Studien an colchizinierten Pflanzen

II. Teil *)

Protoplasmatische Untersuchungen

Von

Konrad WEISSENBÖCK

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Graz)

Einführung

Die Frage nach dem Modus der Wirkung des Colchizins auf die Pflanzenzelle führt zwangsläufig zur Frage nach der Wirkung auf den Protoplasten; diese kann mit den Methoden der protoplasmatischen Pflanzenanatomie erschlossen werden. MAIROLD (1943) vermutet auf Grund von Plasmolyseform- und Zeitstudien Zustandsänderungen des kortikalen Cytoplasmas ruhender Pflanzenzellen als Folge der Behandlung mit Colchizin.

Die Stomata-Anomalien an colchizinierten Pflanzen, von denen im I. Teil die Rede war, fordern zu solchen protoplasmatischen Untersuchungen förmlich heraus. Es wird im folgenden versucht, die schon von WEBER (1943) aufgeworfene Frage nach dem protoplasmatischen Verhalten der zur Dauerzelle gewordenen Spaltöffnungsmutterzelle¹⁾ zu klären.

Vor allem handelt es sich um die entwicklungsphysiologisch interessante Frage: „Ist die zur Dauerzelle gewordene Spmz., die durch die Colchizinierung ihre Teilungsfähigkeit verloren hat, auch protoplasmatisch im Zustand einer Mutterzelle stecken geblieben oder hat sie doch weitere Schritte zur Differenzierung in eine Schließzelle mitgemacht?“ (WEBER 1943).

Ein günstiges Objekt für Untersuchungen dieser Art sind die Kotyledonen der Lupine. Erste, orientierende Versuche in dieser Richtung, wurden bereits von KUHLMANN (1945) angestellt.

Permeabilität

Für die Betrachtungsweise der protoplasmatischen Pflanzenanatomie (WEBER 1930 b) ist es von Interesse, ob bzw. wie weit die zur Dauerzelle gewordene Spmz. in ihrer plasmatischen Entwicklung den Weg des Schließzellenplasmas geht.

In Verfolgung dieser Aufgabe wurde zuerst versucht, Einblick in die Permeabilitätsverhältnisse der an der Teilung verhinderten Spmz.

*) I. Teil: Phytion 1: 282—300.

¹⁾ Im folgenden mit Spmz. abgekürzt.

zu nehmen. Es genügte dabei eine Feststellung der relativen Permeabilitätsunterschiede zwischen Spmz. und normalen Schließzellen, die in ihrer Protoplasmatik, wie bekannt, eine von ihrem Entwicklungszustand abhängige Sonderstellung unter den Epidermiszellen einnehmen (WEBER 1926, 1930 a, 1932, 1940, SCHEITTERER und WEBER 1930, MEISSNER 1937, REUTER 1928, 1942).

Als Plasmolytikum wurde Harnstoff, für den der Schließzellenprotoplast im allgemeinen hochgradig permeabel ist, in stark hyperotonischer Lösung (1,5 molar) verwendet, für einzelne Versuche auch Glycerin.

a) *Lupinus albus*.

An den colchizinierten Keimblättern der Lupine finden sich ausnahmslos nur Spmz. und keine weiteren Entwicklungsstadien der Stomata. Um die Plasmolyse der Beobachtung leichter zugänglich zu machen, wurden die Kotyledonen mit Hilfe der Zentrifugenmethode (WEBER 1927) mit einer Neutralrotlösung (1 : 100.000) infiltriert.

Plasmolyse und Deplasmolyse wurde an Flächenschnitten¹⁾ der Oberseite der Kotyledonen laufend beobachtet.

1. Versuch: 14 Tage alte Keimlinge.

K (= Kontrolle):	C (= colchizinierte Pflanze):
Epidermiszellen:	Epidermiszellen:
Plasmolyse innerhalb weniger Sekunden, Krampfplasmolyse	Plasmolyse innerhalb weniger Sekunden, Konkavplasmolyse
Schließzellen:	Spmz.:
keine Plasmolyse	Konkavplasmolyse, Spmz. nach 2 bis 4 Minuten bereits deplasmolysiert
	Deplasmolysezeit ²⁾ der Epidermiszellen:
etwa 90 Minuten	etwa 25 Minuten

2. Versuch: 4 Wochen alte Keimlinge.

K	C
Innerhalb weniger Sekunden Krampfplasmolyse in Epidermis- und Schließzellen	Innerhalb weniger Sekunden Konkavplasmolyse der Spmz.

¹⁾ Das Abziehen der Epidermis ist nur bei den Kontrollen möglich. Die Epidermis der C-Pflanzen läßt sich auf diese Weise nicht vom darunterliegenden Gewebe trennen.

²⁾ Deplasmolysezeit im weiteren Sinne, d. h. der Zeitraum vom Einlegen in das Plasmolytikum bis zur vollständigen Deplasmolyse.

Plasmolysezeit 45 Minuten

Spmz. nach 30 Minuten deplasmoly-
siert. (Es haben also die Spmz. ihre
hohe Permeabilität im Gegensatz zu
den Schließzellen noch nicht verloren)

Nach 180 Minuten alle Zellen deplas-
molytiert

Nach 90 Minuten alle Zellen deplasmoly-
siert

Versuch 2a: Plasmolytikum Glycerin.

R

Innerhalb weniger Sekunden Krampfplasmolyse in
Schließzellen und Spmz.

Deplasmolysezeit:

Schließzellen: 27 bis 31 Minuten

Spmz.: 18 bis 26 Minuten

Epidermiszellen: etwa 120 Minuten

Epidermiszellen: etwa 80 Minuten

3. Versuch: 5 Wochen alte Keimlinge.

K

Kotyledonen turgorlos,
gelblich

Krampfplasmolyse in Epidermis und
Schließzellen

G

Kotyledonen voll turgeszent,
dunkelgrün,

Konkavplasmolyse in Epidermis
und Spmz.

Plasmolysezeit:

Epidermis- und Schließzellen:
etwa 70 Minuten

Epidermis- und Spmz.:
etwa 10 Minuten

Deplasmolysezeit:

etwa 3 Stunden

etwa 40 Minuten

b) *Chrysanthemum vulgare*.

1. Versuch: 8 Tage alte, etwa 1 cm hohe Keimlinge. Die ganzen
Pflanzen wurden 2—3 Minuten mit Hilfe der Zentrifugen-Methode
infiltriert. Beobachtet wurde die Epidermis der Mitte der Koty-
ledonen.

