beobachten, dass derselbe Sektor oder Zellstreifen, welcher auf den ersten Querschnitten meristematischen Charakter trug, auf den weiteren plasma-arm und zuweilen auch geschrumpft erscheint (Taf. Fig. 7, 8). Das ist auch die Ursache, weshalb das Dermatogen auf Querschnitten nicht immer kreisförmig oder ellipsoid verläuft, sondern unregelmässige Einbuchtungen aufweist. Die polyploiden Zellen, welche ihre Teilungsfähigkeit eingebüsst haben, machen den Eindruck lateraler Haubenzellen (Textfig. 3). Die von ihnen gebildeten Schichten können sich vorzeitig von der Wurzel ablösen (Taf. Fig. 2). An tangentialen Längsschnitten erscheinen solche vorzeitig in den Dauerzustand übergegangene Zellreihen als plasma-arme, bedeutend verlängerte, zwischen plasmareichen Sektoren liegende Zellstreifen (Taf. Fig. 10).

Struktur und Gestalt der mixoploiden Seitenwurzeln. Vergleicht man mixoploide Wurzelspitzen, die hoch polyploide Zellen enthalten, mit normalen, durchweg diploiden, so fällt es häufig auf, dass die Zellen der polyploiden Inseln oder Sektoren unregelmässig gestaltet und angeordnet sind (Taf. Fig. 1). Offenbar nehmen schon die neu entstehenden Scheidewände in den grossen polyploiden Zellen keine Richtungen ein, die den orthogonalen Trajektorien entsprechen. Wahrscheinlich kommt es auch bei ihrem weiteren Wachstum zu Druck und Zug, einige Zellen werden zusammengequetscht und getötet. In manchen mixoploiden Wurzelspitzen liessen sich abgestorbene Zellen, ja ganze Zellschichten beobachten. Zuweilen fand ich auch Zellen, welche ohne zerdrückt zu werden abgestorben waren. Ihr Inhalt war grobkörnig fixiert und färbte sich stark mit Heidenhains Haematoxylin. Ihrer Grösse nach konnte auf eine hohe Polyploidität geschlossen werden. Zuweilen wurden äussere polyploide Schichten durch solche abgestorbenen Schichten von inneren meristematischen abgegrenzt. Derartige Erscheinungen machen jedoch keinen Eindruck der Gesetzmässigkeit, sie scheinen eher gelegentlicher Natur zu sein.

Eher lässt sich an eine Gesetzmässigkeit bei der Abtrennung von polyploiden Zellengruppen oder -sektoren durch ein wenig verdickte und schwach verkorkte Zellwände denken. Taf. Fig. 5 zeigt die Aufnahme einer Wurzelspitze, bei der ein Sektor an der linken Flanke durch eine stärker gefärbte und verdickte Zellwand abgeschieden ist. Die Abgrenzung verläuft durch die Wurzelhaube und das Initialmeristem bis ins Periblem der Wurzelspitze und grenzt die polyploiden Zellen der linken Flanke vom diploiden Gewebe ziemlich gut ab. An der rechten Flanke gibt es nur zwei oder drei polyploide Zell-

schichten, die sich jedoch meist schon im Dauerzustand befinden. Auf einem Querschnitte durch eine solche Wurzelspitze verläuft die Trennungsschicht annähernd bogenförmig und grenzt meist polyploide Zellen vom übrigen diploiden Wurzelgewebe ab. Zuweilen werden auch einige diploide Zellen mitgenommen. Die Verdickung und stärkere Färbbarkeit erscheint zunächst in den Zwickeln der Zellen, sie verbreitet sich und vereinigt sich zu einer durchlaufenden Trennungswand. Immerhin findet man den Vorgang nur vereinzelt, aber es ist kein zufälliger Vorgang, er hängt mit der Mixoploidie zusammen und scheidet die hochpolyploiden Sektoren oder Streifen von der weiteren Teilnahme am meristematischen Wachstum der betroffenen Wurzelspitzen aus.

