

Biologiske Meddelelser
udgivet af
Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab
Bind 23, no. 5

Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk. 23, no. 5 (1957)

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DETERMINATION UND DIFFERENZIERUNG

4. ÜBER DEN AUFBAU
DES ZELLWANDGERÜSTES DER PFLANZEN UND
DIE DETERMINATION DESSELBEN

VON

P. BOYSEN JENSEN

With a Summary in English



København 1957
i kommission hos Ejnar Munksgaard

DET KONGELIGE DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB udgiver følgende publikationsækkker:

THE ROYAL DANISH ACADEMY OF SCIENCES AND LETTERS issues the following series of publications:

| | <i>Bibliographical Abbreviation</i> |
|---|---|
| Oversigt over Selskabets Virksomhed (8°) <i>(Annual in Danish)</i> | Overs. Dan. Vid. Selsk. |
| Historisk-filosofiske Meddelelser (8°) Historisk-filosofiske Skrifter (4°) <i>(History, Philology, Philosophy, Archeology, Art History)</i> | Hist. Filos. Medd. Dan. Vid. Selsk. Hist. Filos. Skr. Dan. Vid. Selsk. |
| Matematisk-fysiske Meddelelser (8°) Matematisk-fysiske Skrifter (4°) <i>(Mathematics, Physics, Chemistry, Astronomy, Geology)</i> | Mat. Fys. Medd. Dan. Vid. Selsk. Mat. Fys. Skr. Dan. Vid. Selsk. |
| Biologiske Meddelelser (8°) Biologiske Skrifter (4°) <i>(Botany, Zoology, General Biology)</i> | Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk. Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk.] |

Selskabets sekretariat og postadresse: Dantes Plads 5, København V.

The address of the secretariate of the Academy is:

*Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab,
Dantes Plads 5, København V, Denmark.*

Selskabets kommissionær: EJNAR MUNKSGAARD's Forlag, Nørregade 6,
København K.

The publications are sold by the agent of the Academy:

EJNAR MUNKSGAARD, Publishers,
6 Nørregade, København K, Denmark.

Biologiske Meddelelser
udgivet af
Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab
Bind **23**, no. 5

Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk. **23**, no. 5 (1957)

UNTERSUCHUNGEN
ÜBER DETERMINATION UND
DIFFERENZIERUNG

4. ÜBER DEN AUFBAU
DES ZELLWANDGERÜSTES DER PFLANZEN UND
DIE DETERMINATION DESSELBEN

VON

P. BOYSEN JENSEN

With a Summary in English



København 1957
i kommission hos Ejnar Munksgaard

Synopsis.

Wenn junge Prothallien von *Pteris longifolia* auf Agar, der 2,4-D oder 2M-4Cl enthält, kultiviert werden, entstehen kallusähnliche Bildungen. Werden die Gifte durch Nährlösung ersetzt, treten Differenzierung und Bildung normaler Prothallien ein.

Da man somit die Wirkung des determinierenden Faktors ausschalten kann, während Wachstum und Zellteilung fortgesetzt werden, muss der erstere Vorgang den letzteren übergeordnet sein. Der determinierende Faktor wird durch Gifte nicht verändert.

Es ist nicht möglich die Wirkung des determinierenden Faktors auf Stoffe, Strukturen oder elektrische Potentiale zurückzuführen. Soweit man es beurteilen kann, sind in dem anorganischen Bereich keine Elemente vorhanden, mit welchen der determinierende Faktor verglichen oder aus welchen er abgeleitet werden kann.

1. Einleitung.

Sowohl bei Tieren als bei Pflanzen wird die Gestaltung durch das Plasma oder durch einen an das Plasma geknüpften Faktor geregelt. Weil aber bei den Pflanzen das Plasma von Zellwänden wie in einem Kerker eingeschlossen ist, muss es, um selbst wachsen zu können, erst ein Wachstum der Zellwände oder Teile derselben hervorrufen. Wachstum einer Pflanze ist primär Wachstum der Zellwände.

