

Interaktion zwischen diploiden und polyploiden Zellen

BOHUMIL NĚMEC

Eingegangen am 9. November 1964

Prof. Dr. Rudolf Dostál zu seinem achtzigsten Geburtstag gewidmet

Abstrakt. Es wird auf Grund von Untersuchungen der chloralysierten Wurzeln von *Vicia faba* das gegenseitige Verhalten von diploiden und polyploiden Zellen und Geweben diskutiert und konkrete Beispiele angeführt. In ganz jungen Wurzeln entwickeln sich die mixoploiden Gewebe friedlich neben einander, wachsen, teilen und differenzieren sich normal. Aber später, besonders wenn die Wurzelspitzen hoch polyploide Gewebe (8 n, 16 n) enthalten, verhalten sich dieselben gegeneinander feindlich. Die polyploiden Sektoren werden abgetrennt und stellen Teilungen ihrer Zellen sowie ihr Streckungswachstum frühzeitig ein. Es kommt zu Gewebespannungen und in den polyploiden Sektoren kommt es zuweilen zur Bildung von rhexigenen Höhlungen. Diese Vorgänge werden schon im Urmeristem vorbereitet und es kommt zur Unterbrechung der normalen Korrelation zwischen den Geweben verschiedener Ploidie. Zur Homoploidisierung kann auch die Reduktion der Chromosomenzahl in polyploiden Zellen beitragen. Die verschieden hoch ploiden Gewebe können von einander durch Metakutisierung oder Verschleimung der sie trennenden Zellwände getrennt werden. Es handelt sich um verschiedene Vorgänge von Autoregulation, welche zur Diploidisierung, seltener zur völligen Polyploidisierung führt. Die Spitzen älterer mixoploider Wurzeln werden auf diese Weise homoploid.

Ich habe schon mehrmals darauf hingewiesen, dass in mixoploiden Wurzelspitzen die Beziehungen zwischen diploiden und polyploiden Geweben nicht immer neutral oder ausgeglichen sind, sondern dass sich häufig Vorgänge beobachten lassen, welche zur Trennung dieser Gewebe oder zum Ausscheiden der polyploiden Sektoren, sowie ihrer Initialen aus der weiteren Entwicklung der Wurzel führen. Es kommt zu einer Interaktion zwischen beiderlei Geweben, die auf eine Störung der normalen Korrelation zwischen ihnen hinweist. In ganz jungen Wurzeln erscheinen solche Interaktionen seltener als später, auch können hier Rassenunterschiede im Spiele sein, denn die Pferdebohne enthält zahlreiche, auch zytologisch unterscheidbare Rassen. Zu ihrer genetischen Charakterisierung wären mehrjährige Kulturen nötig, auch könnten Gewebekulturen zu entscheidenden Resultaten führen.

Es gibt mehrere Möglichkeiten in bezug auf das gegenseitige Verhalten der diploiden und polyploiden Zellen. Erstens können sich dieselben gegeneinander neutral verhalten. Die polyploiden Gewebe werden nicht aus dem Organ ausgeschieden. Sie wachsen in der Streckungszone gleich schnell wie die diploiden Sektoren, es entstehen keine abnormalen Gewebespannungen. Die äussere

Gestalt der Wurzelspitze ist normal. Die polyploiden Zellen teilen sich etwa in gleichem Rhythmus wie die diploiden. Würden sie sich in schnellerem Rhythmus teilen, so müssten kleinere Zellen entstehen, als es ihrer höheren Ploidie zukommt, oder es müsste zu unregelmässigen Anordnungen der Zellwände kommen. Es kommen auch mixoploide Wurzeln vor, deren polyploide Zellen breiter, aber nicht namhaft länger sind als ihre diploiden Nachbarzellen. Aber meist sind die polyploiden Zellen länger als die diploiden (Fig. 2, 3, 6).

Schon in meiner ersten Arbeit über den Einfluss von Chloralhydrat auf die Kern- und Zellteilung (NĚMEC 1904) habe ich gezeigt, dass sich in zweikernigen meristematischen Zellen die beiden Kerne immer gleichzeitig teilen, wogegen sie sich in Schwesterzellen nur selten simultan teilen. Das beweist, dass durch die Zellwände der Faktor, welcher zur Mitose führt, vielleicht irgend ein Kinetin, nicht durchtritt, sodass die Zellen in dieser Hinsicht durch die Wände isoliert sind. In den langen Zellen, aus welchen die Tracheen bei den Euphorbiazeen, Dioscoreazeen und die Tracheiden bei *Marsilea* entstehen (NĚMEC 1910), gibt es bei *Ricinus* bis 32 Kerne in einer Zelle, welche alle durch fünf simultane, sukzessive Mitosen entstanden sind. Diese langen, vielkernigen Zellen verursachen keine Gewebestörungen.

Ein spezieller Fall kann in Wurzelspitzen vorkommen, die aus etwa gleich mächtigen Flanken von diploiden und polyploiden Zellen bestehen und wo es zur Polyploidisierung des Transversalmeristems kommt (NĚMEC 1964). Da wächst das polyploide Transversalmeristem an seiner Peripherie in das Gewebe der Seitenhaube ein, seine Zellen teilen sich tangential und die Initialengruppe des Spitzenmeristems wird allmählich ganz polyploid. Fig. 1 zeigt einen fast medianen Längsschnitt durch eine Wurzelspitze, welche zu diesem Typus der Diploidisierung gehört. Die äussere Gestalt der Wurzelspitze bleibt normal, nur der Verlauf der Zellmembranen entspricht nicht völlig den orthogonalen Trajektorien.

