© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

49. P. N. Schürhoff: Das Verhalten des Kerns in den Knöllchenzellen von Podocarpus.

(Eingegangen am 15. Oktober 1919.)

Die Knöllchen an den Wurzeln der *Podocarpus*-Arten stellen eine endotrophe Mykorrhiza dar. Die neugebildeten Knöllchen erreichen zuweilen ihre volle Größe, trotzdem keine Spur von Pilzinfektion zu finden ist. Der eindringende Pilz ruft in den Wirtszellen eine auffallende Reaktion hervor, die SHIBATA (1) folgendermaßen schildert: „Das Zytoplasma wird vermehrt und sieht feinkörnig aus; der Zellkern nimmt an Volumen zu und gestaltet sich unregelmäßig. Dann wird er in die Länge ausgezogen und schnürt sich in der Mitte ein. Der bisquit- und hantelförmige Kern wird dann in seiner schmalen Verbindungsstelle zerrissen. Es liegt uns hier also eine ganz typische amitotische Kernteilung vor. Diese Prozesse wiederholen sich mehrmals in derselben Zelle, sodaß jede vom Pilzmyzel erfüllte Zelle schließlich zwei bis mehrere Kerne enthält; ich habe in einer Zelle bis acht Kerne gezählt. Die Teilkerne rücken auseinander und verteilen sich gleichmäßig in dem Myzelknäuel in der Zelle. Die so vermehrten Kerne nehmen oft amöboide Gestalt an und gleichen ungefähr einander in ihrer Größe und Struktur.“ Nach der Pilzverdauung trifft man in den vielkernigen Knöllchenzellen oft Kerne an, die sich wieder mitotisch teilen. Die hier stattfindende Karyokinese verläuft in üblicher Weise unter Ausbildung distinkter, langer Tochterchromosomen, deren Zahl SHIBATA mit 12 bestimmte. Doch bleibt die Differenzierung der Spindelfasern aus; an deren Stelle sieht man die homogene zum Teil vakuolige Kinoplasmamasse, die mit Gentianaviolett leichte Färbung annimmt. Diese eben durch Karyokinese geteilten Kerne teilen jedoch das gleiche Schicksal mit ihren Schwesterkernen und eilen sogleich zur Degeneration in den kollabierenden Knöllchenzellen. SHIBATA betont nun: „Die eben beschriebene Erscheinung verdient unsere besondere Aufmerksamkeit, denn erstens: diese Karyokinese tritt in bald absterbenden Kernen ein und bringt keine weitere Entwicklungsphase mit sich; und zweitens: die Karyokinese findet gerade in den Zellen statt, die wie eben gezeigt, vorher durch amitotische Teilung entstanden sind.“

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Auf Grund seiner Befunde kommt SHIBATA dann zu dem Schluß, daß die in den Knöllchenzellen von *Podocarpus* auftretende amitotische Kernteilung keine Absterbeerscheinung ist, sondern ein schneller zum Ziele führendes Mittel der Kernvermehrung darstellt und daß ferner die durch Amitose geteilten Kerne das Vermögen beibehalten, sich in indirekter Weise zu teilen, wobei sich zeigt, daß die Zahl und Anordnung der Chromosomen in den Kernen durch die vorhergehende Amitose keine Veränderung erfahren haben.

Es ist klar, daß diese Befunde für die Frage nach dem Wesen und der Bedeutung der Amitose von ausschlaggebendster Bedeutung sind. Denn, wenn die Verhältnisse so liegen, wie sie SHIBATA schildert, so ist eben die Amitose der Mitose völlig gleichwertig und beide Kernteilungsvorgänge können sich ersetzen und miteinander abwechseln.