Dies geht besonders deutlich aus der Betrachtung von *Caulerpa* hervor. Obschon dieser Organismus einzellig ist, ist er doch im Besitze einer reichen, morphologischen Differenzierung, indem er ausser einer Hauptachse assimilierende Thalluslappen und Rhizoiden besitzt. Diese Teile entstehen dadurch, dass an bestimmten Orten an der Hauptachse ein Wachstum der Zellwand einsetzt, so dass Ausstülpungen gebildet werden, die sich zu flachen, blattähnlichen Assimilatoren oder verzweigten Rhizoiden entwickeln. Gleichzeitig mit der Vergrösserung des Zellvolumens tritt ein Wachstum des Plasmas ein.

Bei höheren Pflanzen ist der Pflanzenkörper durch die Epidermis nach aussen abgegrenzt. Die Epidermis der oberirdischen Teile einer einjährigen Keimpflanze ist dieselbe, die diese Teile der Pflanze das ganze Leben hindurch bekleidet. Gleichzeitig damit, dass sie wächst, werden in mannigfaltigster Weise Ausstülpungen und Faltungen der Epidermis gebildet, so dass sie alle Pflanzenorgane, Achsenorgane, Laubblätter, Perianthblätter, Staubfäden und Fruchtblätter überzieht.

In ähnlicher Weise wie bei *Caulerpa* wird auch bei höheren Pflanzen das Wachstum durch Wachstum der Zellwände eingeleitet. Soll z. B. ein Blatt gebildet werden, so geschieht dies dadurch, dass die Zellwände der Epidermis und einiger der darunterliegenden Schichten an einem begrenzten Ort in der Nähe der Stengelspitze zu wachsen anfangen. Die Epidermis wölbt

sich empor, es entsteht ein kleiner, kreisförmiger Höcker. Gleichzeitig damit, dass das Volumen der Zellen durch das Wachstum der Zellwände vergrössert wird, tritt auch ein Wachstum des Plasmas der Zellen ein. Ferner treten Zellteilungen und Bildung neuer Zellwände ein, die neuen Zellwände sind in der Epidermis vorwiegend Antiklinen, in den inneren Zellen in dem Höcker anfangs Periklinen. Unter fortwährendem Wachstum der Zellwände und Zellteilungen mit Bildung neuer Zellwände wächst der Höcker zu einem fingerförmigen Körper aus, an den Flanken desselben entsteht später durch Marginalwachstum eine Blattfläche. Die neuen Zellwände in dem Mesophyll werden so orientiert, dass der künftige histologische Bau der Blätter, der durch die folgenden Vorgänge, Zellstreckung und Differenzierung der gestreckten Zellen, erreicht werden soll, vorbereitet wird.

Da die Epidermis die Pflanze nach aussen abgrenzt, taucht die Frage auf, ob es das Wachstum der Epidermis oder dasjenige der inneren Gewebe ist, das die äussere Gestalt der Pflanzen bestimmt. Eine Antwort auf diese Frage ergibt sich, wenn man die Blattformen der Chimaeren betrachtet. Bei *Solanum tubigenense* besteht die Epidermis aus Tomatenzellen, die inneren Gewebe sind dagegen aus *Solanum nigrum*zellen gebildet. Die Blätter sind nicht wie bei *Solanum* ganzrandig, sondern schwach gelappt, und auch die Kelchblätter und die Früchte sind grösser und mehr tomatenähnlich als bei *Solanum*. Man muss daher schliessen, dass die Epidermis nicht einen passiven Überzug der inneren Gewebe bildet, sondern dass sie an der Gestaltung der Blätter und der Früchte, wenn auch in beschränktem Umfang, aktiv beteiligt ist.

Es geht aus dem Angeführten hervor, dass die Gestaltung der Pflanzen sowie auch die innere Struktur derselben durch den Bau des Zellwandgerüsts bestimmt wird. Der Aufbau desselben kann auf ein gleichmässiges oder ungleichmässiges Flächen- oder Dickenwachstum der Zellwände und auf die Bildung neuer Zellwände zurückgeführt werden.

Hinsichtlich des Wachstums der Zellwände unterscheidet man zwischen Flächen- und Dickenwachstum.

Flächenwachstum. Nach Untersuchungen über das Flächen-

wachstum in der Spitze der Wurzelhaare von *Phleum* (BOYSEN JENSEN 1954) ragt die Plasmaoberfläche, die mit Zellulosenbildnern besetzt ist, als Papillen oder Käbme in die Zellwand hinein. Die Zellwand wird durch den Turgordruck gedehnt, und die Zellulosenbildner erzeugen Zellulosenfibrillen, die zwischen den schon vorhandenen eingelagert werden. Namentlich in der Spitze der Membrankuppe werden unaufhörlich neue Plasma-papillen in die Zellwand hineingeschoben.