Einen weiteren Typus bilden Wurzeln, deren Spitzen, wenn sie mächtige Sektoren von diploiden und polyploiden Zellen enthalten, ein stärkeres Wachstum der diploiden und ein schwächeres der polyploiden Flanke aufweisen, sodass sich die Wurzeln krümmen und konkav auf der polyploiden Seite werden (Fig. 2). Es ist eine Art von Selbstspaltung, da sich die polyploiden Zellen an der Spitze allmählich auch zu teilen aufhören (NĚMEC 1963).

Ich habe schon auf die einfachen Verhältnisse in Wurzeln hingewiesen, deren diploide und polyploide Längshälften gleich schnell wachsen (Fig. 3). Hier scheinen dieselben friedlich mit einander zu wachsen. Die Wurzel wächst gerade. Der polyploide Sektor besteht aus $8n$ Zellen. Aber in Wurzeln, welche aus höher ploidien Zellen bestehen, kann es zu einer völligen Abtrennung der beiden Längshälften kommen (Fig. 4a, 4b). Die Zellen des polyploiden Sektors stellen ihre Teilungsvorgänge ein, verlängern sich jedoch anfangs gleichmässig mit der diploiden Flanke, stellen jedoch in einiger Entfernung vom Vegetationspunkt ihre Streckung allmählich ein, bis der polyploide Sektor schliesslich zerreisst (Fig. 4b). Es kommt vorher zu Unregelmässigkeiten in der Zellengestalt. An der entblössten Oberfläche der diploiden Flanke differenziert sich eine neue Rhizodermis und an ihrer Oberfläche eine Zellschicht, welche der äusseren Zellschicht der lateralen Haube entspricht (Fig. 4b). Unterdessen verdickt sich ein wenig die meristematische Spitze der Wurzel

durch eine Art Seitenrestitution, indem durch tangentielle Zellteilung neue äussere Schichten an der mit dem polyploidalen Gewebe benachbarten Fläche gebildet werden (Fig. 4a).

Es können auch dort, wo in dem Gewebe, welches seine Streckung eingestellt hat, Spannungen entstehen, welche zur Bildung von rhexigenen Höhlungen führen (Fig. 6), wogegen sich die diploide Flanke noch immer normal verlängert. Es können mehrere Höhlungen im Periblem hintereinander entstehen. Dabei werden nicht nur Zellen von einander gerissen, es können auch Zellen zerrissen werden und ihr Inhalt wird desorganisiert. Auf die diploiden Zellschichten erstreckt sich diese Zerreissung nie.

Bisher habe ich die Bildung von rhexigenen Höhlungen nur in Geweben gefunden, welche aus 8 n oder 16 n Zellen bestanden (Fig. 6). Zunächst sind sie mit dem diploiden Gewebe verwachsen, früh erscheinen in ihnen abnorme Verzerrungen von Zellen (Fig. 5). Die in Fig. 1 dargestellte Wurzel bestand aus 2 n und 8 n Zellen, einige Zellen waren wohl auch 4 n. Die polyploide Flanke der Wurzelspitze in Fig. 2 besass an ihrer Oberfläche eine 2 n Rhizodermis und sonst 4 n Zellen.

Diskussion

Durch verschiedene äussere Faktoren kann man die Kern- und Zellteilung einstellen, es entstehen dann zweikernige und einige einkernige (tetraploide) Zellen. Die Mehrzahl der Zellen bleibt diploid. Die Kerne der zweikernigen Zellen verschmelzen und es kommt auch so zur Entstehung von tetraploiden Zellen. Durch wiederholte Behandlung der Pflanzen mit Chloralhydrat kann es auch zur Bildung von höher polyploiden Zellen kommen (NĚMEC 1962). Die Keimwurzeln bilden Seitenwurzeln und da im Perikambium, aus welchem die Seitenwurzeln entstehen, ebenfalls polyploide Zellen vorhanden sind, die sich an der Anlage der Seitenwurzeln beteiligen, so bekommt man in verschiedenem Grade mixoploide Seitenwurzeln. Sie wachsen gleich kräftig wie rein diploide Wurzeln. Nur in ihrer äusseren Gestalt können gelegentlich die mixoploiden Seitenwurzeln abnorm sein.

Es könnte sein, dass die Polyploidie keine abweichende physiologische Eigenschaften im Vergleiche mit der Diploidie zur Folge hat. Aber schon mehrkernige Zellen können sich von einkernigen physiologisch unterscheiden. Das wird von den Pilzen mit Monokaryophase und Dikaryophase behauptet und bei einigen Phanerogamen unterscheidet sich der Polyplont physiologisch und ökologisch vom Diplonten. Es ist daher nicht ausgeschlossen, dass sich auch in mixoploiden Organen Zellen verschiedener Ploidie von einander physiologisch unterscheiden und dass sie dann auch in ihrem gegenseitigen Verhalten Unterschiede aufweisen könnten.