K (in Leitungswasser

C (0,05 Colchizinlösung)

Krampfplasmolysezeit in den Epidermiszellen in 2 bis 3 Minuten.

Schließzellen keine Plasmolyse

Spmz. Krampfplasmolyse
Deplasmolyse der Spmz.
20 bis 40 Minuten

Nach 90 Minuten noch Krampfplasmoly-
lyse

Deplasmolyse der Epidermiszellen
70 bis 90 Minuten

2. Versuch: Rascherer Ablauf der osmotischen Vorgänge in der Blattrandzone.

K	C
Nach 2 bis 3 Minuten Konkav- bis Krampfplasmolyse in den Epidermiszellen. Schließzellen zeigen keine Plasmolyse	Spmz. Konkavplasmolyse
nach 50 Minuten Abrundung der Protoplasten	Deplasmolyse der Spmz. 6 bis 10 Minuten
nach 95 Minuten alle Zellen deplasmolytiert	nach 30 Minuten alle Zellen deplasmolytiert

3. Versuch: 4 Wochen alte, dunkel gehaltene Keimlinge, Kontrollen 5 bis 8 cm, C-Pflanzen 2 cm hoch.

K	C
Nach etwa 15 Minuten schwache Konkavplasmolyse in den Schließzellen, Abhebung des Protoplasten an den Polen	Spmz. Konkavplasmolyse, Protoplast allseitig abgehoben

Plasmolysezeit der Epidermiszellen 40 Minuten	Plasmolysezeit 20 Minuten

Schließzellen uneinheitlich	Spmz. verhalten sich wie die Epidermiszellen

3 a. Versuch mit Glyzerin:

K	C
Plasmolyseform und -zeit in Epidermiszellen, Schließzellen und Spmz. ungefähr gleich	
Deplasmolysezeit der Schließzellen 50 Minuten	Deplasmolysezeit der Spmz. und Epidermiszellen 90 Minuten
Deplasmolysezeit der Epidermiszellen 90 Minuten	

Der Grund für das nicht ganz einheitliche Ergebnis der *Chrysanthemum*-Versuche ist wohl in den Unterschieden der einzelnen Zonen der Keimblätter zu sehen. So finden wir am Blattgrund der Kontrollen noch jüngere Stadien von Spaltöffnungen mit eben entwickelter Spalte. Die Plasmolyse- und Deplasmolysezeit ist hier eine völlig andere als in der Blattmitte.

c) *Phaseolus vulgaris*.

Die Primärblätter der Bohne, die keine einheitliche Reaktion bezüglich der Ausbildung des Spaltöffnungsapparates zeigen, sind für Per-

meabilitätsstudien schlecht geeignet. Trotzdem konnten einige Beobachtungen gemacht werden, die zur Ergänzung der bisher gewonnenen Ergebnisse von Wert sind.

Plasmolyse und Deplasmolyse in 1,5 mol Harnstofflösung

K Keine Plasmolyse in den vollentwickelten Schließzellen, jüngere Stadien (3. Stadium nach REUTER 1942) lassen sich plasmolysieren, Abhebung an den Polen der Schließzellen Deplasmolysezeit 20 bis 30 Minuten	C „Große Spaltöffnungen“ keine Plasmolyse, Spmz. (mit Chloroplasten!) Konkavplasmolyse Schließzellen ohne Chloroplasten verhalten sich wie Epidermiszellen Deplasmolysezeit der Spmz. 30 bis 50 Minuten. Epidermiszellen Konkavplasmolyse Deplasmolysezeit: 2 bis 3 Stunden.

Ein einwandfreier Vergleich ist infolge des unregelmäßigen Ablaufs der Vorgänge in vielen Fällen unmöglich.

Plasmolyse und Deplasmolyse in Glycerin.

K Vollentwickelte Schließzellen Konvexplasmolyse Deplasmolysezeit: 12 Min. jüngere Stadien: Konvexplasmolyse Deplasmolysezeit: Über 20. Min.	C Vollentwickelte Schließzellen sowie auch die im 3. Stadium stehenden, Konvexplasmolyse Deplasmolysezeit: ca. 8 Min. Spmz. konvex plasmolysiert Deplasmolysezeit: Über 20. Min. Epidermiszellen: Krampfplasmolyse

Die Ergebnisse der vorliegenden Permeabilitätsversuche fügen sich gut in den Rahmen der bestehenden Anschauungen über die Zusammenhänge von Entwicklungszustand und Permeabilität. Für verschiedene Fälle von phylogenetischem Funktionsverlust der Schließzellen zeigten MEISSNER (1937) und REUTER (1938), daß die protoplasmatischen Sondereigenschaften ganz oder zumindest zum Teil erhalten bleiben.

Daß die Permeabilität vom Ablauf der ontogenetischen Entwicklung weitgehend abhängt, geht bereits aus den Versuchen von WEBER (1931, 1932, 1940) hervor. REUTER (1942) bringt eine klare Darstellung der Verhältnisse an *Polypodium*. Das Protoplasmaverhalten der Schließzelle

steht in deutlicher Abhängigkeit vom Entwicklungszustand der Stomata; diesen untergliedert REUTER in vier Stufen: Die vollentwickelte, funktionierende Schließzelle zeigt die höchste Permeabilität für Harnstoff und auch für verschiedene andere Stoffe, Schließzellen mit zwar schon ausgebildeter Spalte, jedoch noch nicht von voller Größe haben eine etwas geringere, 2 zellige Entwicklungsstadien ohne Spalte eine noch geringere; die geringste Permeabilität weist schließlich die Spmz. auf, sie ist aber immerhin mehr durchlässig als die Epidermiszellen.

Bereits MAIROLD beobachtete nach direkter Colchizineinwirkung eine starke Verkürzung der Plasmolysezeit und im allgemeinen auch der Deplasmolysezeit. Übereinstimmend damit erfolgte auch bei unseren Versuchen (als Nachwirkung der C-Behandlung während der Quellung der Samen) eine raschere Abrundung der Protoplasten und in der Regel auch eine wesentliche Verkürzung der Deplasmolysezeit.

Im Vordergrund unseres Interesses stand jedoch die Frage nach der Permeabilität der an der Teilung verhinderten Spmz.