Auch in anderen Zellen dürfte das Flächenwachstum durch eine Zusammenwirkung von Turgordruck und Intussusceptions-wachstum zustandekommen. In den jüngsten meristematischen Zellen müssen auch neue Papillen in die Zellwand hineinge-schoben werden, ob dasselbe während der Zellstreckung der Fall ist, muss vorläufig dahingestellt bleiben.

Das Flächenwachstum kann gleichmässig über die ganze Zellwand verteilt sein, ist aber am häufigsten ungleichmässig. Ein Beispiel eines sehr starken lokalen Wachstums ist die Bil-dung eines Wurzelhaares, die häufig an dem apikalen Ende einer Epidermiszelle stattfindet. Dieses lokale Wachstum kommt da-durch zustande, dass ein mehr oder weniger grosser Teil der Zellulosenbildner, die ursprünglich gleichmässig über die Zell-wand verteilt sind, sich an dem apikalen Ende der Zelle anhäuft (BOYSEN JENSEN 1955).

Auch in den prismatischen oder zylindrischen Zellen, die in Stengeln und Wurzeln bei der Zellstreckung entstehen, ist das Wachstum nicht gleichmässig, es wachsen nur die tangentialen und radialen Wände, die transversalen dagegen nur wenig. Und nicht einmal in den tangentialen und radialen Wänden ist das Wachstum gleichmässig. SINNOTT and BLOCH (1939) haben in einer schönen Untersuchung gezeigt, dass in der Wurzelepidermis von *Pleum*, deren Zellreihen aus wechselweise kurzen und langen Zellen zusammengesetzt sind, die Anpassung der verschiedenen Zellreihen aneinander unter anderem dadurch zustande kommt, dass der Teil der Zellwand einer langen Zelle, der mit einer kurzen Zelle in Berührung steht, langsamer wächst als der übrige Teil der Zellwand. Auch dieses ungleichartige Wachstum der Zellwand dürfte wahrscheinlich in ähnlicher Weise wie die Bildung der Wurzelhaare durch eine Verschiebung der Zellulo-senbildner zustandekommen.

Die Verschiebung der Zellulosenbildner geschieht in einigen Fällen mit grosser Schnelligkeit. Wenn Wurzeln von *Phleum* in eine Lösung von IES gelegt werden, wachsen die Wurzelhaare bisweilen wellenförmig (Abb. 1). Diese Wachstumsweise muss dadurch zustandekommen, dass das System der Zellulosenbildner, das sich in der Spitze des Wurzelhaares befindet (vgl. BOYSEN JENSEN 1955), hin und her pendelt, so dass der Neuzuwachs wechselweise an der linken und rechten Seite der Spitze zu liegen kommt. Es kann dann entweder das Pendeln der Zellulosenbildner aufhören und das Wurzelhaar gerade weiter wachsen (Abb. 1,2) oder das System der Zellulosenbildner kann in zwei Teile zerreißen. Es entsteht dann eine Gabelung (Abb. 1,3).

Mit welcher Geschwindigkeit die Verschiebung der Zellulosenbildner stattfindet, vermag ich nicht zu sagen, weil ich nicht Gelegenheit gehabt habe, das wellenförmige Wachstum eines Wurzelhaares unter dem Mikroskop zu verfolgen. Wenn man aber von der Wachstumsgeschwindigkeit eines normalen Wurzelhaares ausgeht, kann man schätzen, dass das Hin- und Herpendeln etwa eine Stunde dauert.

Dickenwachstum. Wenn eine Wurzel von *Phleum* in eine Lösung von Kongorot gelegt wird, wird die Adhäsion zwischen Plasma und Zellwand aufgehoben; das Plasma zieht sich aus der Zellwand heraus, die Zellulosenbildner in der Spitze der Wurzelhaare setzen ihre Wirksamkeit fort und bilden eine Verdickung an der inneren Seite der Zellwand. Man darf annehmen, dass die normalen Verdickungen in ähnlicher Weise entstehen. Wenn die Zellulosenbildner gleichmässig über die Plasmaoberfläche verteilt sind, entsteht eine gleichmässige Verdickung (Steinzellen), häufiger aber ordnen sie sich zu einem bestimmten Muster an, es entstehen dann ring-, netz- oder schraubenförmige Verdickungen (Trakeiden und Gefässe).

