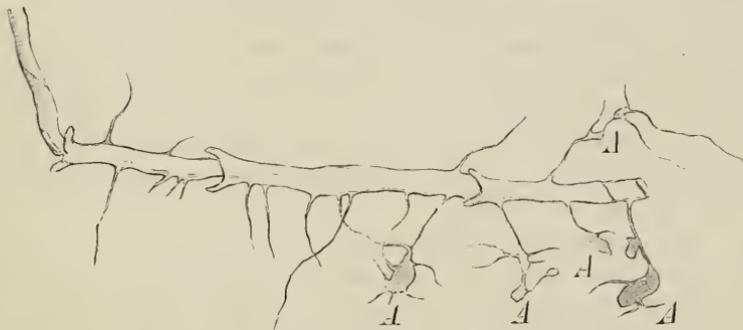


## 2. G. Tischler: Ueber Heterodera-Gallen an den Wurzeln von *Circaea lutetiana* L.

Mit Tafel XXV.

Eingegangen am 3. August 1901.

Als ich im August 1900 eine Untersuchung der Ausläufer von *Circaea lutetiana* L. vornahm, die eine so eigenartige Ausbildung als Speicherorgane besitzen<sup>1)</sup>, fand ich an den Wurzeln derselben eine reiche Menge von knötchenartigen Anschwellungen (s. Textfigur), denen gleichend, welche bei vielen Pflanzen von *Heterodera radiculicola* C. Müller hervorgerufen werden. FRANK<sup>2)</sup> giebt eine Liste der Arten, auf denen dieser Nematode Gallenbildung verursachen kann; wir finden darunter Angehörige der verschiedensten Familien. Für *Circaea*



wie überhaupt für irgend welche Onagrariaceen liegt eine Angabe auch in der späteren Litteratur nicht vor.

Um mich nun zu vergewissern, ob wir es in der That mit den von mir geargwöhnten Würmern zu thun hatten, präparirte ich einmal dieselben aus den frischen Gallen heraus und fand eine völlige Uebereinstimmung mit den von C. MÜLLER<sup>3)</sup>, FRANK<sup>4)</sup> und

1) Ich nenne nur: ASCHERSON und MAGNUS, Bemerkungen über die Gattung *Circaea*, Botan. Zeitung, 1870, Nr. 47—49. — WARMING, Smaa biologiske og morfologiske Bidrag. Botanisk Tidsskrift; bot Foren. i Kjöbenhavn, 3. Reihe, 2. Band, 1872. 2. Slaegten *Circaea*, p 87—93. — NÖLLE, Beiträge zur vergleichend anatomischen Untersuchung der Ausläufer, Freiburg i. Br., 1892. Inaug.-Dissert.

2) FRANK I, Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten.

3) C. MÜLLER, Mittheilungen über die unseren Culturpflanzen schädlichen, das Geschlecht *Heterodera* bildenden Würmer. Landwirthschaftliche Jahrbücher, Bd. XIII, 1884.

4) FRANK II, Ueber das Wurzelälchen und die durch dasselbe verursachten Beschädigungen der Pflanzen. Landwirthschaftliche Jahrbücher, Bd. XIV, 1885.

ATKINSON<sup>1)</sup> gegebenen Bildern und Beschreibungen. Dann aber machte ich entsprechende Impfversuche an zwei Pflanzen, die als besonders günstige Nährpflanzen für *Heterodera radicolica* angegeben werden: an *Coleus Verschaffeltii* Lem. und *Plantago major* L. Ich untersuchte, ob diese Pflanzen bei Ansetzen der Culturen etwa Gallen hätten, und that, als dieses nicht der Fall war, dieselben (Anfang Mai 1901) in einen Topf mit Erde, die von dem *Circaea*-Standorte genommen war. Anfang Juli dieses Jahres fand ich *Coleus* recht dick, *Plantago* etwas weniger mit Gallen besetzt vor.

Die Nematoden, die ich durch Zerzupfen aus diesen Gallen erhielt, glichen vollkommen denen aus den Gallen von *Circaea*.

Merkwürdigerweise wurde *Circaea intermedia* Ehrh., die dicht neben der *Circaea lutetiana*, am Rande sogar zwischen letzterer, wuchs, nie von *Heterodera* befallen; es beweist dies, ein wie feines Wahlvermögen unsere Nematoden besitzen. Pflanzte ich *Circaea intermedia* dagegen allein in nematodenhaltige Erde, so wurden häufig, aber nie so zahlreiche Gallen erzielt als bei *Circaea lutetiana*. — Dass auch bei *Circaea lutetiana* das Vorkommen jedenfalls streng local war, lehrte mich ausser dem Umstande, dass noch nirgendwo eine Angabe darüber veröffentlicht war, trotzdem doch schon so viel über *Circaea*-Ausläufer gearbeitet worden, vor allem die Thatsache, dass bei keinem der zahlreich untersuchten Exemplare unserer Pflanze aus dem Heidelberger Stadtwalde, wo dieselbe in grosser Menge vorkommt, irgend welche Gallen zu finden waren.