Die Angaben SHIBATAs, daß die nachträglichen Mitosen solcher Kerne, die sich vorher amitotisch geteilt haben sollen, die normale Chromosomenzahl aufweisen, steht im schärfsten Widerspruch zu unsern bisherigen Erfahrungen über die Individualität der Chromosomen. Ebenso wie durch Kernverschmelzungen die Zahl der Chromosomen erhöht wird, so muß durch amitotische Teilung entweder die Zahl, der Chromosomen, sei es in gleicher oder ungleicher Zahl geteilt werden, oder aber die Chromosomen müssen in Teile zerrissen auf die Tochterkerne übertragen werden. Das Auftreten einer normalen Chromosomenzahl nach einer Amitose würde aber eine genaue Teilung bezw. Verdoppelung der Erbeinheiten im ruhenden Kern voraussetzen. Bestände für den Kern diese Möglichkeit, so würde der komplizierte Mechanismus der Mitose überflüssig sein. Wir wissen ferner im besonderen aus den Versuchen mit Cloralhydrat, das dem Kern eine autoregulative Tätigkeit in Bezug auf die Chromosomenzahl abgeht, so daß also allein die Angabe SHIBATAs, daß die Kerne in mehrkernigen Knöllchenzellen die normale Chromosomenzahl besitzen, ein untrüglicher Beweis dafür ist, daß vorher weder eine Amitose noch eine Kernverschmelzung vorausgegangen ist.

Der Widerspruch der Befunde SHIBATAs mit den sonstigen Erfahrungen über das Wesen der Amitose, veranlaßte STRASBURGER (2) zu einer Nachprüfung der Ergebnisse, über welche er in seiner Publikation „Einiges über Characeen und Amitose" berichtet. Er fand die gleichen Bilder wie SHIBATA, die auch er als Amitosen deutet, doch fand er bei seinem Material keine nachträglichen Mitosen. In seiner Veröffentlichung „Über die Individualität der Chromosomen usw." nimmt STRASBURGER (3) an, daß die Teilungs-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

figuren, in denen SHIBATA zwölf Chromosomen zählte, einem Kern angehörten, der eine Verschmelzung aller zuvor durch Fragmentation in der Zelle entstandenen Teilkerne seine Entstehung verdankte. Er glaubt, daß hier möglicherweise auch Teilungsfiguren angetroffen werden könnten, die weniger Chromosomen führen, in Fällen nämlich, wo die Desorganisation des einen oder anderen Teilkerns in der Zelle dem Verschmelzungsvorgang vorausging, denn es dürften dann die zurückgebliebenen Kerne nicht imstande sein, die fehlenden Chromosomen zu ergänzen.

Im Jahre 1908 berichtete STRASBURGER (4) über neue Untersuchungen und fand im Anfang September bei *Podocarpus latifolia* auch mitotische Teilungen in einzelnen Zellen von ausgewachsenen Knöllchen. Soviel derartige Knöllchen er aber auch studierte, so vermochte er sich in keinem Falle davon zu überzeugen, daß ein in ihnen sich mitotisch teilender Kern ein Verschmelzungsprodukt amitotischer Teilkerne sei. Daß andererseits ein solcher in erneute Mitose eingetretener Kern etwa nur einem der amitotischen Teilkerne entsprechen sollte, erschien durch die Untersuchung ganz ausgeschlossen. STRASBURGER kommt daher zu dem Ergebnis, daß die in der Mitose innerhalb ausgewachsener Knöllchen angetroffenen Kerne sich zuvor überhaupt nicht amitotisch geteilt hatten und wohl auch nicht extreme Veränderungen ihres Inhaltes erfahren hatten. Gerade in solchen Knöllchen, die nur zu einem gewissen Grade infiziert waren, traten die nachträglichen Mitosen besonders oft auf. Die Teilungsbilder verhielten sich so, wie dies SHIBATA schildert. Die Spindelfasern und der Phragmoplast waren mangelhaft entwickelt, meist fehlte jede Andeutung der Zellplatte, nie kam es zu einer darauf folgenden Zellteilung. Im Gegensatz zu SHIBATA stellte STRASBURGER als diploide Chromosomenzahl auch in den nachträglichen Mitosen der Knöllchenzellen die Zahl 16 fest.