Die Anordnung der neuen Zellwände. Dieselbe wird durch die Lage der Zellkerne und die Orientierung der Kernspindeln bestimmt.

In den meristematischen Zellen liegt der Zellkern ungefähr in der Mitte der Zelle, und bei der Zellteilung werden zwei gleich grosse Zellen gebildet. In *Equisetum*sporen, in den Zellen des *Sphagnum*blattes (ZEPF 1952) und in vielen anderen Fällen liegt der Zellkern dagegen exzentrisch, und bei der Zellteilung

entstehen zwei Zellen von ungleicher Grösse und oft mit verschiedenen Entwicklungsmöglichkeiten.

Die Orientierung der Kernspindel kann durch äussere Faktoren bestimmt sein. Bei der ersten Teilung der *Equisetum*sporen

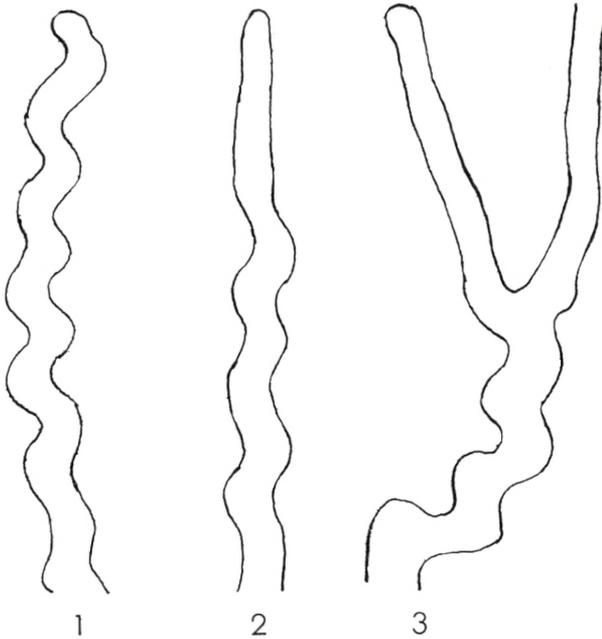


Abb. 1. Wellenförmiges Wachstum bei Wurzelhaaren von *Phleum*, 1) permanentes, 2) transitorisches wellenförmiges Wachstum, 3) Gabelung. Zeichenapp. 400/1.

steht die Längsachse der Kernspindel in der Richtung des einfallenden Lichtes.

In den meisten Fällen aber ist die Orientierung der Kernspindel autonom. Bei niederen Pflanzen findet sich im Plasma ein Körper, das Zentrosom. Vor der Kernteilung teilt dasselbe sich in zwei, diese beiden Teile rücken von einander aus, legen sich einander gegenüber an den Zellkern und umgeben sich mit einer Strahlensonne. Die Plätze, die sie einnehmen, sind die Pole der Kernspindel bei der folgenden Zellteilung.

Bei den höheren Pflanzen sind keine Zentrosomen vorhanden, aber auch bei diesen ist das Plasma für die Orientierung der Kernspindel massgebend. Das geht aus Untersuchungen von SINNOTT und BLOCH (1941) über die Zellteilung in vakuolisier-

ten Zellen hervor. Es werden von dem randständigen Plasma Stränge gebildet, die die Vakuole durchziehen. In diese wandert der Kern ein, so dass er in die Mitte der Zelle zu liegen kommt. Die Stränge, die von dem Kern zum Randplasma ausgehen, bilden einen Kreuz. Die beiden Achsen des Kreuzes sind jedoch nicht gleichwertig. Während die kürzere Achse aus Einzelsträngen gebildet wird, besteht die längere Achse dagegen aus einer Plasmaplatte, die aus anastomierenden Strängen zusammengesetzt ist. In diese kommt die künftige Zellwand zu liegen.