Mir schienen diese Gallen von *Heterodera* insofern von Interesse zu sein, als vor Kurzem von M. MOLLIARD<sup>2)</sup> eine Arbeit publicirt wurde, in der eigenartige Amitosenbildung in den zahlreichen durch *Heterodera* verursachten „Riesenzellen“ bei *Cucumis*, *Coleus* etc. beschrieben wurde. TREUB<sup>3)</sup> hatte für *Heterodera javanica*, die Gallen an Zuckerrohr-Wurzeln hervorruft, ähnliche Angaben gemacht. Es fragte sich für mich, ob diese Deutung richtig ist, oder vielmehr auch hier die Ansicht von W. MAGNUS<sup>4)</sup>, der betont, dass nirgends bei irgend welchen Gallen, soweit er sie untersuchte, Abnormitäten in der Kerntheilung zu finden waren.

1) ATKINSON. Nematode Root-Galls. Journal of the ELISHA MITCHELL Scientific Society VI, 1889. Ich mache noch besonders auf diese Arbeit aufmerksam, die weniger bekannt zu sein scheint als die vorigen, aber neben einer eingehenden Beschreibung eine Reihe gut ausgeführter Abbildungen giebt.

2) M. MOLLIARD, Sur quelques caractères histologiques des cécidies produites par l'*Heterodera radicolica* Greef. Revue générale de Botanique, T. XII, 1900, p. 157—165.

3) TREUB, Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, Vol. I, 1886.

4) W. MAGNUS, Studien an der endotrophen Mycorrhiza von *Neottia Nidus avis* L. PRINGSHEIM's Jahrb., Bd. XXXV, Heft 2, 1900. Separat-Abdruck.

Sodann war zu constatiren, in wie weit die Structur des ruhenden Kernes dieser „Riesenzellen“ von der normalen abwich. Es liessen sich vielleicht irgend welche Analogien mit den von MAGNUS beschriebenen Kernstructuren in den von Mykorrhiza-Pilzen befallenen Wurzelzellen von *Neottia Nidus avis* Rich. auffinden.

Weiterhin veranlasste mich eine Bemerkung von VUILLEMIN und LEGRAIN<sup>1)</sup>, nach der in den Riesenzellen, die bei einigen Gemüsepflanzen durch eben unsere *Heterodera* hervorgerufen werden, eine besonders starke Verdickung der Membran eintreten sollte, auch hier eine genauere Untersuchung vorzunehmen.

Bevor wir uns nun aber auf die botanischen Details einlassen wollen, mag kurz wiederholt werden, wie der Parasit in die Wurzeln einwandert und sich dort weiter entwickelt. Die Einwanderung der noch nicht geschlechtsreifen Thiere erfolgt im Frühjahr, Ende April bis Mitte Mai, vereinzelt auch noch später, in der Nähe der Wurzelspitze und zwar in erster Linie im Plerom. Dieses<sup>2)</sup> „wird nun zunächst und zwar in der Strecke, auf welcher es die Parasiten birgt, zu einer erhöhten Zellbildung veranlasst, in Folge deren hier seine cylindrische Form in eine schwach ellipsoidische übergeht, und dies bewirkt die erste schwache Anschwellung der Wurzel. Sehr bald theiligt sich aber auch das Periblem an der gesteigerten Zellbildung, so dass nun auch die Wurzelrinde dicker als im normalen Zustande wird; beide Gewebe bestehen jetzt in querer Richtung aus mehr Zellen als in den vor- und rückwärts der Galle liegenden, nicht angeschwollenen Wurzelpartien.“ In dieser Phase der Zellbildung beginnen nun auch die eigenthümlichen, schon mehrfach erwähnten Riesenzellen sich zu bilden. FRANK wie ATKINSON erwähnen sie nicht. Ich glaube mit MOLLIARD, dass dieselben für Theile des Parasiten gehalten wurden. Doch färben sich ihre Wände, meist allerdings erst nach kurzer Einwirkung von JAVELLE'scher Lauge, mit Chlorzinkjod violett, was, so weit wir wissen, für Gewebe eines Wurmes nicht zutreffen kann. M. MOLLIARD wandte wässrige Anilinblau-Lösungen an, die den Parasiten allein färbt. — Derartige Zweifel können überhaupt bloss im Anfange der Untersuchungen auftreten; man lernt bald pflanzliche und thierische Zellen hier so scharf unterscheiden, dass ein Irrthum ausgeschlossen ist. Mit dem FLEMMING'schen Dreifarbenmische tritt ausserdem stets eine Differenzirung der Art ein, dass die Würmer im Anfange mehr Safranin, im alten Stadium mehr Orange gelb speichern als die pflanzlichen Zellen.

Folgen wir weiter den Ausführungen MÜLLER's, FRANK's und

1) VUILLEMIN et LEGRAIN, Symbiose de l'*Heterodera radicolica* avec les plantes cultivées au Sahara. Comptes rendus des séances de l'Acad. des sciences de Paris, Bd. 118, 1894.

2) FRANK II l. c. p. 153.

ATKINSON's, so finden wir bald die männlichen und weiblichen Thiere von einander verschieden, da letztere mit ihrem Hinterleibe blasenförmig angeschwollen. In dieser „Blase“ entwickeln sich nun die Eier und auch die ganzen Würmchen. Die Gallen beginnen bei Eintritt des Winters abzusterben, die jungen Aelchen wandern in's Freie, um im nächsten Frühlinge neue Nährpflanzen zu befallen.

Gehen wir nun zu den genaueren cytologischen Untersuchungen über.