Aus diesem Erklärungsversuchen ist jedenfalls zu sehen, daß STRASBURGER die Annahme SHIBATAs, ein durch Amitose geteilter Kern könne sich nachträglich wieder mitotisch teilen, ablehnt. Aber auch die Erklärung STRASBURGERs ist unzutreffend. Denn STRASBURGER nimmt ebenso wie SHIBATA an, daß die Vielkernigkeit in den Knöllchenzellen durch Amitose entstände und wir finden (s. im besonderen Fig. 16 bei SHIBATA), daß in den mehrkernigen Zellen nachträglich Mitosen auftreten, wie dies SHIBATA auch besonders hervorhebt. Daraus ergibt sich: Entweder kommt die Mehrkernigkeit der Knöllchenzellen durch Amitose zustande, wie dies SHIBATA und STRASBURGER annehmen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dann haben sich die in Mitose angetroffenen Kerne vorher amitotisch geteilt, und die Hypothese STRASBURGERs, das die Mitosen nur in solchen Kernen aufträten, die sich nicht vorher amitotisch geteilt hätten, ist unzutreffend; oder aber die Vielkernigkeit der Knöllchenzellen kommt nicht durch amitotische Kernteilung zustande. Ich (5) habe bereits 1915, als ich über Amitosen von Riesenkernen im Endosperm von *Ranunculus acer* berichtete, darauf hingewiesen, daß wahrscheinlich die als Amitosen gedeuteten Bilder als Kernverschmelzungen anzusehen seien: „Allerdings gelangte auch STRASBURGER nicht zu anderen Ergebnissen wie SHIBATA; er erklärte sich das Auftreten von Mitosen dadurch, daß einzelne Kerne, die sich vorher nicht amitotisch geteilt hatten, zur mitotischen Teilung schritten. Ein Beweis für diese Annahme fehlt jedoch gänzlich. Bemerkenswert ist noch, daß die späteren Mitosen, die aus vorher amitotisch geteilten Kernen hervorgehen sollen, keine Scheidewand bilden, so daß also den Mitosen in den Knöllchenzellen die Eigenschaft zukommt, mehrkernige Zellen zu bilden, wodurch die Vorbedingung zu Kernverschmelzungen gegeben ist. Wahrscheinlich ist die Angabe des Auftretens von Amitosen dadurch veranlaßt, daß die Vielkernigkeit der Riesenzellen durch simultane mitotische Kernteilung vor sich geht, ebenso wie bei den *Heterodera*-Gallen, so daß man verhältnismäßig sehr selten Mitosen zu Gesicht bekommt."

Die Seltenheit der bei den Riesenzellen von *Heterodera*-Gallen zur Beobachtung gelangenden Kernteilungen hebt NÉMEC (6) besonders hervor: „Obzwar sehr viele Gallen untersucht wurden, wurden dennoch sehr spärlich Kerne der Riesenzellen im Teilungsstadium getroffen. Man könnte leicht, wenn man kein genügend großes Untersuchungsmaterial zur Verfügung hätte, zur Überzeugung gelangen, daß es in den Riesenzellen überhaupt keine Mitose gibt. Bedenkt man jedoch, daß die Kernteilung nach unsern bisherigen Kenntnissen höchstens etwa zwei Stunden dauert, wogegen die Riesenzellen sicher ein bis zwei Monate lang leben und wenigstens $^1/_2$ Monat zum Heranwachsen brauchen, während welcher Zeit die Kernteilungen zu erwarten sind, so wird man zur Überzeugung kommen, daß die Teilungen in ziemlich großen Intervallen vor sich gehen; denn schon zehn simultane Kernteilungen genügen zur Erzeugung von 1024 Kernen."

Das ganze Verhalten der Knöllchenzellen von *Podocarpus* bietet sehr viel Ähnlichkeit mit den Befunden in den Riesenzellen von *Heterodera*-Gallen, so daß ich zu der Überzeugung gelangte, die Vielkernigkeit der Knöllchenzellen erfolge bei *Podocarpus* gleich-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

falls auf mitotischem Wege und die als Amitose gedeuteten Bilder seien Verschmelzungen. In der Tat finden wir ja überhaupt, daß Kernverschmelzungen fast regelmäßig zuerst als Amitosen aufgefaßt wurden, es sei nur erinnert an die Tapetenzellen der Antheren, an die durch Chloralhydrat bewirkten Kernbilder und vor allem wieder an die *Heterodera*-Gallen.