Die Lupinen-Versuche zeigten, daß die zur Dauerzelle gewordene Spmz. nicht den vollen Grad der Permeabilität wie die normale Schließzelle erreicht, sich aber doch weitgehend der vollentwickelten Schließzelle in ihrer hohen Permeabilität nähert.

Mit dem Alterwerden der Kotyledonen erfolgt eine Angleichung der Permeabilität der Schließzellen und auch der Spmz. an die der Epidermiszellen; eine Gesetzmäßigkeit, die den bereits von WEBER (1932) an *Ranunculus*-Schließzellen beobachteten Vorgängen entspricht.

Ein ähnliches Verhalten zeigen auch die Kotyledonen von *Chrysanthemum vulgare*. Bei diesem Objekt scheint die Spmz. in ihren Protoplasmaeigenschaften etwas mehr an die Epidermiszelle angeglichen. Die hochgradige Permeabilität der normalen Schließzellen der Kotyledonen verringert sich mit dem Alterwerden der Keimlinge; ihre Deplasmolysezeit wird halb so lang wie die der Epidermiszellen. Die Spmz. von gleich alten C-Pflanzen haben sich in ihrer Permeabilität den Epidermiszellen vollkommen angeglichen. Die allgemeine Permeabilitätserhöhung nach Colchizinbehandlung unterbleibt bei Kultur der Versuchspflanzen im Dunkeln.

Der Vergleich der Schließzellen und Spmz. an den Primärblättern der Bohne ergibt, daß die Spmz., auch wenn sie normale Chloroplasten entwickeln, in Harnstofflösung Plasmolyse zeigen. Diese geht allerdings hier merklich rascher zurück als an den Epidermiszellen. Schließzellen ohne Chloroplasten, die sich unter den abnormalen Formen zuweilen fanden, verhalten sich wie gewöhnliche Epidermiszellen.

Vollentwickelte Schließzellen sind sowohl bei den Kontrollen als auch bei den C-Pflanzen für Harnstoff vollkommen, für Glycerin wesentlich stärker als die Epidermiszellen permeabel.

Abschließend sei besonders auf die offensichtliche Parallelität der Änderung der Viskosität und Steigerung der Harnstoffpermeabilität hingewiesen. Dieses Verhalten wurde nach Ätherwirkung von HÖFLER und WEBER (1926) an *Callisia* beobachtet. Daß auch die Colchizinierung, deren Wirkung sich im Gegensatz zur reversiblen Äthernarkose „auf Lebensdauer“ erstrecken kann, das gleichzeitige Auftreten zweier charakteristischer Zustandsänderungen des Protoplasmas zur Folge hat, erscheint besonders bemerkenswert.

Inwieweit Schließzellen und Spmz., deren Permeabilität und Viskosität anderen Gesetzmäßigkeiten zu folgen scheinen (WEBER 1932), von dieser Regel abweichen, wurde nicht weiter verfolgt.

Im Zusammenhang mit dem von der Regel abweichenden Ausgang der Dunkelversuche sei auf die Befunde von BELEHRADEK (1924) hingewiesen, der einschneidende Änderungen des kolloiden Zustandes des Protoplasmas mit der Tätigkeit des Chloroplasten in Zusammenhang bringt.

Osmotischer Wert

Daß der osmotische Wert in den Schließzellen höher ist als in den Epidermiszellen, wurde schon von SCHWENDENER (1881) angenommen. ILJIN (1915) erbrachte den Nachweis, daß der osmotische Wert bei geöffneter Spalte weit höher als in den übrigen Zellen des Blattes werden kann, hingegen erfolgt mit dem Spaltenschluß eine Angleichung des osmotischen Wertes der Schließzellen an den der übrigen Zellen. Unsere Versuche sollten zur Charakteristik der Spmz., bzw. zu ihrem Vergleich mit den normalen Schließzellen in Bezug auf den osmotischen Wert beitragen.

Die osmotischen Werte wurden an Flächenschnitten der Oberseite von Lupinen-Kotyledonen mit Hilfe von Rohrzuckerlösungen nach der Grenzplasmolyse-Methode (FITTING) bestimmt. Die einzelnen Versuchsserien wurden stets zur gleichen Tageszeit angestellt, um eventuelle tagesrhythmische Unterschiede zu vermeiden.

Versuche mit *Lupinus albus* (Kotyledonen)

1. Versuch: 8 Tage alte Keimlinge.

Osmotische Werte bei Grenzplasmolyse im GM Rohrzucker.

	K	C
Epidermiszellen:	0,45	0,55
Schließzellen:	0,85	Spmz.: 0,9

2. Versuch: 3 Wochen alte Keimlinge.

	K	C
Epidermiszellen:	0,47	0,6
Schließzellen:	0,6	Spmz.: 0,75

3. Versuch: 4 Wochen alte Keimlinge.

	K	C
Epidermiszellen:	0,45	0,5
Schließzellen:	0,57	Spmz.: 0,8

4. Versuch: 7 Wochen alte Keimlinge.

K: Kotyledonen gelb, schlaff und weich.

C: Kotyledonen grün, voll turgeszent.

	K	C
Epidermiszellen:	0,32	0,47
Schließzellen:	0,6	Spmz.: 0,68

5. Versuch: Kotyledonen 8 bzw. 12 Tage dunkel gehalten.

	K	C
Epidermiszellen:	0,5	0,5
Schließzellen:	0,75	Spmz.: 0,75

In der Regel geht also als Folge der Colchizinerung eine Erhöhung der osmotischen Werte in allen Zellen der Epidermis vor sich. Abweichend davon ist das Ergebnis der Dunkelversuche.

Obwohl die Kotyledonen der colchizinierten Keimlinge zu einer Zeit, in der die der Kontrollen infolge Alterung schon turgorlos werden, noch vollkommen turgeszent sind, sinkt der osmotische Wert in den Spmz. gleichlaufend mit dem Abfall in den Schließzellen der Kontrollpflanzen.

Übereinstimmend zeigt sich also bei allen Versuchen, daß der osmotische Wert in den Spmz. in gleicher Weise wie bei den normalen Schließzellen höher als der osmotische Wert der Epidermiszellen ist.