Wir haben gesehen, dass mixoploide Seitenwurzeln grosse Unregelmässigkeiten in der Anordnung ihrer Zellen aufweisen können (Taf. Fig. 1). Ich habe anfangs mit einer Rasse von *Vicia faba* gearbeitet, deren Wurzelspitzen diesen inneren Regellosigkeiten zum Trotz eine normale äussere Gestalt besaßen. Als ich dann später mit anderen Rassen arbeitete, kamen häufig mixoploide Wurzelspitzen vor, welche auch äussere Unregelmässigkeiten neben denen der inneren Zellenanordnung aufwiesen (Taf. Fig. 7, 8). Es zeigte sich bald, dass diese mit der Mixoploidie ursächlich verbunden waren. Wenn ich ursprünglich zum Schlusse gekommen war, dass es für die Pflanzen gewissermassen gleichgültig ist, in wieviele Zellen ihr lebendiger Inhalt geteilt ist, wozu mich auch Wurzelspitzen verleiteten, wie sie in meinem Buche 1910 in Figur 52 abgebildet sind, so erkannte ich jetzt, dass dies lediglich für einige Rassen zutrifft und auch bei diesen nur bis zu einem gewissen Grade. Schon bei Lupenuntersuchung lassen sich an manchen Wurzelspitzen Unregelmässigkeiten erkennen. An mixoploiden Seitenwurzeln verlaufen häufig deutliche, verschieden tiefe Rinnen und verschieden hohe (vorstehende) Rippen. Auf Querschnitten durch solche Wurzeln gewahrt man, dass es sich immer um mixoploide Wurzeln handelt. Ich verweise auf vier Querschnitte, die ich hier veröffentliche. In der Wurzelspitze auf Taf. Fig. 3 ist die rippenförmige Verdickung dadurch verursacht worden, dass ein Sektor aus grossen polyploiden Zellen besteht, die bis in das Dermatogen reichen. Starke Rippen entstehen also bei dieser Rasse, wenn polyploide Zellen am betreffenden Sektor bis in das Dermatogen reichen. Auch hier bestätigt sich die Erfahrung, dass in Chimären artfremder Pflanzen die äussere Gestaltung hauptsächlich von der Epidermis abhängig ist. Das lässt sich auch an der Wurzelspitze beobachten, von der die zwei Querschnitte auf Tafel Fig. 7 und 8 stammen. Das Periblem besteht meist aus verschiedenen hoch polyploiden Zellen, rippenförmige Verdickungen erscheinen an Sektoren, deren Dermatogen auch polyploid ist. Die Wurzelspitze, von welcher der Querschnitt auf Tafel Fig. 4 her stammt, bestand hauptsächlich aus polyploiden Zellen. Wo die Sektoren aus diploiden Zellen bestanden, mag es sich auch nur um eine einzige Schicht gehandelt haben, welche bis ins Dermatogen reichte, gab es eine Rinne. Schliesslich besass ich eine Sippe, bei der mixoploide Seitenwurzeln aus verschiedenen hoch polyploiden Zellen bestanden und regellos im Querschnitt deformiert erschienen.

Ich erkläre mir die Verschiedenheit der äusseren Gestalt der Wurzelspitzen so, dass die äussere Gestalt bei der ersten Rasse fest bestimmt ist, sodass

ich diese Sippe als eumorphisch bezeichnen möchte. Die Wurzelspitzen behalten ihre äussere Form trotz der Mixoploidie der Gewebe (Taf. Fig. 1). Bei der zweiten Rasse ist die Zahl der Zellschichten genetisch annähernd bestimmt. Ich bezeichne sie als eutelisch. Natürlich ist die Zahl der Zellen und Zellschichten nur annähernd bestimmt und sicher auch von anderen Umständen abhängig, unter anderem von der Ploidie des Dermatogens. Die Rasse, bei der die Chloralisierung zu regelloser Gestalt und Anordnung der Zellen führt, möchte ich amorph nennen. Schliesslich scheint es mir Rassen zu geben, deren Grösse — natürlich unter bestimmten äusseren Bedingungen — festgelegt ist. Das wären eumetrische Rassen.

Chromosomenreduktion. Die letzte Möglichkeit eines Verschwindens polyploider Zellen aus mixoploiden Pflanzen während ihrer Entwicklung bietet die Chromosomenreduktion.