Einige der Zellen des Pleroms beginnen bald nach dem Einwandern der Parasiten grösser zu werden, als dies normaler Weise der Fall ist; in der Nähe des Periblems besitzen sie meist nur einen Kern, während weiter nach innen zu rasch Mehrkernigkeit eintritt. Fig. 1 zeigt uns ein Stadium, auf dem diese verschieden grossen „Riesenzellen“ deutlich zu sehen sind. Bei *A* liegen die noch einkernig gebliebenen, bei *B* die mehrkernigen Zellen. *H* bedeutet den eindringenden Wurm. Für die zu beschreibenden Kernstructuren ist dies das interessanteste Stadium. MOLLIARD erwähnt nur ganz allgemein: „La chromatine, au lieu d'être régulièrement distribuée, se condense souvent en certaines régions.“ Auch die Abbildungen ergeben nichts Näheres. Chromatin- und Nucleolen-Anordnung verdient aber eine ausführliche Betrachtung. Ich will zunächst, um eine bei diesen kleinen Unterschieden nur zu leicht mögliche Verwirrung zu vermeiden, die mir bekannten leicht zu verwechselnden Structuren zusammenstellen. Es kämen in Betracht:

1. Das sogenannte „Ballungs-Stadium“ von W. MAGNUS. ROSENBERG<sup>1)</sup> und MAGNUS<sup>2)</sup> haben für die gefütterten Drüsenzellen in den Tentakeln von *Drosera* und die von Mykorrhizen befallenen Wurzelzellen von *Neottia* gefunden, dass eigenthümliche, „chromosomenähnliche“, ziemlich gleichmässige Kügelchen, die nur selten feine Ausläufer zeigen, sich ausbilden. Der Nucleolus ist dabei von diesen deutlich zu unterscheiden<sup>3)</sup>.

2. ISHIKAWA<sup>4)</sup> beschrieb für die Kerne der Pollenmutterzellen von *Allium*, ich selbst<sup>5)</sup> für die des Embryosackwandbelegs von *Cory-*

1) O. ROSENBERG, Physiologisch-cytologische Untersuchungen über *Drosera rotundifolia*. Upsala 1899.

2) W. MAGNUS, l. c. S. 36 ff.

3) Dieselbe Structur kommt nach ROSENBERG auch den Kernen der Tapetenzellen von *Arum maculatum* auf einem gewissen Stadium zu. Vergl. ROSENBERG l. c. S. 112, die hier noch sonst aufgeführte Litteratur.

4) ISHIKAWA, Studies of reproductive elements III. Die Entwicklung der Pollenkörner von *Allium fistulosum* L. Journal of the College of Science Imperial University Tokyo, Japan. Vol. X, pt. II, 1897.

5) TISCHLER, Untersuchungen über die Entwicklung des Endosperms und der Samenschale von *Corydalis cava*. Verhandl. des nat.-hist.-med. Vereins zu Heidelberg. N. F., Bd. 6, 1900.

*dalis* eine von der vorigen ein wenig verschiedene Structur. Die Chromatinklümpchen sind hier nicht so regelmässig und zeigen ganz allgemein feine amöboide Ausläufer. Vor Allem sind sie beträchtlich grösser als die vorigen und oft vom Nucleolus schwer zu unterscheiden. Dieser ist bei dem gewöhnlichen Färbeverfahren nach FLEMMING nur daran kenntlich, dass diese amöboiden Ausläufer ihm fehlen.

3. Die Structur der „Pseudonucleolen“: PETERS<sup>1)</sup> in seiner Dissertation, weiterhin namentlich ROSEN<sup>2)</sup> und ZACHARIAS<sup>3)</sup> beobachteten eigenartige Chromatinkügelchen vom Habitus der Nucleolen, durch ihre Cyanophilie, vor allem aber durch den Mangel eines „Hofes“ von den echten Nucleolen unterschieden<sup>4)</sup>.

4. Eine grosskörnig-flockige Structur des Chromatins; ein fädiges Netzwerk tritt so gut wie gar nicht hervor. Die Chromatinkugeln sind von den grossen Nucleolen deutlich unterschieden. So bei MAGNUS in einem gewissen Stadium in den *Neottia*-Zellen.

5. Chromatolytische Absterbeerscheinungen, grosse unregelmässige Massen von Chromatin ballen sich namentlich um den Nucleolus oder die Nucleolen herum. Ausserhalb dieser Ballen liegt nur wenig regulär angeordnetes Chromatin. Gewisse Formen können ähnlich wie 2. aussehen, doch fehlen bei 5. immer die feinen, die gesammten Chromatinmassen verbindenden Ausläufer. Diese Erscheinungen sind häufig beschrieben, u. a. von BUSCALIONI<sup>5)</sup>, MAGNUS<sup>6)</sup> und mir selbst<sup>7)</sup>.

6. Die Fälle, in denen wirkliche Nucleolen in grosser Zahl auftreten und das Chromatin recht schwach entwickelt ist. Diese kommen vor:

- a) bei Kernverschmelzungen, wie z. B. bei dem von mir beschriebenen Falle von *Corydalis cava*,
- b) auch sonst in unverschmolzenen, sich stark vergrössernden Kernen.

1) PETERS, Untersuchungen über den Zellkern in den Samen während ihrer Entwicklung. Ruhe und Keimung. Rostock 1891.

2) ROSEN, Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen. COHN's Beitr. zur Biologie der Pflanzen V, 3, 1892.

3) ZACHARIAS, Ueber das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen. Flora, Bd. 81. Ergänzungsband 1895.