Soweit in einer diploiden Pflanze vereinzelte polyploide Zellen vorkommen, kann man kaum erwarten, dass sich solche Unterschiede deutlich zeigen werden. Es können ja auch in gesundem Gewebe ohne irgendwelche absichtliche Vorbehandlung polyploide Zellen erscheinen (NĚMEC 1898, 1931). Ob das frühe Absterben der Tapetalzellen mit ihrer Polyploidie zusammenhängt, ist nicht entschieden. Ebenfalls ist es unbekannt, ob die endomitotische Polyploidie der Kerne in Zellen, welche den Tracheen Ursprung geben, mit ihrer Differenzierung zusammenhängt (ROSEN 1894).

Aber wenn die polyploiden Zellen in der Wurzelspitze in grosser Anzahl vorhanden sind und wenn sie noch dazu 8 n oder 16 n Chromosomen enthalten, so kann man Vorgänge feststellen, welche darauf hinweisen, dass die verschieden hoch ploidien Zellen nicht mehr neutral neben einander leben und dass sie sich nicht mehr ganz friedlich vertragen. Wenn sie zu hoch polyploid sind, können sie sogar absterben (NĚMEC 1962), das kann jedoch aus inneren Ursachen geschehen. Wenn sie an der Peripherie liegen, so können sie von der Spitze abgeschlossen und abgetrennt werden, wenn sie tiefer im Organ liegen, so können sie vom diploiden Gewebe durch metakutinierte Membranen abgeschlossen werden. Befinden sie sich in der Mediane des Transversalmeristems, so kann sich dieselbe dichotomisch teilen, etwa wie wenn die Spitze median angeschnitten gewesen wäre (NĚMEC 1965). Polyploide Kerne können schliesslich durch multipolare Mitose ihre Chromosomenzahl reduzieren und es ist nicht ausgeschlossen, dass sie es auch durch andere Methoden bewerkstelligen können. Zur Diploidisierung der mixoploiden Wurzelspitzen kann es auf verschiedene Weise kommen. Mixoploide Wurzelspitzen können auch polyploidisiert werden, wie es hier an einem Beispiel (Fig. 1) dokumentiert wird.

Es kann angenommen werden, dass die polyploiden Zellen stofflich auf die diploiden einwirken und Vorgänge auslösen, die zur Bereinigung der Wurzelspitzen führen. Die Vorgänge können je nach dem Bau der Wurzelspitze verschieden sein, wohl nicht nach einer Auswahl, sondern infolge der Wirkung verschiedener physikalisch chemischer Umstände. Es handelt sich im ganzen um autoregulative Vorgänge. Sie erscheinen zunächst im Transversalmeristem, wo schon eine Veränderung der Tätigkeit von wenigen Zellen bedeutende Folgen in der Entwicklung der Wurzelspitze nach sich bringt. In den Initialen hat die Pflanze die Möglichkeit, den Bau der Wurzel zu verändern. Die Zellen vermögen nicht ihre Lage im Organ zu verändern. Nur durch Teilung, Teilungsrichtung, Wachstum und Differenzierung kann die Pflanze ihren Bau verändern. Der innere Bau der Tiere ist viel plastischer als jener der Pflanze.

Literatur

- NĚMEC, B.: Über abnorme Kernteilungen in der Wurzelspitze von *Allium cepa*. — Sitzb. d. k. böhm. Ges. d. Wiss. Prag 1898.
 NĚMEC, B.: Studien über die Regeneration der Pflanzen. — Berlin 1905.
 NĚMEC, B.: Das Problem der Befruchtungsvorgänge. — Berlin 1910.
 NĚMEC, B.: Über Mixoploidie bei *Allium coeruleum*. — Bull. int. Acad. Sc. Bohême 1—12, 1931.
 NĚMEC, B.: Über mixoploide Wurzelspitzen. — Biol. Plant. 3 : 253—264, 1961.
 NĚMEC, B.: Anlage und Entwicklung mixoploider Seitenwurzeln. — Biol. Plant. 4 : 261—268, 1962.
 NĚMEC, B.: Über die Teilungsfähigkeit polyploider Zellen und die Restitution der mixoploiden Wurzelspitzen. — Biol. Plant. 4 : 161—169, 1962.
 NĚMEC, B.: Die Selbstspaltung der mixoploiden Wurzelspitzen. — Biol. Plant. 5 : 15—18, 1963.
 NĚMEC, B.: Dichotomie der mixoploiden Wurzelspitzen. — Biol. Plant. 7 : 1—6, 1965.
 ROSEN, F.: Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. — III. Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1894.

B. NĚMEC, Československá akademie věd, Praha: Interakce mezi diploidními a polyploidními buňkami. — Biol. Plant. 7 : 246—250, 1965.