In meiner Arbeit über chloralisierte Wurzeln (NĚMEC 1904) habe ich dieselbe schon ausführlich behandelt und schrieb in der Zusammenfassung der Resultate auf p. 730: „Die Teilungen mit doppelter Chromosomenzahl verschwinden allmählich aus der Wurzelspitze; wahrscheinlich kommt dabei auch eine Reduktion der Chromosomenzahl vor“. Ich habe die Reduktion der Chromosomenzahl nur als wahrscheinlich angeführt, und dass dieselbe in irgendeiner Weise vor sich geht, hat sich später als sicher erwiesen. Schon WINKLER (1916, 1935) hat an seinen Gigaspflanzen beobachtet, dass sie gelegentlich zum diploiden Zustand zurückkehren können. Es vermögen zum Bsp. an ihnen Blätter in Erscheinung zu treten, deren eine Hälfte tetraploid, die ander aber diploid ist. Neulich wurde diese Rückkehr zur normalen Chromosomenzahl bei polyploiden Zuckerrüben beobachtet. Nach JÖRGENSEN (1928) bildete sich an einer hexaploiden Nachtschattenpflanze, die das Aussehen einer diploiden Pflanze hatte, ein triploider Zweig, der vielleicht aus hexaploiden, somatischen Zellen, in denen eine Reduktion der Chromosomen stattgefunden hat, entstanden ist (KAGAWA, 1937). Auch kann ich mich auf die Resultate von HUSKINS (1948) und HUSKINS-CHENG (1950) berufen. Ich gebe zu, dass meine Hypothese über eine direkte Reduktion nicht nachzuweisen ist — darum ist es ja auch bloss eine Hypothese — weshalb ich nicht weiter über dieselbe sprechen werde. Selbst habe ich in vegetativen polyploiden Zellen keine Mitosen gefunden, die sich als Meiosen hätten deuten lassen. Doch konnte ich mich schon 1910 auf eine von STRASBURGER (1907) dargestellte Figur berufen, in der die längsgespaltenen Chromosomen in zwei parallelen Ebenen zu zweien lagen, was in einer äquatorialen Chromosomenplatte sonst nicht vorkommt. Ich habe diese Figur als Stadium einer vegetativen, autoregulativen Chromosomenreduktion bezeichnet und halte an dieser Deutung trotz des späteren Einspruches von STRASBURGER fest. Wenn meine Deutung zutrifft, läge hier ein autoregulativer Vorgang vor, der durch eine zu grosse Chromosomenzahl hervorgerufen wäre.

Multipolare Mitosen. Eine solche Reduktion bekommt man bei höheren Pflanzen offenbar selten und nur gelegentlich zu sehen. Bei denselben sind Reduktionen durch multipolare Mitosen häufiger [Neuerdings wurden bei Schimmelpilzen häufiger somatische Reduktionen beobachtet (PONTECORVO, 1954)]. Dieselben kommen einmal in pathologischen Geweben vor, können das anderemal aber durch äussere chemische Faktoren auch in vegetativen diploiden Zellen hervorgerufen werden.

Schon im Jahre 1902 hat J. BLAŽEK in der Wurzelspitze von *Pisum sativum* multipolare Mitosen durch Benzoldämpfe hervorgerufen und hat sie beschrieben. Es sind die gleichen multipolaren Mitosen, die A. BARTHELMESZ 1957 mittels Einwirkung verdünnter wässriger Lösungen aliphatischer, einwertiger, gesättigter Alkohole hervorgerufen hat. Durch sie „entstehen mehrkernige bzw. nach Unterteilung durch Wände hypoploide Zellen in grosser Zahl und sehr bunter Variation der genomatischen Zusammensetzung.“ Dass durch solche Teilungen hypoploide Kerne oder Zellen entstehen können, hat schon KEMP (1910) und nach ihm BOVERI (1914) betont. REINHOLD hat multipolare Mitosen in Karzinomen durch Roentgenstrahlen hervorgerufen; sie kommen aber auch ohne ihre Einwirkungen vor. BOVERI hielt multipolare Mitosen

für die Ursache der Karzinombildung. Wie er ausführt, gibt es nämlich bei multipolaren Mitosen keine Garantie dafür, dass der ganze zur normalen Entwicklung nötige Chromosomensatz in die Tochterkerne gelangt. Es können Kerne mit unvollständigen Chromosomenzahlen entstehen, die sich weiter abnormal verhalten.