4) Nach letzterem Kriterium unterscheidet ROSEN vor allem S. 445 „... sollen die runden, von einem Hof umgebenen Kernkörperchen vorläufig als „Eunucleolen“, die übrigen als „Pseudonucleolen“ bezeichnet werden.“

5) BUSCALIONI, Osservazioni e ricerche sulla cellula vegetale. Annuario del r. Istituto botanico di Roma, Vol. III, 1898.

6) l. c. S. 47.

7) l. c. S. 386.

In unseren Nematodengallen können wir bei der so lebhaft vor sich gehenden Zellvermehrung häufig Mitosen auffinden. Die Kleinheit der Kerne mögen die Fig. 2—4 veranschaulichen. So weit ich sah, waren die Mitosen ganz regulär. Recht häufig bemerkte ich aber bei den ruhenden Kernen Stadien, die denen von Fig. 4 entsprechen, meist in der Nähe von Theilungsfiguren. Das gesammte Chromatin ist hier in fast runde, ziemlich grosse Körner angeordnet, die der gleichen Structur in den besonders gereizten Kernen von *Drosera* und *Neottia* ähnlich sehen. Dieses Stadium ist möglicher Weise als eine Vorbereitung zur Theilung aufzufassen, bei dem der durch den Parasiten ausgeübte Reiz eine anormale Ausbildung der Theilung hervorrief. Die Nucleolen sind zu dieser Zeit ziemlich klein; dasselbe beschreibt ROSENBERG. Es scheint somit eine gewisse Correlation stattzufinden.

Als pseudonucleolär können wir diese Erscheinung nicht deuten, da das gesammte Chromatin in diese Körner angeordnet ist; eine ausserhalb derselben befindliche netzförmige Chromatinstructur, wie sie bei den unter 3. beschriebenen Pseudonucleolen stets ausgebildet ist, fehlt.

Dieses selbe Stadium traf ich auch öfter in jungen Riesenzellen. Fig. 5 zeigt uns zwei neben einander liegende solche Kerne. Dieselben unterscheiden sich in ihrer Grösse nicht sehr von denen der umliegenden Zellen, beide sind etwa  $5:3 \mu$  gross, Doch finden wir jetzt auch schon sehr wechselnde Kerngrössen.

In dem Jugendstadium der Riesenzellen vermochte ich auch ganz allein Mitosen zu finden, doch auch hier nur sehr selten. In unserer Fig. 6 erblicken wir ein Beispiel hierfür: den Chromosomenzerfall zweier neben einander liegenden Kerne. Die Grösse und Anzahl der Chromosomen weicht bereits stark von denen der früher besprochenen Theilungen ab. Das Plasma ist anfangs bei Auswachsen der Riesenzellen sehr spärlich und stark vacuolig, wird dann aber immer dichter und feinkörniger.

Für die Anfänge der Riesenzellen gilt also, wie für alle übrigen normalen Zellen, die Vermehrung der Kerne durch Mitose. Diese wird durch den Parasiten aber bereits in einem sehr frühen Stadium gestört. Die öfters vorhandenen „Ballungs-Stadien“ sind möglicher Weise als Beispiele für solche Störung anzusehen.

Von nun an hört die Mitose überhaupt für die Riesenzellen auf. Der Einfluss des Parasiten lässt es auch nicht mehr zu deren vorbereitenden Stadien kommen; so finden wir in ein Wenig älteren Zellen auch nicht mehr die unter 1. beschriebene Chromatinstructur.

Die weitere Kerntheilung erfolgt nun, wie ich mich trotz meiner

anfänglichen Bedenken überzeugen musste, durch typische Amitose<sup>1)</sup>. Wir haben hier in der That einen Fall vor uns, bei dem durch Amitose entstehende Kerne auch weiterhin noch für eine gewisse Dauer lebenskräftig sein können. Da es mir scheint, als wenn unter dem Worte Amitose zwei von einander zu trennende Erscheinungen zusammengefasst werden, möchte ich hier unterscheiden:

1. Zwischen amitotischen Theilungen, die nicht gleich zum Tode der entstehenden Theile des Kerns führen, sondern dieselben noch für eine Menge weiterer Theilungen befähigt erhalten (= Amitosen schlechtweg), und
2. Zum sofortigen Tode führenden amitotischen Fragmentationen, verbunden mit Structurzerstörung der Kerne und der daraus entstehenden weiteren Theilungsunfähigkeit (= Fragmentationen schlechtweg).

Meist werden die Ausdrücke Amitose und Fragmentation pro miscue gebraucht, doch scheint mir eine Trennung erwünscht.

Die Amitosen im obigen Sinne möchte ich weiter eintheilen in

- a) solche, bei denen nur Zweitheilung, und
- b) solche, bei denen Mehrtheilung durch „Knospung“ oder „Sprossung“ beobachtet wird<sup>2)</sup>.