Stärkegehalt

Die Schließzellen der Spaltöffnungsapparate zeigen in der Regel (Ausnahmen bei KELLE 1934, REUTER 1942) einen mit dem Öffnungszustand der Stomata in Beziehung stehenden Stärkegehalt, der experimentell (z. B. durch Belichtung oder Verdunkelung) beeinflusst werden kann (LLOYD 1908, ROSING 1908, ILJIN 1915, weitere Literatur bei STRUGGER und WEBER 1926). Es war nun von Interesse, wie sich die in ihrer äußeren Form im Stadium der Spmz. steckengebliebenen Zellen, die so wie die Schließzellen Chloroplasten ausbilden, in dieser Hinsicht verhalten.

a) *Lupinus albus*

Die Kotyledonen der Lupine erwiesen sich für vergleichende Stärkeuntersuchungen als wenig geeignet, da sich die Chloroplasten in Schließzellen und Spmz. häufig nur sehr schwach entwickeln. Es wurden aber doch mit dieser Pflanze einige Versuche durchgeführt.

Versuch: 8 Tage alte Keimlinge; Epidermis der Kotyledonen-Oberseite.

Spmz. und Schließzellen sind im Licht stärkefrei. Nach 24- und 48stündiger sowie 4tägiger Verdunkelung erscheinen Spmz. und Schließzellen nach Behandlung mit Jodchloralhydrat schwach violett getönt.

b) *Phaseolus vulgaris*

Untersucht wurden Flächenschnitte der Primärblätter. Die colchizinierten Pflanzen zeigten außerordentlich starke Reaktion: Hypokotyl stark verdickt, gestaucht (auch bei den etiolierten Objekten!). Primärblätter klein, verdickt mit starker Nervatur. Besonders über den Blattnerven finden wir Spmz.

1. Versuch: Etiolierte Pflanzen.

K	C
In den Schließzellen außerordentlich viel Stärke	In den Spmz. außerordentlich viel Stärke

2. Versuch: Pflanzen im normalen Lichtrhythmus gewachsen, 48 Stunden verdunkelt.

	Primärblätter
K	C
Schließzellen sehr viel Stärke	Schließzellen und Spmz. außerordentlich viel Stärke
	Hypokotyl
K	C
Schließzellen viel Stärke	Spmz. außerordentlich viel Stärke

Es kann nicht entschieden werden, ob dunklere Färbung nach der Jodchloralhydrat-Reaktion nur auf die stärkere Zusammenballung der Chloroplasten in den Spmz. oder auf einen erhöhten Stärkegehalt zurückzuführen ist.

3. Versuch: 8 Tage lang verdunkelte Pflanzen, 3 Tage vor der Untersuchung im normalen Lichtrhythmus gehalten.

Zeitpunkt der Untersuchung: 10 Uhr vorm. (sonniger Tag).

K	C
Vollentwickelte Schließzellen deutlich Stärke	Spmz. außerordentlich viel Stärke
Jüngere Entwicklungsstadien zeigen wenig Stärke	Abnorm große Stomata außerordentlich viel Stärke

c) *Phaseolus coccineus* (Primärblätter)

1. Versuch: Im normalen Tageswechsel kultivierte Keimlinge.

K	C
Schließzellen deutlich Stärke	Schließzellen normaler Größe deutlich Stärke
	stark vergrößerte Stomatazellen sehr viel Stärke

2. Versuch: Nach 48stündiger Verdunkelung der Keimlinge keine merkliche Veränderung.

Nach diesen Versuchen ist eine Stellungnahme zu der Frage nach dem Stärkeauf- und -abbau in den Spmz. nicht möglich. Sicher ist Folgendes: Die Spmz. sind sowie die Schließzellen befähigt, im Dunkeln in ihren Chloroplasten Stärke zu bilden.

d) *Helianthus annuus* (Kotyledonen)

Die infolge Colchizinerung stark gestauchten *Helianthus*-Keimlinge erwiesen sich als ein ausgezeichnetes Objekt zur Klärung der Frage nach dem Stärkevorkommen in Schließzellen und Spmz. Die Kotyledonen der C-Pflanzen sind etwas größer als die der Kontrollen und lassen keine Nervatur erkennen. An der Unterseite der Keimblätter finden wir normale Stomata, daneben aber eine große Mannigfaltigkeit von abnormen Formen; Spmz., Zwillinge, Drillinge und ganz bizarre Formen.

1. Versuch: 4 Wochen alte Keimlinge, mehrere Tage verdunkelt, Epidermis der Blattunterseite.

K	C
Große vollentwickelte Schließzellen deutlich Stärke	Große Spmz. mit Chloroplasten enthalten deutlich Stärke
Kleine Stomata stärkefrei	Kleine Spmz. ohne Chloroplasten keine Stärke

2. Versuch: Colchizinierte Pflanze 48 Stunden verdunkelt, Unterseite der Kotyledonen.

Sowohl Spmz. als auch Schließzellen führen deutlich Stärke.

3. Versuch: Lichtversuch, 12 Uhr mittags, hellstes Sonnenlicht.

K	C
Schließzellen stärkefrei Spalte offen	Spmz. und Schließzellen deutlich Stärke

Versuchswiederholung am folgenden Tag:

K	C
Spalte weit offen, in den Schließzellen Spuren von Stärke	Schließzellen und Spmz. deutlich Stärke

Bei den Kontrollen ist die Abnahme der Stärke in den Schließzellen bei Belichtung deutlich zu erkennen. Ob der noch deutlichere Ausfall der Stärkereaktion bei den C-Pflanzen auf einem tatsächlichen Mehr an Stärke beruht, oder nur optisch durch die engere Zusammenballung der Chloroplasten vorgetäuscht ist, kann nicht entschieden werden.

Sicher erscheint, daß die Spmz. bei *Helianthus* genau so wie die normalen Schließzellen in den jüngeren Entwicklungsstadien nicht oder nur schwach befähigt sind (REUTER 1942) Stärke zu bilden und daß mit fortschreitender Entwicklung der Chloroplasten die Fähigkeit der Stärkebildung im Dunkeln zur Entwicklung kommt.

Ob es in der colchizinierten Pflanze zu einer Steigerung der Stärkebildung kommt oder ob eine Hemmung des Abbaus im Licht erfolgt, bleibt noch an günstigeren Objekten zu klären.

4. Vitalfärbung

Die Schließzellen färben sich, wie bekannt (LINSBAUER 1927, WEBER 1929, 1933, PEKAREK 1933) mit Neutralrot und anderen Farbstoffen in charakteristischer Weise. Im Rahmen dieser Untersuchungen war es von Interesse, wie weit auch die stationären Spmz. diese Eigenheiten der Färbbarkeit aufweisen.

a) *Phaseolus vulgaris*

1. Versuch: Primärblätter wurden mit einem Farbstoffgemisch (Neutralrot und Methylgrün [WEBER 1933] 1 : 10.000, Farbe der Mischung violett) nach der Zentrifugen-Methode infiltriert. Die Blätter blieben dann in der Farblösung liegen und wurden 16 Stunden nach der Infiltration mikroskopisch untersucht.