Ich habe multipolare Mitosen in Riesenzellen der Gallen von *Heterodera (Meloidogyne) radiculicola* beobachtet (NĚMEC, 1926). Die Riesenzellen enthalten zahlreiche Kerne, welche sich durch Mitosen vermehren. Später können sie zu Paaren oder zu mehreren zusammenfließen, wodurch polyploide Kerne entstehen; neben denselben können jedoch in der Riesenzelle auch noch diploide Kerne übrigbleiben. Wenn sich nun in solchen Zellen die Kerne abermals teilen, was immer, soweit ich es verfolgen konnte, simultan geschieht, so sind die polyploiden Mitosen multipolar, die diploiden jedoch bipolar. TISCHLER (1915) gibt für Zuckerrübe an, dass diploide Mitosen 16 Chromosomen besitzen. Ich zählte in multipolaren Mitosen der Riesenzellen 24, 34, 36, 56, 116 Chromosomen. Offenbar handelte es sich um tetraploide und höher polyploide Kerne. Daneben gab es in derselben Zelle, die hoch polyploide Mitosen enthielt, auch noch diploide Kernteilungen. Da sich nur polyploide Kerne multipolar teilen, kann man daraus schliessen, dass ihre Multipolarität ursächlich mit der Polyploidie zusammenhängt. Diese Teilung ist nicht immer regelmässig, da die zugehörigen Schwesterkerne zuweilen ungleich gross sind. Durch die multipolare Mitose wird die Chromosomenzahl herabgesetzt, wenn auch nicht so regelmässig wie durch eine meiosenähnliche somatische Reduktionsteilung.

Multipolare Mitosen habe ich auch in mehrmals chloralisierten Wurzeln von *Pisum sativum* und *Vicia faba* gefunden. Es muss hervorgehoben werden, dass sie auch hier den Eindruck gelegentlicher Vorgänge machen. Sie kamen nur in mehrmals chloralisierten Keimwurzeln vor. Zunächst fand ich sie in Keimwurzeln von *Pisum sativum*, welche dreimal nach einander in Intervallen von 12 Stunden chloralisiert und 48 Stunden nach der letzten Behandlung fixiert wurden. Die mehrpoligen Mitosen sind nicht häufig, aber auf jedem Längsschnitt konnte man einige finden. Sie waren drei- oder vierpolig, die Schwesterkerne sind nicht immer gleich gross gewesen. Später habe ich auch in dreimal chloralisierten Keimwurzeln von *Vicia faba* multipolare Mitosen gefunden. Die Keimwurzeln wurden in Intervallen von 24 Stunden chloralisiert und 24 Stunden nach der letzten Behandlung fixiert. Multipolare Teilungen sind hier noch seltener als bei *Pisum* gewesen, auf jedem Längsschnitt wurde etwa eine gefunden. Sie sind drei- oder vierpolig gewesen, die vierpoligen schienen regelmässiger zu sein.

Zusammenfassend kann man also sagen, dass in mehrmals chloralisierten Wurzelspitzen von *Pisum sativum* und *Vicia faba* in polyploiden Zellen mehrpolige Mitosen gelegentlich vorkommen, welche Kernen mit herabgesetzter Chromosomenzahl Ursprung geben. Solche Mitosen können zum Verschwinden polyploider Zellen aus mixoploiden Wurzelspitzen beitragen. In derselben Richtung können auch andere Vorgänge, wie ich sie oben beschrieben habe, einwirken.

Schlussbemerkungen. Schon früher habe ich die Frage diskutiert, welche Ursache diese Vorgänge haben, die zur Ausscheidung polyploider Zellen aus mixoploiden Wurzelspitzen beitragen. Ich gab eine Erklärung, dass poly-

ploide (syndiploide) Zellen im Meristem als fremde Elemente wirken und das dieser Umstand bewirkt, dass Vorgänge ausgelöst werden, welche schliesslich zur Entfernung polyploider Zellen aus den meristematischen Zuwachsteilen führen können. Alle die vorher beschriebenen Vorgänge sind jedoch nicht so regelmässig wie die Reduktion der Chromosomenzahl während der Sporogenese. Für die Entwicklungsmechanik liefern mixoploide Wurzelspitzen ein sehr gutes Versuchsmaterial. Die Stammspitzen sind viel komplizierter, aber ebenfalls lehrreich, wie SATINA, BLAKESLEE und AVERY gezeigt haben. Wenn mir DEYSSON (1956) vorwirft, dass ich einen Fehler begangen habe, wenn ich an eine Reduktion der Chromosomenzahl glaubte, so muss ich hervorheben, dass ich neben einer Reduktion (1921, 26) noch andere Vorgänge des Ausscheidens polyploider Zellen aus der Wurzelspitze beschrieben habe (1910).