Zwischen diese Amitosen und die Mitosen dürften sich die „Pseudoamitosen“ HÄCKER'S<sup>3)</sup> stellen. Diese beruhen bekanntlich darin, dass durch irgend einen ungünstigen Factor die begonnenen Mitosen nicht zu Ende geführt werden und so amitotisch enden. Wenn nun dieser ungünstige Factor auch weiterhin für die nächsten Theilungen noch fortwirkt, und in Folge dessen auch die Vorbereitungen zur Theilung in den Kernen sich in keiner Weise mitotisch abspielen, so dürften wir zu unseren Amitosen kommen. Es scheint mir nicht angängig, auch letztere Theilungen noch als „pseudoamitotisch“ etwa zu bezeichnen, weil diese von den Vater- oder Grossvaterkernen noch typisch ausgeführt sind. Als solche „Ami-

---

1) Ich halte den Einwand, der möglicher Weise erhoben werden könnte, dass wohl Mitosen vorkämen, nur nicht in meinen Präparaten zu finden waren, aus dem Grunde für recht wenig begründet, dass ich einmal an möglichst verschiedenen Tageszeiten (gewöhnlich zwischen 10 bis 11 $\frac{1}{2}$  Uhr Vormittags und 5 bis 6 Uhr Abends) fixirte, dann aber bei einer ganzen Menge von mitotischen Theilungen in den umliegenden Zellen niemals irgend welche in unseren Riesenzellen antraf. Sehr häufig waren dagegen die amitotischen Erscheinungen zu finden.

2) So bei MOLLARD, *Hypertrophie pathologique des cellules végétales* (Rev. gén. de Botanique IX, 1897): In Riesenzellen, hervorgerufen durch *Cecidophyes Schlechtendali* Nal. auf *Geranium dissectum* L.

3) HÄCKER, Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. *Anatom. Anzeiger* XVII, Bd. 1900.

rosen“ können wir auch dann die von GERASSIMOFF<sup>1)</sup> bei *Sprogyra* in Folge von Temperaturschwankungen gefundenen und von NATHANSON<sup>2)</sup> bei derselben Gattung unter dem Einfluss der Aethereinwirkung erzeugten Theilungen betrachten.

Hier bei unseren Gallen ist nun der Parasit der Factor, der es nicht zur Mitose kommen lässt. Die ersten Theilungen können noch unter Umständen „pseudoamitotisch“ ausgeführt sein, ebenso ist es nicht unmöglich, dass meine in Fig. 4 und 5 abgebildeten Structuren hiermit zusammenhängen; die folgenden werden nun rein amitotisch<sup>3)</sup>!

In den Kernen, die nun auf solche Art entstehen (dieselben sind nach einigen durchschnittlichen Messungen etwa  $6.5:6\mu$ ,  $10:4\mu$  etc. gross), sehe ich häufig die unter 2. oben angeführte Chromatinstructur. Fig. 7 giebt uns ein Beispiel dafür. Das gesammte Chromatin bildet zum Theil regelmässige, zum Theil ein Wenig unregelmässige Massen, die oft nur schwer von Nucleolen zu unterscheiden sind. Letzteren fehlen aber die feinen Ausläufer, die die Chromatinmassen unter einander verbinden. Diese selbe Erscheinung ist, wie wir oben sahen, ausserdem in Kernen gefunden, die sich rasch zu theilen haben — denen der Pollenmutterzellen und des Embryosackwandbeleges. Ich glaube, wir dürfen vielleicht diese Structur als ein Zwischenglied zwischen der ganz normalen „netzförmigen“ und der des „Ballungs-Stadiums“ auffassen, somit als eine nicht ganz so wie die letztere gegangene „Störung“.

In noch älteren Zellen fand ich auch diese Kernstructur nicht mehr vor. Meine Präparate zeigten überall das Chromatin fein netzförmig angeordnet. Die Kerne wachsen nun sehr energisch, ihre Grösse schwankt daher sehr; einige von mittlerer Grösse sind  $16:12$ ,  $15:8\mu$  gross. Noch rascher aber wachsen für die erste Zeit die Nucleolen, so dass oft das gesammte Kerninnere mit Ausnahme eines ziemlich schmalen Saumes von einem Nucleolus eingenommen ist. Darauf werden sie, die anfangs meist nur zu einem oder zweien vorhanden waren, recht zahlreich, wie Fig. 9 und 10 zeigen. Zuweilen sah ich Durchschnürungs-Stadien des Nucleolus, aber da diese relativ selten sind, glaube ich vielmehr, dass die einzelnen gewöhnlich unabhängig von einander entstehen. Sie werden von den Kernen oft in grosser Anzahl für die nun folgenden „Amitosen durch Knospung“

1) GERASSIMOFF, Ueber die kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten. Bull. de la Soc. Imp. de Nat. de Moscou 1892. Citirt nach ZIMMERMANN, Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Jena 1896, S. 76.

2) NATHANSON, Physiologische Untersuchungen über amitotische Kerntheilung. PRINGSH. Jahrb. 1900.

3) Ausser derartigen „äusseren“ Reizen können auch „innere“, von den Nachbarzellen ausgehende, Amitosenbildung hervorrufen; so dürften vielleicht die Amitosen in den Tapetenzellen von *Drosera* (Rosenberg) aufzufassen sein.

gebraucht. Diese Formen sind ungleich häufiger als die durch Zweitheilung entstandenen, wie sie etwa Fig. 8 uns darstellt. Besonders Fig. 10 giebt uns ein schönes Beispiel für einen dieser gelappten Kerne, die gleich auf einmal eine ganze Anzahl Kerne neu entstehen lassen<sup>1)</sup>. Figuren wie Fig. 9 erweckten zeitweise in mir die Vorstellung, als ob wir es hier mit „Kernverschmelzungen“ zu thun hätten: da aber alle Uebergänge zu Fig. 10 vorhanden sind, und vor allem später mehr und nicht weniger Kerne in der Zelle liegen, verwarf ich wieder diesen Gedanken.