Schon makroskopisch ist zu erkennen, daß die Blätter der C-Pflanzen den roten Farbstoff intensiv aufgenommen haben. Im durchfallenden Licht oder auf weißer Unterlage erscheinen sie dunkelrot getönt, während die Kontrollen grün geblieben sind.

K	C
Schließzellen ungefärbt	In den Schließzellen Neutralrot-Speicherung in Tröpfchenform

2. Versuch: Primärblätter 24 Stunden im Farbstoffgemisch.

Blattoberseite

K	C
Epidermiszellen schwach rötlich, in der Nähe der Drüsenhaare stärker gefärbt	Epidermiszellen deutlich rot gefärbt, Farbstoff z. T. ausgefallen
Schließzellen ungefärbt	Schließzellen dunkelrot

Blattunterseite

K	C
Schließzellen ungefärbt	Schließzellen hell- bis dunkelrot

3. Versuch: Primärblätter 48 Stunden im Farbstoffgemisch.

K	C
Blatt grün mit schwacherer Tönung	Blatt dunkelrot getönt, Blattnerven grün.

Blattoberseite

K

Epidermiszellen:
deutliche Rotfärbung
Schließzellen ungefärbt

C

Epidermiszellen:
intensive Neutralrotspeicherung
Schließzellen ungefärbt

Blattunterseite

K

Schließzellen ungefärbt

C

Schließzellen lachsrot
(Farbstoff in großen Kugeln)

Aus diesen Versuchen, die im weiteren Verlauf mit einigen anderen Farbstoffen und auch bei geändertem pH wiederholt wurden, geht hervor, daß sich die Zellen der colchizinierten Pflanzen durch eine erhöhte Vitalfärbung auszeichnen. Verbunden ist damit eine deutliche Abnahme der Resistenz gegen die schädigende Wirkung der Farbstoffe.

b) *Lupinus* (Kotyledonen)

Die Färbung der Schließzellen mit Neutralrot wurde von PEKAREK (1933) an *Rumex acetosa* einem eingehenden Studium unterzogen. Die relative Unschädlichkeit dieses Farbstoffes und seine Eigenschaft als Indikator machen ihn für die Vitalfärbung besonders geeignet.

Für uns stand die Frage nach dem Verhalten der stationären Spmz. im Vergleich zur normal entwickelten Schließzelle im Vordergrund. Als besonders geeignetes Objekt erwiesen sich die Lupinen-Kotyledonen.

1. Versuch: Ganze Kotyledonen (colchizinierte und Kontrollen) wurden mit Neutralrotlösung (1 : 10.000) infiltriert und verdunkelt. Untersucht wurden Flächenschnitte der Kotyledonenoberseite nach 12 Stunden.

K

Schließzellen ungefärbt
Die an die Schließzellen grenzenden
Epidermiszellen stark rot gefärbt. In-
tensität der Färbung mit der Entfer-
nung von den Spaltöffnungen abneh-
mend

C

Spmz. ungefärbt
Nebenzellen und die übrigen Epider-
miszellen wie bei K.

Neutralrot-Methylgrün-Gemisch (1 : 10.000, dest. Wasser) Kurzfärbung.

Flächenschnitte der Oberseite der Kotyledonen wurden in das Farbstoffgemisch Neutralrot und Methylgrün (WEBER 1933) eingelegt und zwei bis drei Stunden später beobachtet. Das Ergebnis war überraschend:

K
Epidermiszellen und Schließzellen
rotviolett gefärbt

C
Schnittmitte: Epidermiszellen rotviolett,
Spmz. blaßgrün, an den Schnittändern
sind die Epidermiszellen tot, ungefärbt,
Spmz. rotviolett gefärbt.

nach 5 Stunden:

K
Epidermiszellen und Schließzellen
(Tröpfchenspeicherung) rotviolett

C
Epidermiszellen rotviolett,
Spmz. blaugrün.

Langfärbung

Ganze Kotyledonen wurden nach Infiltration 12 Stunden (über Nacht) im Farbstoffgemisch belassen.

K
Intensive Neutralrot-Speicherung in
den Nebenzellen, in vielen Fällen auch
in den Nachbarzellen der Nebenzellen.
Schließzellen zeigen schwächere, aber
im Farbton ganz gleiche Färbung

C
mittlere bis intensive Neutralrot-
Speicherung in den Nebenzellen.
Färbung der Spmz. nicht oder nur
sehr schwach erkennbar.

Bei Kurzfärbung verhalten sich die Spmz. anders als alle übrigen Zellen: Sie speichern Methylgrün im Zellsaft, im Gegensatz zu den anderen Zellen, welche in erster Linie aus dem Gemisch Neutralrot aufnehmen. Bei der Langfärbung (Infiltration ganzer Kotyledonen) zeigen die Spmz. geringere Färbbarkeit mit Neutralrot, Aufnahme von Methylgrün erfolgt nicht.

In Analogie zu den Versuchen von PEKAREK (1933) mit *Rumex acetosa* zeigt sich, daß auch an den Lupinen-Kotyledonen die Neutralrotfärbung an den Nebenzellen von Schließzellen und auch Spmz. (!) am raschesten und intensivsten erfolgt. Die Ursache dafür sieht PEKAREK in den anatomischen Verhältnissen: „... lediglich die an die Atemhöhle grenzenden Nebenzellen bieten verhältnismäßig große, den Farbstoffdurchtritt kaum behindernde Membranflächen dar.“ Nachdem die Farblösung nach Infiltration alle Interzellularen, in unserem Falle auch die nach außen vollkommen abgeschlossene Atemhöhle (vgl. Abb. 15 d) erfüllt, kann diese Erklärung auch für die colchizinierten Pflanzen gelten.

Die Ergebnisse der Kurzfärbung im Farbgemisch Neutralrot-Methylgrün deuten darauf hin, daß trotz der weitgehenden protoplasmatischen Ähnlichkeit von Schließzellen und Spmz. doch gewisse Unterschiede bestehen müssen, deren Natur allerdings noch nicht erkannt werden kann. Die schwächere Färbbarkeit bei der Langfärbung könnte durch eine geringere Permeabilität der Spmz. verursacht sein, was auch mit dem Ergebnis der Harnstoffversuche übereinstimmen würde.