V pojednání je diskutována na základě výzkumu chloralyzovaných kořenů bobu (*Vicia faba*) vzájemná interakce mezi diploidními a polyploidními buňkami a tkáněmi a jsou popsány konkrétní příklady. Ve zcela mladých kořenech vyvíjejí se mixoploidní tkáň přátelsky vedle

sebe, normálně se dělí a diferencují. Ale později, zvláště když kořenové vrcholy obsahují vysoce polyploidní tkáň (8 n, 16 n), chovají se tyto tkáně k sobě nepřátelsky. Polyploidní sektory jsou oddělovány a předčasně zastavují své dělení jakož i prodlužovací růst. Dochází k napětí pletiv a v polyploidních sektorech dochází někdy ke vzniku rhexigenních dutin. Tyto pochody, vyjma vznik rhexigenních dutin, jsou již v základním meristému připravovány a dochází k přerušení normální korelace mezi tkáněmi různé ploidy. K homoploidizaci může také přispět redukce počtu chromozómů multipolární mitózou v polyploidních buňkách. Různé vysoce ploidní tkáně mohou od sebe být odděleny metakutinizovanými nebo zrosolovatělými hraničními blanami buněčnými. Běží tu o různé autoregulační pochody, které vedou k diploidizaci, řidčeji k úplné polyploidizaci. Těmito způsoby jsou starší kořeny homoploidizovány.

Б. Немец, Чехословацкая академия наук, Прага: Взаимодействие между диплоидными и полиплоидными клетками. — Biol. Plant. 7 : 246—250, 1965.

На основании исследования хлорализированных корней бобов (*Vicia faba*) анализируются взаимосвязи между диплоидными и полиплоидными клетками и тканями и описываются конкретные примеры. В очень молодых корнях миксоплоидные ткани развиваются дружно вблизи друг друга, нормально делятся и дифференцируют. Однако позже, особенно если корневые окончания ткани высокой полиплоидности (8 n, 16 n), между этими тканями устанавливаются враждебные отношения. Полиплоидные секторы отделяются и преждевременно заканчивают деление и рост в длину. Возникает давление в тканях и в полиплоидных секторах образуются иногда рехигенные полости. Эти процессы, за исключением возникновения рехигенных полостей, готовятся уже в основной меристеме. Прекращаются нормальные корреляции между разноплоидными тканями. Различные высокоплоидные ткани могут быть отделены взаимно метакутинизированными или переходящими в рассол пограничными клеточными стенками. Эти процессы являются авторегулируемыми процессами, ведущими к диплоидности, более редко к полной полиплоидности. Этими способами гомоплоидизируются более старые корни.