Diese „Amitosen durch Knospung“ zeigen mir noch etwas anderes Interessantes. Neben den typischen Nucleolen finde ich stets noch ganz kleine, sich wie Nucleolen färbende Körnchen. Da sie immer gleich den anderen Nucleolen von einem „Hof“ umgeben sind, ist es mir unwahrscheinlich, dass wir es hier mit Pseudonucleolen, also Chromatinkörpern zu thun haben. Vielleicht sind sie als in Entstehung begriffene Nucleolen aufzufassen. MOLLIARD beschreibt und bildet ab aus den *Geranium*-Gallen ganz ähnliche Gebilde, fasst sie aber als „pseudonucleoles ou nucleoles accessoires de PETERS et de ROSEN“ auf. — In rascher Folge werden nun eine grosse Menge Kerne in den Riesenzellen erzeugt, alle runden sich dann wieder ab, haben einen deutlichen Nucleolus und netzförmige Chromatinanordnung. Ein Absterben dieser Kerne lässt sich vorläufig noch nirgends constatiren. Fig. 11 giebt uns eine Vorstellung davon, wie dicht die Kerne in den „Riesenzellen“ neben einander liegen. Die Grösse der Kerne ist etwa ungefähr dieselbe wie die der meisten vergrösserten Kerne in der Jugend der Riesenzellen, durchschnittlich 8 : 5, 7 : 4  $\mu$  gross.

Schon zu Ende Juli oder Anfang August sind die Würmer sehr gross geworden, während die Riesenzellen mehr und mehr verschwinden. Während die Zellen nun thatsächlich von den Nematoden angegriffen werden, beginnen die Kerne Chromatolyse, also die oben unter 5. bezeichnete Structur zu zeigen. Als Beginn der-

1) Derartige „gelappte“ Kerne in voraussichtlich gleichem Stadium sind nur noch von MOLLIARD bei den oben erwähnten Gallen auf *Geranium* gefunden: im Uebrigen liegen nur relativ wenige Berichte vor, die erkennen lassen, dass es vorbereitende Stadien zu einer Amitose sind. ZIMMERMANN (l. c. S. 13) giebt als Beispiele an einmal die sehr gelappten Kerne in den lang gestreckten Epidermiszellen von *Allium Porrum*, dann besonders solche im Mesophyll älterer Blätter von *Sempervivum tectorum*. Bei *Chara* sind derartige Fälle ja schon lange bekannt. Von unseren in Gallen beobachteten unterscheiden sich aber alle diese sonst angeführten Kerne darin, dass sie als beginnende Todeserscheinungen aufzufassen sind, während bei ersteren noch lebhaft Kernvermehrung statthat. — W. MAGNUS beschreibt in seinen von Mykorrhiza befallenen Zellen ähnliche Bilder. Er fügt aber hinzu, dass es nur in den seltensten Fällen zu einer Fragmentation komme. Für unser Object bin ich nicht gleicher Ansicht.

selben zeigten sich mir oft gewisse, „pseudonucleolen-ähnliche“ Gebilde, ähnlich den eben beschriebenen kleinen Nucleolen, nur fehlt hier ein „Hof“. Sie sind wohl auch nicht mit den unter 3. beschriebenen zu identifizieren. Gleichzeitig werden die Contouren unregelmässig. In Fig. 14 liegen vier Kerne neben einander, von denen zwei erst den Beginn des Chromatinzerfalls in Form einer unregelmässigen Körnelung zeigen, der dritte ziemlich seine Structur verloren hat — nur die Nucleolen heben sich noch als dunklere Körper ab — endlich der vierte gänzlich deformirt ist.

Gewisse Bilder, wie Fig. 12. zeigen mir noch in den älteren Zellen, bevor eine Desorganisation des Kernes eintritt, eine ungemein schwache Ausbildung des Chromatins. Ich bin mir nicht ganz klar, wie ich dieselben deuten soll.

Auf dem letzten Stadium der Kernveränderungen begegnen wir nun sehr häufig den „Fragmentationen“. Fig. 13 bietet uns ein Uebersichtsbild über die Riesenzellen auf diesem Stadium. Alte Kerne haben unregelmässige Contouren angenommen, in den untersten sehen wir eine Fragmentation. Eine Kernstructur ist nicht mehr zu erkennen. Die Kerne zerbrechen in Stücke und gehen mit den Zellen zu Grunde.

Erwähnt mag schliesslich noch werden, dass ich auch Gallen untersuchte, die von in ein Treibhaus gestellten Exemplaren von *Circaea* stammten; die Untersuchung wurde Mitte Januar vorgenommen. Die weiblichen Würmer sind unförmig dick angeschwollen, die vielfach geschlängelten Eileiter treten mit den Eiern deutlich hervor. Die Würmer übertreffen den Rest der Riesenzellen um mehr als das Vierfache an Grösse.

Fassen wir nun unsere Ergebnisse zusammen:

Bei den Veränderungen in der Chromatinstructur herrscht eine unverkennbare Aehnlichkeit mit der in den von Mykorrhiza befallenen *Neottia*-Zellen vor. Nach Bildern, aus denen wir auf eine energische Lebenserscheinung des Kernes uns zu schliessen berechtigt glauben — es entstehen Gebilde, die an Chromosomen erinnern — folgen solche, die nach einer Zeit der „Ruhe“ einen chromotolytischen Zerfall erkennen lassen. Es wird die Aufgabe weiterer Untersuchungen sein, zu sehen, ob ganz allgemein bei Zellen, die durch Parasitismus oder Symbiose „gereizt“ sind, ähnliche Umlagerungen im Chromatin und der Nucleolarsubstanz sich einstellen<sup>1)</sup>.