Besprechung der Ergebnisse

Die formbestimmende Wirkung des Colchizins beschränkt sich nur auf wachstumsfähige Zellen. Wir können hier von einem Wirkungsfeld sprechen, das sich nur in der ersten Jugendentwicklung des Keimlings auf die ganze Pflanze erstreckt; hat diese jedoch einen späteren Entwicklungszustand erreicht, so beschränken sich die Wirkungen nun mehr auf die meristematischen Herde, deren Differenzierung weitgehend beeinflusst wird. Das Cytoplasma wird durch die C-Behandlung jedoch in allen, auch in den nicht wachsenden Zellen verändert. Die C-Effekte an den nicht wachstumsfähigen Zellen werden allerdings erst auf dem Wege protoplasmatischer Untersuchungen nachweisbar.

Die regelmäßig zu beobachtende Verkürzung der Plasmolysezeit (Rundungszeit der Protoplasten) kann als Folge einer Viskositätserniedrigung des Cytoplasmas gedeutet werden¹⁾. Die zweite auf plasmolytischem Wege feststellbare Plasmaveränderung besteht in der Erhöhung der Permeabilität für Harnstoff und Glycerin, die sich immer in einer starken Verkürzung der Deplasmolysezeit auswirkt. Wir gehen kaum fehl, wenn wir eine allgemeine Erhöhung der Permeabilität colchizinierter Pflanzenzellen in Erwägung ziehen, zumal auch die Ergebnisse der Färbungsversuche darauf hindeuten. Als Drittes sei die Erhöhung des osmotischen Wertes der Epidermiszellen der C-Pflanzen besonders hervorgehoben. Diese Befunde lassen sich mit den Angaben GUINOCHETs (1940), der an colchizinierten Wurzelzellen bedeutend erhöhte osmotische Werte beobachtete, in Einklang bringen. Zur Klärung dieser Steigerung des osmotischen Wertes in den Zellen colchizinierter Pflanzen bedarf es noch weiterer Untersuchungen. Sicherlich ändert sich auch sonst die Lebenstätigkeit der Pflanzenzelle nach Colchizinierung, wofür die enorme Steigerung des Ascorbinsäuregehaltes (MAIROLD und gelegentliche eigene Untersuchungen) als ein Kriterium gelten kann. Möglicherweise läßt sich auch die fallweise beobachtete Steigerung der Stärkebildung in diese Zusammenhänge eingliedern. Da es sich bei unseren Versuchen im allgemeinen nicht um polyploide Zellen handelte, soll zu den Befunden BECKER (1931), SCHLÖSSER (1936), GYÖRFFY (1941), wonach polyploide Pflanzen in der Regel über niedrige osmotische Werte verfügen, nicht Stellung genommen werden.

Die einleitend aufgeworfene Frage nach der protoplasmatischen Entwicklung der an der Teilung gehinderten Spmz. ließ sich mit Hilfe der vorliegenden Untersuchungen klären.

Während die Gestaltungspotenz der embryonalen Spmz. dem Colchizin vollkommen unterliegt, bleibt das Cytoplasma seiner Determina-

¹⁾ WADA (1940) erschließt eine Abnahme der Viskosität des Plasmas aus der Beschleunigung der Granulenzbewegung.

tion treu und wird — wenn auch häufig in einer etwas abgeschwächten Form — doch zu einem Schließzellenplasma.

In Übereinstimmung mit den Fällen phylogenetischen Funktionsverlustes (MEISSNER 1937, REUTER 1938) aus welchen hervorgeht, daß die plasmatischen Sondereigenschaften der Schließzellen auch in diesen Fällen mehr oder minder erhalten bleiben können, läßt sich folgendes sagen: Auch bei der durch Colchizin künstlich hervorgerufenen Verhinderung der normalen Entwicklung der Schließzellen differenziert sich in der älter werdenden Spmz. das Cytoplasma zum Schließzellenplasma.

Wir können annehmen, daß die protoplasmatischen Sondereigenschaften der Schließzellen bereits in der Spmz. determiniert sind und sich dann trotz Verhinderung der Teilung der Spmz. und dem Unterbleiben der Bildung funktionsfähiger Schließzellen weiter ausprägen. In einem Zusammenhang, über dessen Natur allerdings nichts ausgesagt werden kann, mit dieser Entwicklung steht offenbar die Ausbildung (vgl. REUTER 1942) und wahrscheinlich auch die Funktion der Chloroplasten in den Schließzellen, bzw. Spmz. Gelegentlich vorkommende Schließzellen, die keine Chloroplasten besitzen, verhalten sich protoplasmatisch wie Epidermiszellen.

WEBER (1930 b) sieht eine der wichtigsten Aufgaben der „protoplasmatischen Pflanzenanatomie“ in der Aufdeckung physiologischer Ungleichheit morphologisch gleicher Zellen. Im vorliegenden Fall haben wir nun den umgekehrten Fall realisiert: Protoplasmatische (physiologische) Gleichheit (in Bezug auf osmotischen Wert, Permeabilität und anderer Eigenschaften) bei morphologischer Ungleichheit.

Z u s a m m e n f a s s u n g

I. Nach Behandlung keimender Samen verschiedener Pflanzen mit Colchizinlösungen war an den Epidermiszellen der Kotyledonen (bei *Phaseolus* in denen der Primärblätter) folgender Effekt festzustellen:

1. Eine bedeutende Verkürzung der Plasmolysezeit, ein Befund der auf Verringerung der Viskosität des Cytoplasmas hindeutet.

2. Eine bedeutende Verkürzung der Deplasmolysezeit in Harnstoff- und Glycerinlösungen; die Ursache kann in einer Erhöhung der Permeabilität gesehen werden.

3. Eine Erhöhung der Fähigkeit der Aufnahme für Neutralrot und andere Vitalfarbstoffe.

4. Eine Erhöhung des osmotischen Wertes.

II. Was die Spmz. betrifft, so wurde folgendes ermittelt:

1. Die Harnstoffpermeabilität der persistierenden Spmz. ist höher als die der übrigen Epidermiszellen — allerdings nicht ganz so hoch wie die normaler Schließzellen.

2. Mit dem Altern der Keimblätter nimmt die Harnstoffpermeabilität der Spmz. wie in den Schließzellen ab und gleicht sich derjenigen der übrigen Epidermiszellen vollkommen an.