Daß aus dem Aussehen der Bilder, die als Amitosen oder als Kernverschmelzungen gedeutet werden, irgendwelche Schlüsse gezogen werden könnten, ist völlig abzulehnen, nur eine genaue Feststellung des Zustandekommens der Mehrkernigkeit gibt Aufschluß darüber, ob es sich um Amitosen oder Kernverschmelzungen handelt. Im allgemeinen läßt sich sagen: Finden wir in bestimmten Zellen die Veranlagung zur Degeneration des Phragmoplasten, so ist die Mehrkernigkeit stets auf Mitose zurückzuführen und die in Frage stehenden Bilder sind Kernverschmelzungen. Es kommt noch hinzu, daß sich Kerne in mehrkernigen Zellen, die sich vorher aneinandergelagert haben, beim Eintritt in die mitotische Teilung wieder voneinander trennen, wie es z. B. STRASBURGER (7) für *Wickstroemia indica* angibt. Diese wieder auseinanderweichenden, vorher aneinanderliegenden, vielleicht schon im Vorstadium der Verschmelzung befindlichen Kerne können natürlich leicht Amitosen vortäuschen.

Jedenfalls ergibt sich aus allen bisher bekannten Fällen, daß die Diagnose „Amitose" nur mit größter Vorsicht zu stellen ist, da sich die weitaus meisten beschriebenen Amitosen als Kernverschmelzungen herausgestellt haben.

Meine verschiedenen Arbeiten über Amitose und über Kernverschmelzungen führten mich immer wieder dazu, die Untersuchungen an *Podocarpus*, die ich seit vier Jahren fortführe, nicht ruhen zu lassen, um eine Lösung dieser für die Auffassung der Amitose äußerst prinzipiellen Frage zu finden.

Zuerst untersuchte ich Material aus dem Marburger botanischen Garten, und zwar von verschiedenen *Podocarpus*-Arten in der Hauptsache jedoch von *Podocarpus macrophylla*. Ich fand Knöllchen in allen Stadien, jedoch keine einzige Kernteilung, obwohl ich über 40000 Schnitte untersuchte. Ende Juli 1919 entnahm ich dem Berliner botanischen Garten Material von *Pod. salignus* D. Don. Dieses Material erwies sich als sehr günstig. Ich fand z. B. ein frisch infiziertes Knöllchen, in welchem bereits einige Zellen zweikernig waren, während die meisten der einkernigen Zellen den Kern in verschiedenen Stadien der Mitose zeigten. Die Mitosen zeigten eine sehr geringe Ausbildung der Spindelfasern, sodaß

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hieraus unzweifelhaft hervorgeht, daß die Zweikernigkeit der Zellen auf mitotischem Wege erfolgte. Ferner fand ich in einer jungen Knöllchenzelle eines anderen Knöllchens u. a. zwei Kerne in später Prophase in einer Zelle vor. In den Kernen waren die langen Chromosomen vollkommen ausgesondert und zeigten die typische Längsspaltung. Das Kernkörperchen war nur noch schwach gefärbt, die Kernmembran stand unmittelbar vor der Auflösung. Die Anzahl der Chromosomen ließ sich leicht ermitteln, sie betrug 24, was mit den Angaben von BURLINGAME (8) für *Podocarpus Totarra Hallii* und *Pod. nivalis* übereinstimmt, während die Angaben von SHIBATA und STRASBURGER nach TISCHLER (9) revisionsbedürftig sind. Aus dieser Zählung geht hervor, daß es sich hier um die normale diploide Chromosomenzahl handelt, daß also vorher weder Amitosen noch Kernverschmelzungen stattgefunden haben.

Ferner fand ich in mehrkernigen Knöllchenzellen die Stadien der Anaphase, in denen die Degeneration der Spindelanlage in deutlichster Weise zu erkennen war und natürlich auch keine Spur einer Zellplattenanlage zu erkennen war.

Ich sehe davon ab, Zeichnungen der einzelnen Stadien zu bringen, da die Bilder keine neuen Einzelheiten geben würden.