B. NĚMEC
INTERAKTION ZWISCHEN DIPLOIDEN U. POLYPLOIDEN ZELLEN

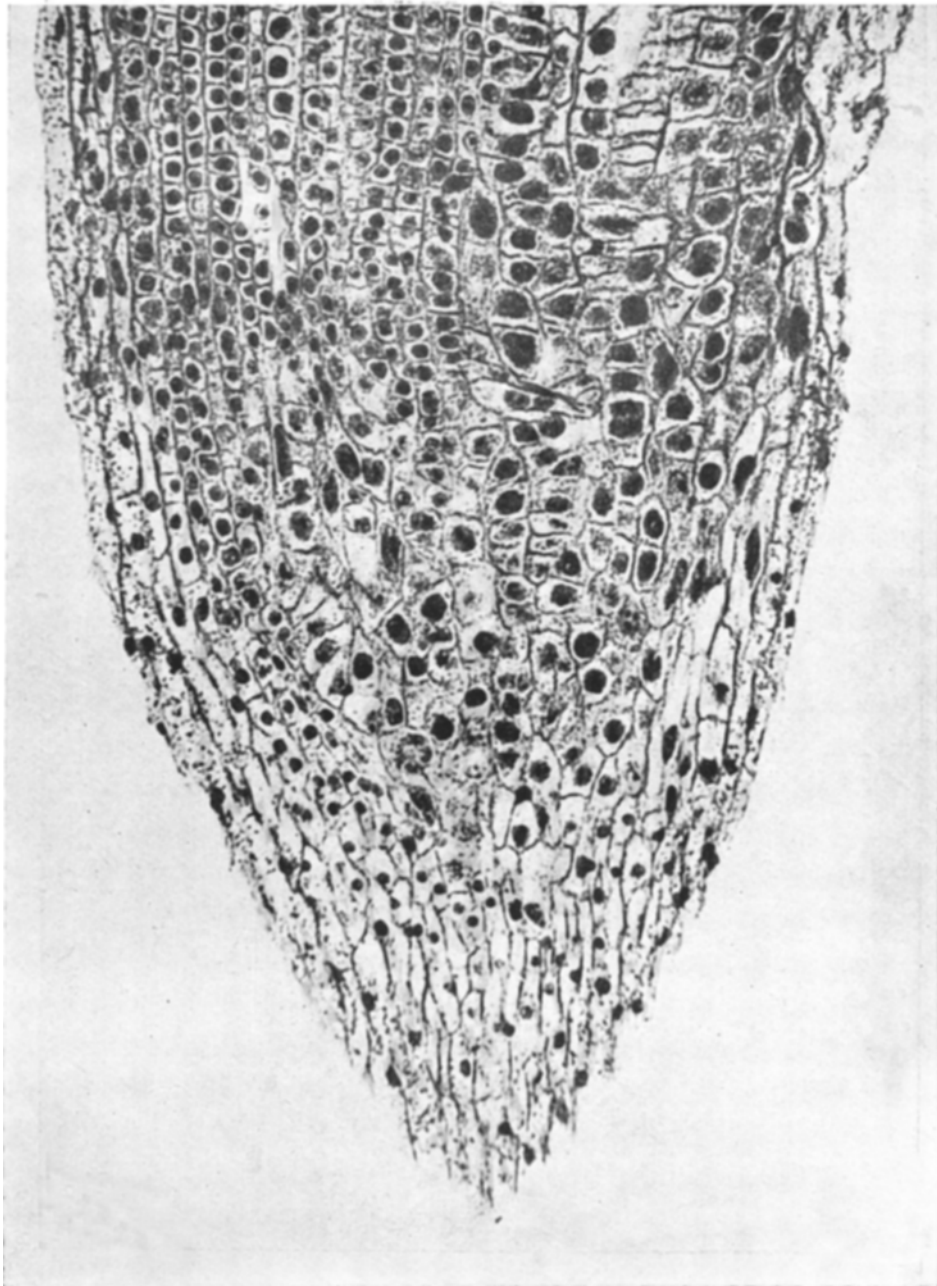


Fig. 1. Längsschnitt durch die Spitze einer mixoploiden Seitenwurzel, die an einer fünfmal chloralysierten Keimwurzel von *Vicia faba* entstanden ist. Die polyploide Initialengruppe hat fast das ganze Transversalmeristem eingenommen. 180 : 1. Foto Dr. A. Lux.

B. NĚMEC
INTERAKTION ZWISCHEN DIPLOIDEN U. POLYPLOIDEN ZELLEN

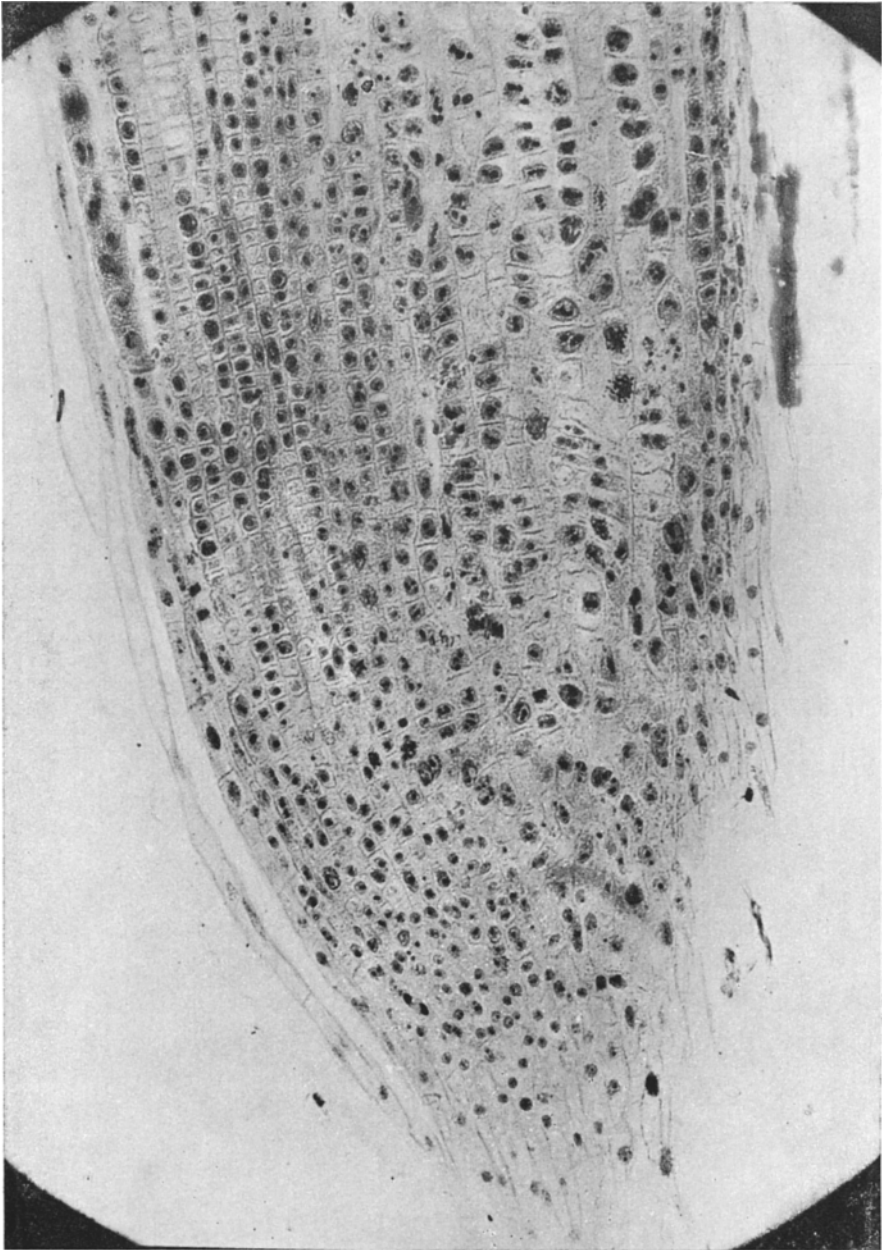


Fig. 2. Längsschnitt durch die Spitze einer mixoploiden Seitenwurzel, welche an einer viermal chloralysierten Keimwurzel von *Vicia faba* entstanden ist. Die polyploide Hälfte der Spitze beginnt langsamer zu wachsen als der diploide Sektor. 120 : 1. Foto Dr. A. Lux.