3. Der osmotische Wert der Spmz. ist in analoger Weise wie der der Schließzellen wesentlich höher als in den übrigen Epidermiszellen.

4. Mit dem Altern der Keimblätter nimmt der osmotische Wert der Epidermiszellen und Schließzellen, in den colchizinierten Pflanzen der osmotische Wert der Spmz. und der Epidermiszellen in gleicher Weise ab.

5. Die Chloroplasten der Spmz. sind ebenso wie die der Schließzellen befähigt, im Dunkeln Stärke zu bilden. In einzelnen Fällen hat es den Anschein, als ob in den C-Pflanzen in den Spmz. mehr Stärke gebildet würde als in den Schließzellen der Kotyledonen normaler Pflanzen.

6. Bei einem annähernd gleichen Verhalten bei Vitalfärbung mit Neutralrot zeigen sich bei Verwendung eines Neutralrot-Methylgrün-gemisches Unterschiede zwischen Spmz. und Schließzellen; sie kommen in einer verschiedenen Aufnahmefähigkeit für Methylgrün zum Ausdruck.

7. In der Diskussion wird besonders auf die weitgehende protoplasmatische Ähnlichkeit zwischen den Dauer-Spmz. und den normal entwickelten Schließzellen hingewiesen.

Literatur

- AMBRONN, 1884: Über Poren in den Außenwänden der Epidermiszellen, Jahrb. wiss. Bot. 14.
- AMELUNG, 1893: Über mittlere Zellgrößen. Flora 77.
- AMLONG, 1936: Zur Frage der Wuchsstoffwirkung auf das Wurzelwachstum. Jahrb. wiss. Bot. 83.
- BHADURI, 1939: A study of the effect of different forms of colchicine on the roots of *Vicia Faba* L. Journ. Roy. Micros. Society 59.
- BECKER, 1931: Osmotische Werte tetraploider Pflanzen. Z. Vererbungslehre 60.
- BELEHRADEK, 1924: La viscosité du protoplasma vivant et ses rapports avec l'activité et le vieillissement cellulaires. Publ. Fac. Med. Brno 3.
- BLAKESLEE and AVERY, 1927: Methods of inducing doubling of chromosomes in plants. Journ. Hered. 28.
- BOAS und GISTL, 1939: Über einige Colchizinwirkungen. Protoplasma 33.
- BONNER, 1934: Journ. gen. Phys. 18, zitiert nach Borgström.
- BORGSTÖM, 1939: The transverse reactions of plants. Lund.
- BÜNNING & SAGROMSKY, 1948: Die Bildung des Spaltöffnungsmusters in der Blattepidermis. Ztschr. Naturforschung 3 b.
- CZAJA, 1935 a: Polarität und Wuchsstoff. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 53.
— 1935 b: Wurzelwachstum, Wuchsstoff und die Theorie der Wuchsstoffwirkung. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 53.
- DERMEN, 1938: A cytological analysis of polyploidy induced by colchicine and by extremes of temperature. Journ. Hered. 29.

- DERMEN and BROWN, 1940: Amer. J. Canc. **38**.
- DRAWERT, 1942: Beobachtungen an den Spaltöffnungen und den Blatthaaren von *Tradescantia virginica* L. Flora **135**.
- DUSTIN, HAVAS et LITS, 1937: Action de la colchicine sur les divisions cellulaires chez les végétaux. C. r. ass. anat. Bruxelles.
- EIGSTI, 1938: A cytological study of colchicine effects in the induction of polyploidy in plants. Proc. Nat. Acad. Sc. **24**.
- ERNOULD, 1946: L'autopolyploidie expérimentale chez la betterave. Cellule **50**.
- GERASSIMOFF, 1902: Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Masse des Zellkerns. Ztschr. allg. Physiol. **1**.
- GERTZ, 1919: Studier ofver Klytöppningarnas morfologie, med sarskild hänsyn till derar patologiska utbildningsformer. Lunds Univ. Årsskr. 1919, II.
- GOEBEL, 1922: Gesetzesmäßigkeiten im Blattaufbau. Bot. Abhandl. Jena **1**.
- GOUVENTAK, 1936: zitiert nach SCHLENKER, 1937.
- GRAVIS, 1898: Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Tradescantia virginica* L. Bruxelles.
- GUINOCHET, 1940: Sur quelques modifications des réactions physicochimiques de la cellule végétale, par les substances mitoinhibitrices. C. r. Acad. sc. Paris **210**.
- GUTTENBERG, 1905: Beiträge zur Physiologischen Anatomie der Pilzgallen. Leipzig.
- 1942: Über die Bildung und Aktivierung des Wuchsstoffes in den höheren Pflanzen. Naturwiss. **30**.
- GYÖRFFY, 1940: Die Colchizinmethode zur Erzeugung polyploider Pflanzen. Züchter, **12**.
- 1941: Untersuchungen über den osmotischen Wert polyploider Pflanzen. Planta **32**.
- HABERLANDT, 1924: Zur Entwicklungsphysiologie des Spaltöffnungsapparates. Sitzb. ber. Preuß. Akad. Wiss. **32**.
- HAVAS, 1937: Colchicine, „Phytocarcinomata“ and Plant Hormones. Nature **140**.
- 1938: Is colchicine a „phytohormon“? Growth **2**.
- HEINEMANN, 1926: Zur Kenntnis der Oberhaut am Maisstengel. Beih. Bot. Zbl. B **42**.
- HÖFLER und WEBER, 1926: Die Wirkung der Äthernarkose auf die Harnstoffpermeabilität von Pflanzenzellen. Jahrb. wiss. Bot. **65**.
- ILJIN, 1915: Die Regulierung der Spaltöffnungen im Zusammenhang mit der Veränderung des osmot. Druckes. Beih. Bot. Zbl. B **32**.
- IRST und REISS, 1936: Zur Physiologie der Wuchsstoffe. II. Z. f. Bot. **30**.
- KELLE, 1934: zitiert nach REUTER, 1942.
- KOCH, 1934: Untersuchungen über den Quer- und Längstransport der Wuchsstoffe in Pflanzenorganen. Planta **22**.
- KOLDA, 1937: Zur Anatomie etiolierter und periodisch belichteter Pflanzen und über die Wirkung nachträglicher Kultur im Licht. Beih. Bot. Zbl. B **57**.
- KUHLMANN, 1945: Unveröffentlicht.
- KÜSTER, 1907: Über die Beziehungen der Lage des Zellkerns zu Zellenwachstum und Membranbildung. Flora **97**.
- 1925: Pathologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. Jena.
- 1930: Anatomie der Gallen. Handb. d. Pflanzenanatomie **5/I**, Berlin.