Literatur

- BARTHELMESZ, A.: Chemisch induzierte multipolare Mitosen. — *Protoplasma*, **48** : 546—561, 1957.
- BARTHELMESZ, A. u. EINLECHNER, J.: Chemisch induzierte multipolare Mitosen V. — *Protoplasma* **51** : 325—337, 1959.
- BOVERI, TH.: Zur Frage der Entstehung maligner Tumoren. — Jena, 1914.
- BLAKESLEE, A. F.: Dédoublément du nombre de chromosomes chez les plantes par traitement chimique. — *C. R. Acad. Sc. Paris* **205** : 476—479, 1937.
- BLAŽEK, J.: Über den Einfluss der Benzoldämpfe auf die pflanzliche Zellteilung. *Bull. int. de l'Acad. de Bohême*. 1902.
- FERNANDES ABÍLIO: La mixoploidie chez *Narcissus reflexus*. — *Brot. Boletim da Soc. Brot.* **11—12** : 25—42, 1936.
- GUTTENBERG, H. v.: Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. — Berlin, 1940.
- JÖRGENSEN, C. A. u. CRANE, M. B.: Formation and morphology of *Solanum chimerae*. — *Journ. Gen.* **18** : 1927.
- JÖRGENSEN, C. A.: The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. — *Journ. Gen.* **19** : 1928.
- HRUBÝ, K.: Ein neuer Fall von Mixoploide. *Mém. soc. r. Sci. Bohême. Cl. Sci.* **1—5**, 1933.
- HUSKINS, C. L.: Segregation and reduction in somatic tissues. — *Journ. Hered.* **39** : 311—325, 1948.
- HUSKINS, C. L. u. CHENG, K. C.: Segregation and reduction in somatic tissues. IV. — *Journ. Hered.* **41** : 13—18, 1950.
- KEMP, H. P.: On the question of the occurrence of heterotypal reduction in somatic cells. — *Ann. of Bot.* **24** : 775—803, 1910.
- KOSTOFF, D.: Irregularities in the mitosis and polyploidy induced by colchicine and acenaph-tene. — *Doklady Akad. N. SSSR* **19** : 179—199, 1938.
- KÜSTER, E.: Experimentelle Zellforschung. 3. Aufl. Jena, 1956.
- LEVAN, A.: The effect of colchicine on meiosis in *Allium*. — *Hereditas* **25** : 9—26, 1939.
- LEVAN, A.: Cytological phenomena connected with the root swelling caused by growth substances. — *Hereditas* **25** : 1939.
- LEVAN, A. u. WANGENHEIM, K. H. v.: Potassium cyanide in the *Allium* test. — *Hereditas* **38** : 297—313, 1952.
- MAINX, F.: Einfluss der Alkaloide auf die Kernteilung. *Lotos* **67/68** : 43—44, 1919/20.
- MIDUNO TADAMASA: Chromosomenstudien an Orchidazeen. I. Karyotyp und Mixoploidie bei *Cephalanthera* und *Epipactis*. — *Cytologia* **8** : 505—514, 1938.
- NAWASCHIN, M.: Variabilität des Zellkerns bei *Crepis*-Arten in Bezug auf die Artbildung. — *Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat.* **6** : 175—215, 1926.
- NĚMEC, B.: Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen I—IV. — *Sitzber. d. Kön. böhm. Ges. d. Wiss. Prag*, 1902—1904.