Die Orientierung der Kernspindel und die Lage der Zellwand ist somit durch Vorgänge im Plasma bestimmt, ein neuer Beweis dafür, dass das Plasma und nicht der Kern für die Gestaltungsvorgänge bestimmend ist.

Das Wachstum der Zellwände und die Bildung neuer Zellwände verlaufen in gesetzgebender, für jede Art spezifischer Weise. Das schliessliche Ergebnis derselben ist das Zellwandmuster der betreffenden Pflanzenart. Der Verlauf dieser Vorgänge wird vom Plasma geregelt, und es müssen somit in demselben oder an dasselbe geknüpft determinierende Faktoren vorhanden sein, die die Entstehung des Determinations- und Zellwandmusters hervorrufen.

Wie verwickelt die Vorgänge bei der Entstehung des Zellwandrüsts sind, erhellt, wenn man sich die Entwicklung einer sehr einfach gebauten Pflanze, z. B. eines Moores, vergegenwärtigt.

Es treten nacheinander eine Reihe verschiedener Zellwandmuster auf, das erste und zweite bei der Entwicklung des Protonemas, das aus Chloronemafäden mit quergestellten und aus Rhizoiden mit schiefen Querwänden besteht, das dritte und vierte bei der Entwicklung der Moospflanze, die aus dem Stengel mit einer dreiseitigen, pyramidenförmigen Scheitelzelle und den Blättern mit einer zweiseitigen Scheitelzelle besteht. Das fünfte und sechste Zellwandmuster treten bei der Entwicklung der Archegonien und Antheridien auf. Aus der befruchteten Eizelle entsteht dann der Sporophyt mit etwa 10 verschiedenen Zellwandmustern, nämlich denjenigen des Haustoriums, der Seta, der Columella, des Archespors, des Assimilationsgewebes,

der Epidermis mit Spaltöffnungen, des Peristoms, des Deckels, des Annulums und der Kalyptra.¹

In jeder einzelnen Zelle wird das Wachstum der Zellwand so geregelt und bei der Zellteilung wird die Achse der Kernspindel so orientiert, wie es der Fall sein muss, wenn diese verwickelten Zellwandmuster zustande kommen sollen.

Untersuchungen über die Entstehung des Zellwandgerüsts sind einmal sehr wichtig, weil dieses Gerüst massgebend für die Gestaltung der Pflanzen ist. Ferner steht der Aufbau des Zellwandgerüsts einerseits in Beziehung zu relativ einfachen biochemischen Vorgängen, indem man die Zellulosenbildung in Analogie zu der Stärkebildung als einen enzymatischen Vorgang auffassen muss, andererseits steht dieser Aufbau in Beziehung zu den grundlegenden ontogenetischen Vorgängen, indem er ortsgemäss verläuft. Wir stehen somit dem Problem gegenüber: Wie ist es möglich, dass ein enzymatischer Vorgang ortsgemäss verlaufen kann? Vorläufig wird man annehmen müssen, dass zwei Möglichkeiten vorhanden sind: Entweder eine richtungsbestimmte Verschiebung der Zellulosenbildner, so dass diese an einem bestimmten Ort angehäuft werden, oder eine ortsbestimmte Neubildung oder Aktivierung von Zellulosenbildnern oder anderen Stoffen, die die Wirkung der Zellulosenbildner in der einen oder anderen Weise beschleunigen können.

Die Erhellung des Aufbaues des Zellwandgerüsts dürfte zu den einfachsten Problemen der Gestaltungsphysiologie gehören. Wenn es nicht möglich sein sollte, diese Aufgabe zu lösen, darf man es vermutlich als vollkommen ausgeschlossen ansehen, dass es gelingen sollte, die weit schwierigere Aufgabe der Erhellung des Aufbaues des Protoplasmas zu bewältigen.