- LEVAN, 1938: The effect of colchicine on root mitoses in *Allium*. *Hereditas* 24.
 — 1942: The macroscopic colchicine effect — a hormonal action? *Hereditas* 28.
- LINSBAUER, 1916: Die physiologischen Arten der Meristeme. *Biol. Zbl.* 36.
 — 1927: Weitere Beobachtungen an Spaltöffnungen. *Planta* 3.
 — 1930: Die Epidermis. *Handb. d. Pflanzenanatomie* 4. Berlin.
 — 1931: Über einige Spaltöffnungsanomalien. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 49.
- LLOYD, 1908: The physiology of stomata. *Carn. Inst. Washington* 8.
- MAIROLI, 1943: Studien an colchizinierten Pflanzen. *Protoplasma* 37.
- MEISSNER, 1937: Protoplasmatische Anatomie der Wasserspalten. *Protoplasma* 28.
- NEBEL and RUTTLE, 1938: The cytological and genetical significance of colchicine. *Journ. Hered.* 29.
- NĚMEC, 1910: Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Berlin.
- PEKAREK, 1933: Über die Aziditätsverhältnisse in den Epidermis- und Schließzellen bei *Rumex acetosa* im Licht und im Dunkeln. *Planta* 21.
- PRILLIEUX, 1875: Tumeurs produits sur les bois des pommiers par le puceron lanigère. *C. R. Acad. Sc. Paris* 80.
- REUTER, 1942: Beobachtungen an den Spaltöffnungen von *Polypodium vulgare* in verschiedenen Entwicklungsstadien. *Protoplasma* 36.
- ROSING, 1908: Der Zucker- und Stärkegehalt in den Schließzellen offener und geschlossener Spaltöffnungen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 26 a.
- RUGE, 1937: Untersuchungen über den Einfluß des Hetero-Auxins auf das Streckungswachstum des Hypokotyls von *Helianthus annuus*. *Zeitschr. f. Bot.* 31.
- SACHS, 1887: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig.
- SATŌ, 1939: The effect of colchicine on meiosis in *Aloinae*. *Bot. Mag.* 53.
- SCHEITTERER und WEBER, 1930: Hypotonie-Tod von Pflanzenzellen. *Protoplasma* 10.
- SCHLENKER, 1937: Die Wuchsstoffe der Pflanzen. München/Berlin.
- SCHLÖSSER, 1936: Befruchtungsschwierigkeiten bei Autopolyploiden und ihre Überwindung. *Züchter* 8.
- SCHWENDENER, 1881: Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. *Ges. Bot. Mitt., Berlin*.
- SCOTT and PRIESTLEY, 1925: Leaf and Stem Anatomy of *Tradescantia fluminensis* Vell. *Journ. Linn. Soc. Bot.* 47.
- SHIMAMURA, 1939: Cytological studies of polyploidy induced by colchicine. *Cytologia* 9.
- SÖDING, 1936: Über den Einfluß von Wuchsstoff auf das Dickenwachstum der Bäume. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 54.
- SOLEREDER und MEYER, 1929: Systematische Anatomie der Monokotyledonen. IV., Berlin.
- SNOW and LE FANU, 1935: Activation of cambial growth. *Nature* 135.
- STRASBURGER, 1866/67: Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. *Jahrb. wiss. Bot.* 5.
- STRAUB, 1941: Wege zur Polyploidie. Berlin.
- STRUGGER und WEBER, 1926: Zur Physiologie der Stomata-Nebenzellen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 44.

- WADA, 1940: Lebendbeobachtung über die Einwirkung des Colchizins auf die Mitose, insbesondere über die Frage der Spindelfigur. *Cytologia* 11.
- WALKER, 1938: The effect of colchicine on somatic cells of *Tradescantia paludinos*. *Journ. Arnold. Arboretum* 19.
- WASSERMANN, 1924: Beiträge zur Kenntnis der Morphologie der Spaltöffnungen. *Bot. Arch.* 5.
- WEBER, 1926: Die Schließzellen. *Arch. exp. Zellforschung* 3.
- 1927: Vitale Blattinfiltration (Eine zellphysiologische Hilfsmethode). *Protoplasma* 1.
  - 1929: Vakuolen-Kontraktion, Tropfenbildung und Aggregation in Stomata-Zellen. *Protoplasma* 9.
  - 1930 a: Permeabilität der Stomata-Zellen. *Protoplasma* 10.
  - 1930 b: Protoplasmatische Pflanzenanatomie. *Protoplasma* 8.
  - 1931: Harnstoff-Permeabilität ungleich alter *Spirogyra*-Zellen. *Protoplasma* 12.
  - 1932: Harnstoff-Permeabilität ungleich alter Stomata-Zellen. *Protoplasma* 14.
  - 1933: Zur Permeabilität der Schließzellen. *Protoplasma* 19.
  - 1940: Kurzzellen-Schließzellen von *Iris japonica*. *Protoplasma* 35.
  - 1943: Spaltöffnungsapparat-Anomalien colchiziniertes *Tradescantia*-Blätter. *Protoplasma* 37.
- WEISSENBÖCK und STERN, 1939: Wuchsstoffinjektionen bei Pflanzen. *Bot. Arch.* 39.
- WERNER, 1939: Untersuchung über die Möglichkeit der Erzeugung polyploider Kulturpflanzen durch Colchizinbehandlung. *Der Züchter* 11.
- WETTSTEIN, 1922: Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. I. Berlin-Dahlem.
- WINKLER, 1916: Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. *Ztschr. f. Bot.* 8.
- ZIEGENSPECK, 1942: Die Mizellierung der Achsenmeristeme und ihre Bedeutung f. d. Wachstumsrichtung. *Bot. Arch.* 43.
- 1942 a: Die Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen einiger Monokotylen im Lichte der Mizellierung und phys. chem. Beschaffenheit der Wände. *Protoplasma* 37.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1950

Band/Volume: [2_1-3](#)

Autor(en)/Author(s): Weissenböck Konrad

Artikel/Article: [Studien an colchizinierten Pflanzen, II. Teil: Protoplasmatische Untersuchungen. 134-152](#)