- NĚMEC, B.: Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **39** : 645—730, 1904.
- NĚMEC, B.: Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. — Berlin, 1910.
- NĚMEC, B.: O hálkách hádátka *Heterodera radiculicola* na cukrovce. (Über die Gallenbildungen des Aelchens *Heterodera radiculicola* an der Zuckerrübe.) — *Rozpr. Č. Akad. Tr. II.* **46** : 1—4, 1921.
- NĚMEC, B.: Teilungsfiguren und vegetative Chromosomenreduktion. — *Biol. gen.* **2** : 1926.
- OSTERGREN, G.: Cytological standards for the quantitative estimation of spindle disturbances. — *Hereditas* **36** : 371—382, 1950.
- PONTECORVO, G.: Mitotic recombination in the genetic systems of filamentous fungi. *Caryologia (Suppl.)* : 192—200, 1954.
- RITTER, W. u. BAILEY, E. W.: The organismal conception. — *Univ. Calif. Publ. in Zoology* **31**, 14, 1928.
- SATINA, S., BLAKESLEE, A. F., AVERY, AMOS, G.: Demonstration of the Three layers in the shoot apex of *Datura* by means of induced polyploidy in periclinal chimaeras. — *Amer. Journ. Bot.* **27** : 162—165, 1940.
- STRASBURGER, E.: Zellbildung und Zellteilung. Jena, 1880.
- STRASBURGER, E.: Reduktionsteilung, Spindelbildung usw. — *Hist. Beitr.* **6**. Jena, 1900.
- STRASBURGER, E.: Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybridenfrage. — *Jahrb. wiss. Bot.* **44** : 1907.
- THOMAS ANDRÉ: Les facteurs de la croissance cellulaire, activation et inhibition. Paris (Deysson, GUY, Les facteurs de la mitoinhibition végétale: 241—274) 1956.
- TISCHLER, G.: Untersuchungen über die Entwicklung des Endosperms und der Samenschale von *Corydalis cava*. *Verh. mat. nat. Ver. Heidelberg N. F. VI.*, 1960.
- WEBBER, J. M.: Chromosome number and morphology in *Nicotiana V.* — *Univ. Calif. Publ. Bot.* **11** : 355—362, 1930.
- WINKLER, H.: Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. — *Zeitschr. f. Bot.* **8** : 417—531, 1916.
- WINGE, Ö.: Zytologische Untersuchungen über die Natur maligner Tumoren I. „Crown Gall“ der Zuckerrübe. — *Zeitschr. f. Zellforsch.* **6** : 1927.

Богумил Немец (Чехословацкая академия наук)

О миксополидных верхушках корней

BIOLOGIA PLANTARUM (PRAHA) 3 (4) : 253—264, 1961

В результате воздействия раствором хлоралгидрата на делящиеся клетки остаются митозы и если в клетках возникнут два ядра, то они прикладываются и сливаются. Это смог в результате воздействия алкалоидов на живых клетках наблюдать Ф. Майнке. В результате слияния ядер возникают полиплоидные ядра с умноженным числом хромосом. В интервалах, в которых хлорализованные корешки оправятся, возможно их несколько раз хлорализовать и тем добиться ядер с высокополиплоидным числом хромосом (до 64). На таких корешках возникают боковые корни, сильно миксополидные, и достигнуто почти чисто полиплоидных корешков (напр. в верхушке длиной 2 мм на продольном срезе имелось 69 диплоидных и 263 полиплоидных клеток). Если полиплоидные клетки не возникнут в зоне инициал, то ранние или позже перейдут в постоянные ткани. Сохраняются лишь в том случае, если возникли в зоне инициал, после чего могут по мере дальнейшего развития корней образовать ленты, секторы или покровы полиплоидных клеток. Кажется, что в случае конского боба (*Vicia faba*) мы имеем дело с несколькими расами: у одной сохраняется приблизительно одинаковое число клеток или слоев (эutelия), в случае другой форма (эуморфия) или размер (эуметрия), или хлорализованные корни могут принимать нерегулярную форму (аморфия). Полиплоидные клетки могут из меристмы корневой верхушки разным образом исчезнуть. Могут, если они высокополиплоидные, отмереть, быть раздроблены и за-

мещены диплоидными клетками. Или могут преждевременно остановить деление и перейти в постоянное состояние. Иногда, однако, целые полиплоидные или миксоплоидные ленты или секторы клеток могут быть отделены от диплоидных несколько утолщенными, слабо одревесневшими и опробковевшими стенками. Эти разные процессы исключают или отделяют из меристемы полиплоидные клетки, хотя это и не происходит регулярно и закономерно. Однако, очевидно, что в миксоплоидной верхушке корня могут высокополиплоидные клетки действовать как чужие тельца, которые могут быть из его ростовой и формирующей деятельности исключены. Полиплоидные клетки могут снизить свое число хромосом в результате мультиполярных митозов. В результате влияния некоторых химических факторов и в диплоидных клетках могут возникнуть многополюсные ядерные деления (Блажек 1902).