Jedenfalls waren die beiden in einer Zelle liegenden, in dem gleichen Stadium der Prophase befindlichen Kerne bereits ausschlaggebend für die Beurteilung des ganzen Vorganges. Es ergibt sich nämlich hieraus:

1. Die Vermehrung der Kerne in den frisch infizierten Zellen der Knöllchen von *Podocarpus* erfolgt durch Mitose.

2. Die Kernteilungen in den infizierten Knöllchenzellen erfolgen ohne Bildung einer Zellwand.

3. Die als Amitosen gedeuteten Kernbilder können entweder Kernverschmelzungen bezw. Aneinanderlagerungen von Kernen sein, oder der Ausdruck einer amöboiden Bewegung oder aber einige der auf mitotischem Wege entstandenen Kerne können nachträglich zu amitotischer Teilung übergegangen sein.

4. Die letzte Annahme erscheint ausgeschlossen, einesteils in Analogie der ähnlichen Verhältnisse bei den *Heterodera*-Gallen, ferner weil die Mehrkernigkeit bereits durch Mitose erreicht wurde und endlich weil der Trieb zur mitotischen Teilung sich nach der Pilzverdauung wieder in neuen Mitosen äußert, obwohl eine baldige Degeneration aller Kerne einsetzt.

Es ist augenscheinlich, daß die als Amitosen angesprochenen Bilder auch keine Kernverschmelzungen darstellen, denn eines-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

teils findet man bei der Degeneration stets vielkernige Zellen in den Knöllchen, anderenteils zeigten weder meine Mitosen noch die nachträglich auftretenden, die von SHIBATA und STRASBURGER beschrieben werden, eine erhöhte Chromosomenzahl. Daher sind die „amitotischen" Kernbilder als Ausdruck einer amöboiden Bewegung zu erklären im Einklang mit den Befunden von MAGNUS (10) bei der endotrophen Mykorrhiza von *Neottia Nidus avis*.

Das nachträgliche Auftreten von Kernteilungen nach der Pilzverdauung ist meiner Ansicht nach darauf zurückzuführen, daß der Kern durch die Infektion der Zelle zuerst zu erhöhter morphologischer Tätigkeit, die sich in Kernteilungen äußert, angeregt wurde, diese formative Tätigkeit wurde durch den ernährungsphysiologischen Akt der Pilzverdauung unterbrochen; nach der Beendigung der Verdauung können die formativen Kräfte wieder zum Vorschein gelangen, was seinen Ausdruck in den nachträglichen Kernteilungen findet.

Nachdem nunmehr auch das Verhalten des Kerns in den endotrophen Mykorrhizen von *Podocarpus* Aufklärung gefunden hat, gilt folgendes:

Mitose und Amitose sind nicht gleichwertig und können sich nicht ersetzen.

Ein einmal durch Amitose geteilter Kern ist zu weiterer mitotischer Teilung unfähig.

Literatur.

1. SHIBATA, K., Cytologische Studien über die endostrophen Mykorrhizen. Jahrb. f. wiss Bot., Bd. 37, 1902.
2. STRASBURGER, E., Einiges über Characeen und Amitose. WIESNER Festschrift, 1907.
3. — —, Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Jahrb. f wiss Bot, Bd. 44, 1907.
4. — —, Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 45, 1908.
5. SCHÜRHOFF, P. N, Amitosen von Riesenkernen im Endosperm von *Ranunculus acer*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 55, 1915.
6. NÈMEC, B, Das Problem der Befruchtungsvorgänge, Berlin 1910.
7. STRASBURGER, E., Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung, Jena 1909.
8. BURLINGAME, L. L., The staminate cone and male gametophyte of *Podocarpus*. Bot. Gazette, Bd. 46, 1908.
9. TISCHLER, G., Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreiche. Progressus rei botan., Jena 1915.
10. MAGNUS, W., Studien an der endotrophen Mycorrhiza von *Neottia Nidus avis* L Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 35, 1900.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1919

Band/Volume: 37

Autor(en)/Author(s): Schürhoff Paul Norbert

Artikel/Article: Das Verhalten des Kerns in den Knöllchenzellen von Podocarpus. 373-379