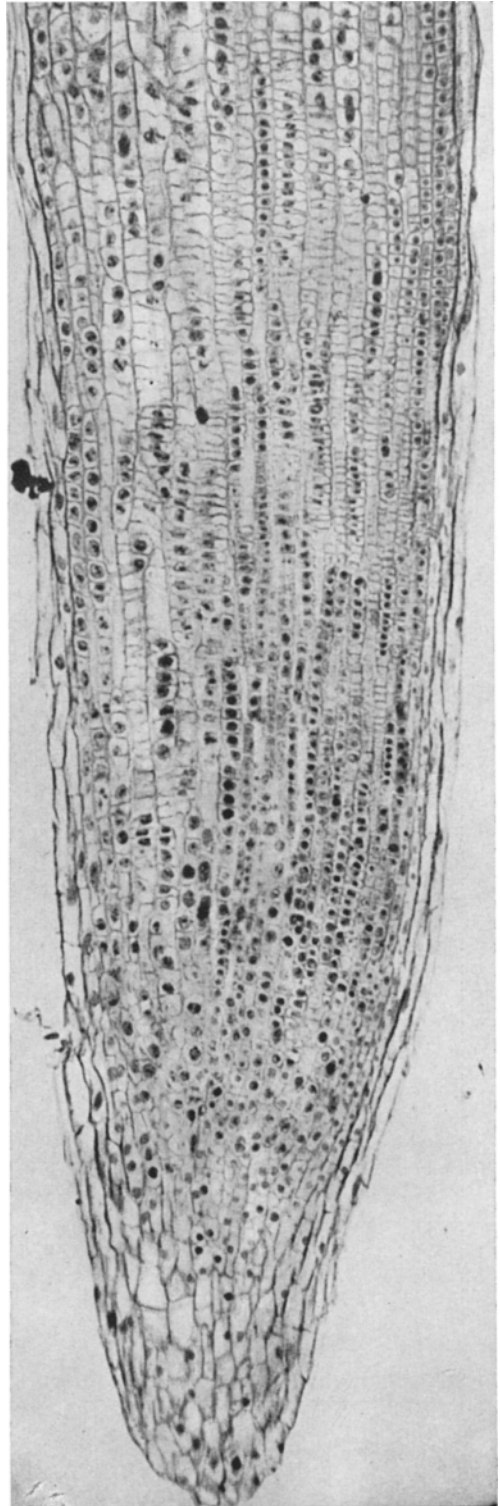


Fig. 3. Längsschnitt durch eine mixoploide Seitenwurzel, entstanden an einer viermal chloralysierten Keimwurzel von *Vicia faba*. Die polyploide Hälfte wächst gleich schnell wie der diploide Sektor. 80:1. Foto Dr. A. Lux.