Die Mittel, deren man sich bedienen muss, wenn man versuchen will, sich dem Verständnis des Aufbaues des Zellwandgerüsts zu nähern, sind einmal direkte Beobachtung des Zellwandwachstums und der Bildung neuer Zellwände in lebenden Pflanzen, und ferner Untersuchungen über die Einwirkung äus-

¹ Die verschiedenen Zellwandmuster in dem Gametophyten und dem Sporophyten sind nicht durch die Unterschiede in den Chromosomenzahlen der zwei Generationen bedingt. Es ist möglich, durch Regenerationsversuche aus der Seta Protonemafäden mit diploider Chromosomenanzahl zu entwickeln. Die Fäden bilden in gewöhnlicher Weise diploide Moospflanzen. Diese haben zwar grössere Zellen und grössere Blätter, sind aber im übrigen den gewöhnlichen haploiden Moospflanzen ähnlich (v. WETTSTEIN 1927).

serer Faktoren auf diese Vorgänge. Man hat dabei den grossen Vorteil, dass man bei geeigneten Versuchsobjekten die Entstehung und das Wachstum der Zellwände in den lebenden Pflanzen direkt unter dem Mikroskop verfolgen kann.

Es ist früher gezeigt worden, dass man das normale Verteilungsmuster der Zellulosenbildner in der Spitze von Wurzelhaaren durch Gifte zerstören kann (BOYSEN JENSEN 1955). Es ist gleichfalls bekannt, dass man durch Trijodbenzoesäure und andere Stoffe tiefgehende Veränderungen in der Gestaltung der Pflanzen hervorrufen kann (ZIMMERMANN und HITSCHCOCK 1942, GORTER 1949, 1951, HARDER und OPPERMAN 1952, LINSER, FROHNER und KIRSCHNER 1955 u. a.). Von besonderer Bedeutung für die folgenden Untersuchungen ist der Nachweis, dass man durch Gifte verschiedene Pflanzenteile in kallusähnliche Gewebe umwandeln kann. Das ist z. B. der Fall mit dem Chloronema von Moosen (BÜNNING und v. WETTSTEIN 1953, v. WETTSTEIN 1953), und mit Farnprothallien (SOSSOUNTZOV 1953, MOHR 1956 u. a.). Bei höheren Pflanzen tritt als Folge der Einwirkung von 2,4-D im Stengel eine starke Vermehrung der Zellen in der Endodermis, in dem Pericycl und dem Kambium ein, so dass Schichten von proliferierendem Gewebe gebildet werden können. (TURKEY, HAMMER and IMHOF 1945, EAMES 1950 u. a.).

Um die Wirkung von Giften auf den Aufbau des Zellwandgerüsts und damit auf die Gestaltung einer Pflanze näher verfolgen zu können, wurde ein möglichst einfaches Versuchsobjekt, nämlich das Prothallium von *Pteris longifolia* gewählt. Über die Ergebnisse dieser Untersuchungen soll im folgenden berichtet werden.

2. Methodisches.

Die Prothallien wurden auf 0,6 %iger Agar gezüchtet.

1^{ste} Methode. Wenn man die Entwicklung eines bestimmten Prothalliums verfolgen will, geht man in folgender Weise vor.

Auf einem Objektträger werden zwei Glasringe, wie sie für Herstellung feuchter Räume benutzt werden (Diameter 1,5 cm, Höhe 0,8 cm) mit Agar festgeklebt. Die Glasringe werden ganz mit 0,6 %iger Agar (in $\frac{1}{2}$ I_b + II (BOYSEN JENSEN 1950 (1) gelöst) gefüllt. Soll die Einwirkung eines Giftes auf die Entwicklung

untersucht werden, wird dasselbe in der erwünschten Konzentration in dem Agarsubstrat gelöst. Wenn der Agar erstarrt ist, werden Sporen von einem Stück eines *Pteris*blattes direkt auf die Agaroberfläche ausgeschüttelt. Die *Pteris*blätter dürfen nicht in allzu trockener Luft aufbewahrt werden, weil dann gleichzeitig mit den Sporen zu viele Unreinheiten auf die Agaroberfläche gelangen. Gelegentlich findet man auf der Oberfläche leere Sporangien, was jedoch für die Versuche ohne Belang ist. Der Objektträger mit den Agarringen wird in einer Petrischale (10×2 cm), deren Boden mit feuchtem Filtrierpapier bedeckt ist, untergebracht. Die Schale wird mit einem Ring von schwarzem Papier umgeben und mit einer oder zwei Schichten von rotem Zellophanpapier oder mit einer Schicht Pergamentpapier, je nachdem ob man mit rotem Licht oder mit Tageslicht arbeiten will, und ferner mit einer Glasplatte bedeckt. Wenn das Licht schwach wird, arbeitet man am besten ohne Pergament. Das Präparat wird in ein Nordfenster bei Zimmertemperatur ($18-22^\circ$) gestellt.