1) Anhangsweise möchte ich noch erwähnen, dass sich die Riesenzellen in den Gallen, die ich durch Infection auf *Coleus* und *Plantago* hervorgerufen, vollkommen ähnlich auch in cytologischer Hinsicht denen von *Circaea* gegenüber zu verhalten

Es blieb nur mehr übrig, zu untersuchen, wie die Zellwände unserer Riesenzellen sich entwickelten. In noch jungen Zellen zeigte sich die Wand stets sehr dünn, nicht von den parenchymatischen Zellen des Grundgewebes in ihrer Dicke abweichend, in den älteren Stadien dagegen um ein Vielfaches an Dicke gewachsen. Sehr häufig kann man in Speicherzellen bei anderen Pflanzen schöne Beispiele für ein Wachsthum der Wand durch Apposition derart finden, dass einzelne Cellulosekörner durch Abspaltung aus Plasma-Granulis entstehen und sie in Reihen an die Wand ansetzen<sup>1)</sup>. Mir war es sehr wahrscheinlich, dass ich auch hier Aehnliches finden würde, ich sah mich jedoch in dieser Annahme getäuscht.

Um ein genaues Studium der Wandverdickungsvorgänge vorzunehmen, standen mir vier Mittel zu Gebote:

1. Die Färbung vermittelt des FLEMMING'schen Dreifarben-Verfahrens:

2. die Thatsache, dass bei Alkohol-Fixirung<sup>2)</sup> zuweilen ein theilweises Zurückziehen des Plasmas von der Wand eintritt:

3. Plasmolyse durch Salpeterlösung in lebenden Zellen und

4. die Behandlung mit JAVELLE'scher Lauge.

Das Färbungsverfahren zeigte mir stets bis zur Wand reichende, orange gefärbte Granula, ein Zurückziehen des Plasmas durch Alkohol oder (in lebenden Zellen) durch Salpeterlösung liess die Zellwand stets glatt erscheinen. Die Behandlung mit JAVELLE'scher Lauge ergab die besten Resultate.

Färbte ich die Präparate mit Chlorzinkjod vor Einwirken der Lauge, so erschienen die betreffenden Zellwände, wie auch die meisten der übrigen umliegenden Zellen gelb gefärbt. Nach wenigen Stunden schon wurde der die Cellulosereaction verdeckende Stoff ausgezogen, und die Wände zeigten sich nun violett. Die Violettfärbung war nach innen scharf abgegrenzt (dies gilt für Präparate aus allen Stadien der Zellwandverdickung). Mitunter war eine schwache Schichtung in der Wand zu erkennen. Dies stimmt also mit den Resultaten, die durch die plasmolysirenden Mittel gewonnen waren. Bei nicht zu langer Einwirkung unseres Lösungsmittels war aber meist noch ein ganz feines Netzwerk von unmessbar feinen Maschen erhalten geblieben.

scheinen. Genauere Untersuchungen habe ich nicht angestellt, nur fiel mir bei *Plantago* auf, dass die Chromatinstructuren der ruhenden Kerne öfter nicht so fein netzförmig wie bei *Circaea*, sondern mehr grobkörnig-flockiger Natur sind. Auch ist das Plasma hier spärlicher in den Riesenzellen, zuweilen in eigenartiger, netzförmiger Anordnung.

1) Die mir bekannten Beispiele habe ich zusammengestellt in meiner Abhandlung: Die Bildung der Cellulose, eine theoretische Studie. Biol. Centralbl., Bd. XXI, 1901.

2) Ausdrücklich bemerke ich noch, dass ich im Allgemeinen mit FLEMMING fixirt habe.

das sich an die Zellwand anlehnte und wegen seiner Feinheit überhaupt nicht färbte. Zuweilen lagen in den Ecken der Maschen gröbere, dunklere Punkte und darauf folgten dann weiter nach innen normal ausschende, weit grössere Plasmakörner.

Ich glaube aber nicht, dass die an die Wand ansetzenden Gebilde als Cellulosegerüst zu deuten seien, weil sie keine sonstige Reaction ausser ihrer Unlöslichkeit (oder richtiger schweren Löslichkeit) auf Cellulose geben, vielmehr bin ich der Ansicht, dass man sie nur als noch nicht ganz gelöste Plasmanetze ansprechen muss, die erfahrungsgemäss an einer Zellwand sehr häufig dem Einwirken von Lösungsmitteln länger widerstehen als in der Mitte der Zellen.

Das Wachsthum der Zellwand haben wir uns somit durch in Lösung befindliche und erst am Orte der Verdickung sich ausscheidende Membranstoffe zu denken.

#### Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind mit dem OBERHÄUSER'schen Zeichenapparate gezeichnet. Die Vergrösserung ist bei Fig. 1 = 9, bei Fig. 13 = 170, bei Fig. 10 und 11 = 450, bei den übrigen = 1500.