B. NÉMEC
INTERAKTION ZWISCHEN DIPLOIDEN U. POLYPLOIDEN ZELLEN

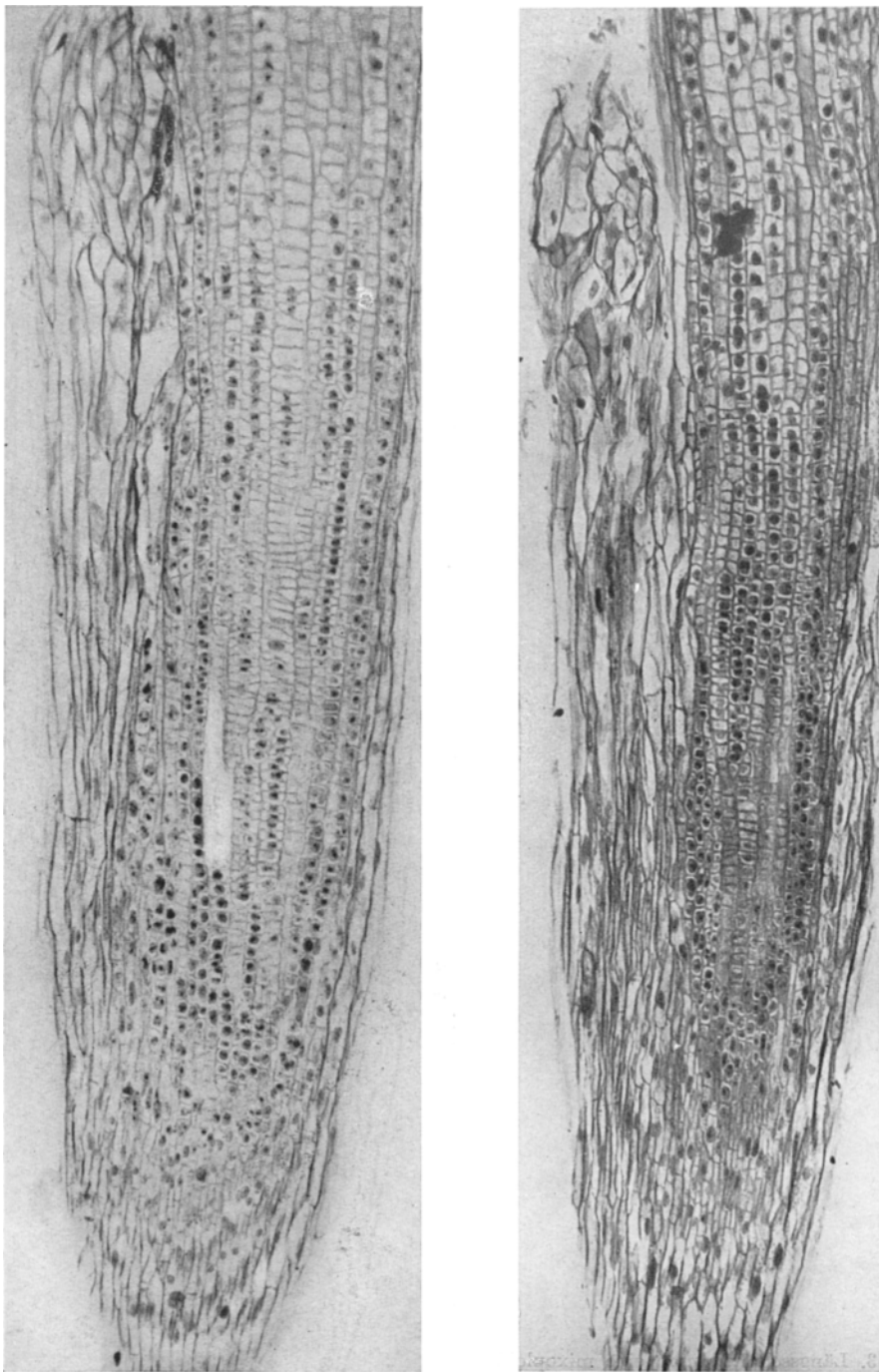


Fig. 4a, 4b. Zwei Längsschnitte durch eine an einer viermal chloralysierten Keimwurzel entstandenen Seitenwurzel von *Vicia faba*. Die diploide Hälfte wächst normal, die andere hat ihr Wachstum eingestellt, die polyploiden Zellen trennen sich von der diploiden Hälfte. Sie sind unregelmässig verzerrt. 80 : 1. Foto Dr. A. Lux.