Wenn die Prothallien untersucht werden sollen, legt man das Objektglas unter das Mikroskop und untersucht die Agaroberfläche mit schwachen Vergrößerungen (etwas $8 \times 10 \times 1\frac{1}{2}$). Es bildet sich häufig an der Oberfläche der Prothallien eine dünne Luftschicht, die eine zellenähnliche Kammerung besitzt und daher zu Täuschungen Anlass geben kann. Man tröpfelt daher 2—3 Tropfen derselben Flüssigkeit, in die der Agar gelöst ist, auf die Oberfläche, wobei die Luftschicht verschwindet.

Man kann dann die Lage eines bestimmten Prothalliums mit Hilfe der Masstäbe des Objektführers fixieren und es später wiederfinden. Mit Hilfe eines Zeichenapparates ist man gleichfalls imstande, ein bestimmtes Prothallium zu zeichnen, und kann in dieser Weise die Veränderungen desselben von Tag zu Tag verfolgen.

2te Methode. Wenn man dagegen die Einwirkung verschiedener Lösungen auf das Wachstum der Prothallien untersuchen will, bedient man sich am besten der folgenden Methode.

Die Glasringe werden um die Hälfte mit 0,6 %iger Agar (in $\frac{1}{2}$ I_b + II gelöst) beschickt; im übrigen werden sie ganz wie oben behandelt. Am dritten oder vierten Tag, nachdem die Sporen ausgesät sind, wird ein Glasring mit Agar und Sporen von dem Objektträger auf den Boden einer kleinen Petrischale (4×2 cm)

hinübergeschoben. Die Petrischale wird ganz wie oben mit einem schwarzen Papierring umgeben und mit Zellophan oder Pergamentpapier bedeckt. Von der Flüssigkeit, deren Wirkung auf das Wachstum man untersuchen will, wird so viel in die Petrischale ausserhalb des Glasringes gegossen, dass die Oberfläche der Flüssigkeit 1—2 mm unter dem Meniscus der Agaroberfläche liegt. Zwei oder dreimal täglich werden mit einer Pipette 2—3 Tropfen der äusseren Flüssigkeit auf die Agaroberfläche übertragen; diese Flüssigkeit soll im Laufe von 5—6 Stunden durch den Agar ablaufen. Sollte das nicht der Fall sein, saugt man etwas von der Flüssigkeit ausserhalb des Glasringes ab. Die Flüssigkeit, die bei Beginn des Versuches in dem Agar vorhanden war, ist bei dieser Anordnung bald durch die Versuchsflüssigkeit ersetzt.

Wenn man die Entwicklung der Prothallien unter dem Mikroskope untersuchen will, wird die Petrischale auf einen Objektträger gestellt. Mit Hilfe des Objektführers kann man dann die Petrischale hin und her bewegen. Auch bei dieser Methode kann man meistens leicht die Entwicklung bestimmter Prothallien verfolgen, wenn man einen Fremdkörper, z. B. ein Sporangium, als Fixpunkt benutzt.

Alle Flüssigkeiten, Glasgeräte und Pipetten (in Reagensgläsern untergebracht) werden sorgfältig sterilisiert. Dagegen habe ich nicht gewagt, die Sporen selbst zu sterilisieren, weil die sterilisierende Flüssigkeit leicht eine unkontrollierbare Wirkung auf die Sporen üben könnte. Die Kulturen sind daher mehr oder weniger infiziert. Wenn die Infektion zu stark ist, wird die Kultur weggeworfen. Schwache Infektionen schaden den Kulturen nicht.

Wenn ein Versuch beendet ist, kann man die Prothallien in folgender Weise konservieren. Es wird eine Gilletteklinge unter dem Agarring eingeschoben, worauf man ihn dann leicht emporheben kann. Auf den Agarring legt man ein Deckglas und darüber einen dünnen Karton und dreht das ganze um. Man lässt nun den Agarzylinder auf das Deckglas hinuntergleiten, entfernt den Glasring, schneidet mit einer Gilletteklinge den grössten Teil des Agars weg und legt einen Objektträger auf den Agar. Wenn man dann das ganze noch einmal umkehrt, liegen die Prothallien unmittelbar unter dem Deckglas auf einer dünnen Agarschicht. Man setzt nun mehrere Tage lang nach und nach 5⁰/₁₀iges Glycerin

zu; schliesslich wird das Präparat mit einem Deckglas-Umrandungslack verschlossen.