- Fig. 1. Uebersichtsbild. Durch die Einwirkung des Parasiten sind bereits einige „Riesenzellen“ erzeugt; die peripherisch gelegenen sind einkernig (A), die inneren mehrkernig (B). Bei H der Nematode.
- .. 2 und 3. Mitosen aus den kleinen, die Riesenzellen umgebenden Zellen. Die Chromosomen sind klein und nicht übermässig zahlreich.
- .. 4. Eigenartige Ballung des Chromatins in kleine Klümpchen, ähnlich den Ballungen, die von ROSENBERG und MAGNUS in besonders gereizten Kernen beschrieben sind. N Nucleolus.
- .. 5. Desgleichen. Zwei Kerne aus den Riesenzellen. Die Klümpchen sind nur ein Wenig grösser als in den vorigen Kernen. Bei N wieder die Nucleolen.
- .. 6. Beginn einer deutlichen Mitose in den Riesenzellen. Das Chromatin ist in eine Menge ziemlich dicker Chromosomen zerfallen. Das Plasma ist um die Kerne dichter als im übrigen Theile der Zelle.
- .. 7. Riesenzelle mit vier Kernen. Die Chromatinstructur ist ein Wenig abweichend von Fig. 4 und 5. Die Chromatinklümpchen sind unregelmässiger, überall durch feine pseudopodienähnliche Ansläufer mit einander verbunden. Die Nucleolen N sind schlecht von dem Chromatin zu unterscheiden. Das Plasma zeigt z. Th. sehr grosse Vacuolen.
- .. 8. Einschnürung eines Kernes in der Mitte als Beginn einer Amitose.
- .. 9. Der Kern schickt sich an, sich in vier Kerne zu theilen. Auf jedes Theilstück kommt ein grosser Nucleolus. Die Figur erinnert an verschmelzende Kerne.
- .. 10. Typisches Beispiel für Amitose durch „Sprossung“ oder „Knospung“. Die Kerne sind in Folge dessen unregelmässig gelappt, die Nucleolen von nicht verschiedener Grösse, einige nur sehr winzig, aber bereits von einem deutlichen „Hof“ umgeben.
- .. 11. Riesenzelle mit einer grossen Anzahl von Kernen in vorgerückterem Alter. Nur die auf einem Mikrotomschnitt von 7,5  $\mu$  Dicke liegenden sind ein-

gezeichnet. Bei einigen kann man die eben stattgehabte Theilung mit ziemlicher Gewissheit sehen. — Schematisch. —

- Fig. 12. Kern aus einer Riesenzelle mit ungemein wenig Chromatin und verhältnissmässig wenig Nucleolen; letztere wieder von ungleicher Grösse.
- „ 13. Uebersichtsbild über einen Theil der Galle im Altersstadium. Die Kerne der Riesenzellen beginnen ihre Structur zu verlieren und zu fragmentiren. Das Plasma ist nicht so dicht wie in der Jugend der Zellen. Sehr schön zu sehen ist ferner, wie die Spiralfaserzellen und Spiralgefässe durch die Riesenzellen bei Seite gedrängt sind.
- „ 14. Vier Kerne in Chromatolyse und Fragmentation begriffen. Bei den beiden oberen tritt eine unregelmässige Körnelung als Beginn des Chromatinzerfalles ein, der dritte hat zwar schon seine Structur ziemlich verloren, die Nucleolen heben sich aber noch als dunklere Körper ab, während der vierte Kern gänzlich deformirt ist.

### 3. K. Saida: Ueber die Assimilation freien Stickstoffs durch Schimmelpilze.

Eingegangen am 10 August 1901.

Durch wiederholte Untersuchungen ist die Thatsache festgestellt, dass die Knöllchenbakterien der Leguminosen den atmosphärischen Stickstoff zu assimiliren vermögen; und weiter hat K. PURIEWITSCH<sup>1)</sup> beobachtet, dass die zwei Schimmelpilze *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* ebenfalls freien Stickstoff assimiliren, falls ihnen eine Stickstoffverbindung in der Nährlösung dargeboten wird. BREFELD<sup>2)</sup> hat neuerdings berichtet, dass seine Untersuchungen über die Stickstoffassimilation bei Fadenpilzen bisher negative Resultate ergeben haben.

Schon vor zwei Jahren begann ich, mich mit Untersuchungen über die Assimilation freien Stickstoffs durch *Phoma Betae*, *Mucor stolonifer*, *Aspergillus niger*, *Endococcus purpurascens*, *Acrostalagmus cinnabarinus*, *Monilia variabilis* und *Fusisporium moschatum* zu beschäftigen.

Diese Versuche ergaben das Resultat, dass *Phoma Betae*, *Mucor stolonifer* und *Aspergillus niger* den atmosphärischen Stickstoff sowohl bei Anwesenheit als bei Abwesenheit von Stickstoffverbindungen in der Nährlösung assimilirten; dass *Endococcus purpurascens* nur bei An-

1) Ueber die Stickstoffassimilation bei den Schimmelpilzen. Ber. der Deutsch. Bot. Ges., XIII (1895), S. 342.

2) Versuche über die Stickstoffaufnahme bei den Pflanzen. Jahresber. der Schlesisch. Ges. für vaterl. Cultur. Zoolog.-Bot. Section. Sitzung vom 15. Nov. 1900.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: [19](#)

Autor(en)/Author(s): Tischler Georg

Artikel/Article: [Ueber Heterodera-Gallen an den Wurzeln von \*Circaea lutetiana\* L. 1095-1107](#)