B. NĚMEC
INTERAKTION ZWISCHEN DIPLOIDEN U. POLYPLOIDEN ZELLEN

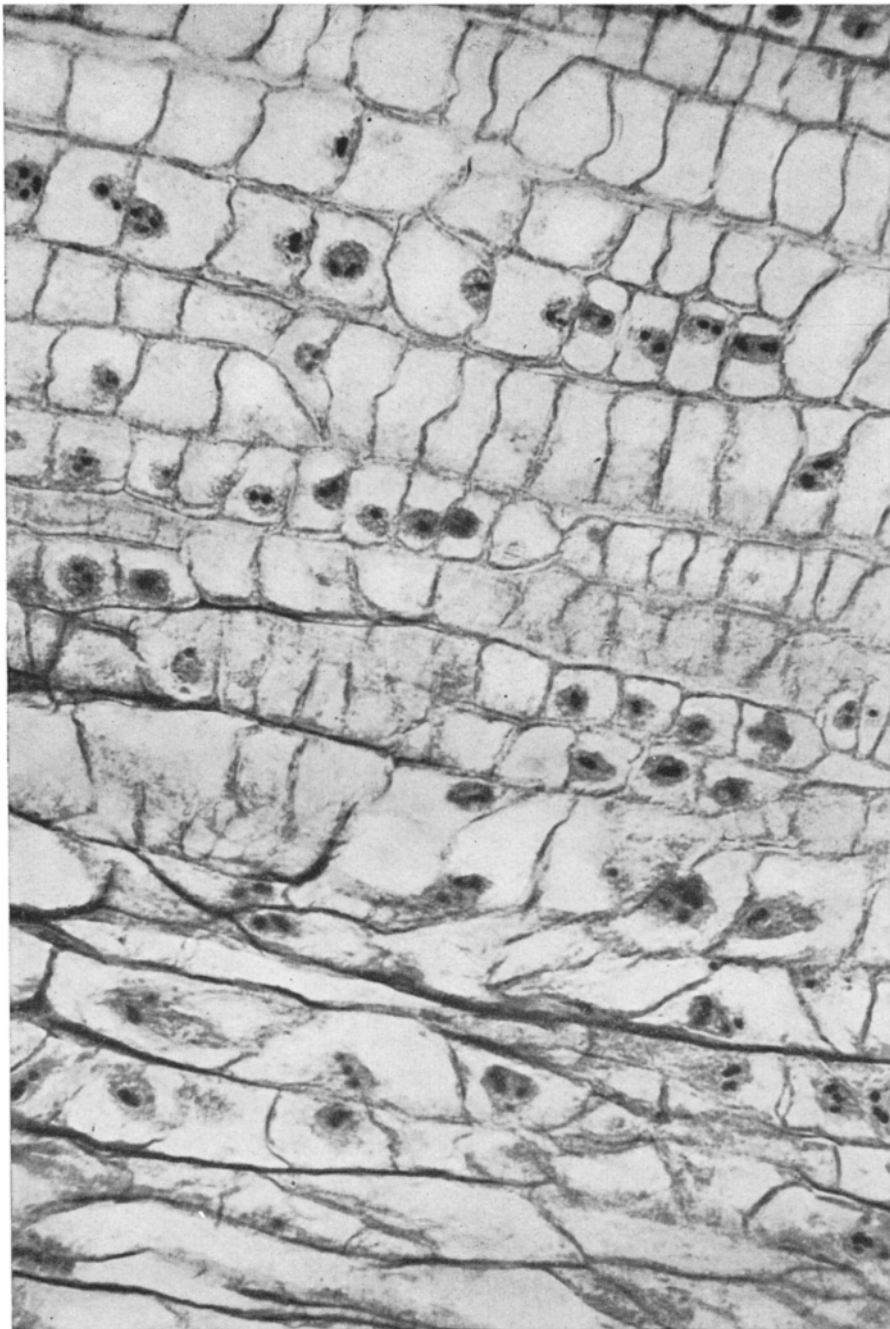


Fig. 5. Aus dem Längsschnitt durch eine mixoploide Seitenwurzel, welche an einer viermal chloralysierten Keimwurzel von *Vicia faba* entstanden ist. Eine Hälfte ist oktaploid und die Zellen unregelmässig verzerrt. 400 : 1. Foto P. Vanner.

B. NĚMEC
INTERAKTION ZWISCHEN DIPLOIDEN U. POLYPLOIDEN ZELLEN

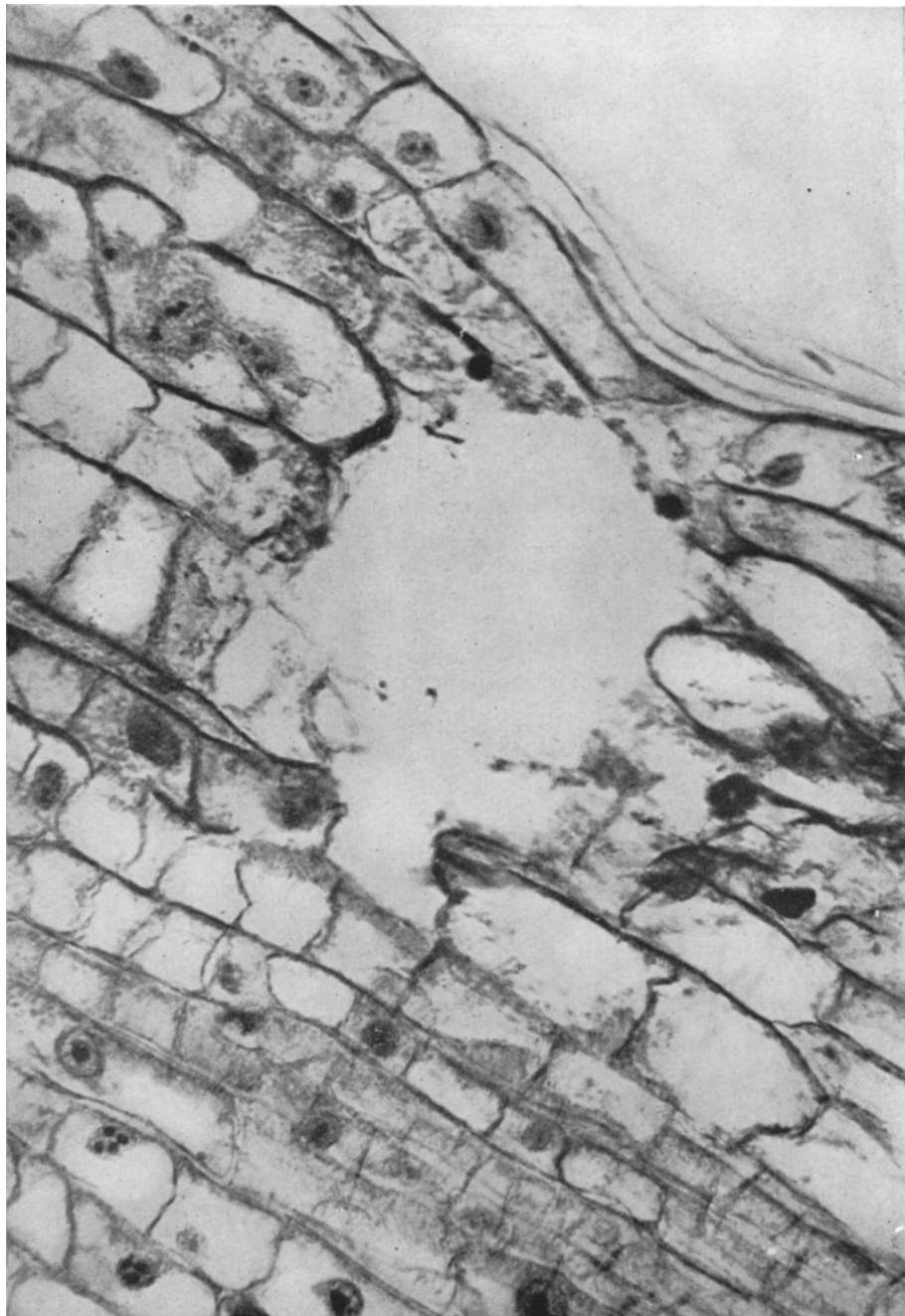


Fig. 6. Wie Fig. 5. In der polyploiden Rinde ist durch die Gewebespannung eine rhexigene Höhlung entstanden. 400 : 1. Foto P. Vanner.