Die Flüssigkeiten, die für die Untersuchungen benutzt werden, sind die folgenden:

- $\frac{1}{2}I_b + II$ (zur Untersuchung der normalen Entwicklung)
- 0.08—0,2 ‰ Colchicin
- 0,01 ‰ 2,4-D (2-4-Dichlorphenoxyessigsäure, Natriumsalz)
- 0,01 ‰ 2 M-4 Cl (2-Methyl-4-chlorphenoxyessigsäure)

Alle Stoffe werden in $\frac{1}{2}I_b + II$ gelöst. Bei der Zubereitung der 2 M-4 Cl Lösung muss man zu 100 ccm etwa 5 Tropfen 1/10 n NaOH hinzusetzen, um denselben p_H Wert wie bei den übrigen Versuchsflüssigkeiten zu erhalten.

Ausserdem ist noch die Wirkung einer Reihe anderer Flüssigkeiten, Indolylessigsäure, Trijodbenzoesäure und Chloralhydrat untersucht worden. Es wurden durch diese Versuche keine neuen Erfolge erzielt, und sie sollen daher nicht näher besprochen werden.

Es wurden soweit möglich folgende Versuchsreihen durchgeführt:

normale Entwicklung $\frac{1}{2} I_b + II$

$$\begin{array}{l}
 \text{Colchicin} \left\{ \begin{array}{l} 0,2 \text{ ‰ Colchicin} \\ 0,2 \text{ ‰ Colchicin} + \frac{1}{2} I_b + II \\ \frac{1}{2} I_b + II + 0,2 \text{ ‰ Colchicin} \end{array} \right. \\
 \\
 \text{2,4-D} \left\{ \begin{array}{l} 0,01 \text{ ‰ 2,4-D} \\ 0,01 \text{ ‰ 2,4-D} + \frac{1}{2} I_b + II \\ \frac{1}{2} I_b + II + 0,01 \text{ ‰ 2,4-D} \end{array} \right. \\
 \\
 \text{2 M-4 Cl} \left\{ \begin{array}{l} 0,01 \text{ ‰ 2 M-4 Cl} \\ 0,01 \text{ ‰ 2 M-4 Cl} + \frac{1}{2} I_b + II \\ \frac{1}{2} I_b + II + 0,01 \text{ ‰ 2 M-4 Cl} \end{array} \right.
 \end{array}$$

In jeder Versuchsreihe wurde soweit möglich die Entwicklung eines bestimmten Prothalliums verfolgt und abgebildet; in einigen Fällen sind ferner verschiedene Typen in dem Schlussstadium der Versuchsreihe dargestellt. Mit Ausnahme der normalen Versuche ist die Formmannigfaltigkeit in den meisten Versuchen überwältigend gross, häufig sind nicht zwei Prothallien

einander gleich. Es war eine schwierige Aufgabe, bei dieser Mannigfaltigkeit repräsentative Typen für die Zeichnungen auszuwählen.

3. Die Wirkung von Giften auf das Zellwandmuster und die Gestaltung der Prothallien von *Pteris longifolia*.

Wie KLEBS (1916, 1917) und andere nachgewiesen haben, wird die Gestaltung der Prothallien sehr stark durch Licht beeinflusst; jedoch ist die Wirkung ziemlich kompliziert, indem sowohl die Lichtstärke als die Lichtfarbe von Bedeutung ist. Bei einer Lichtstärke von 27 MK entstehen Fäden, die entweder aus einer einzelnen Zelle gebildet sind oder vereinzelt Querwände enthalten. Bei höherer Lichtstärke, etwa 250 MK, entstehen schmale, flächenförmige Prothallien mit terminalem Wachstum. Bei höherer Lichtstärke bilden sich normale, herzförmige Prothallien. In ähnlicher Weise erhält man in rotem Licht schlauchförmige, in weissem Licht dagegen herzförmige Prothallien.

Bei meinen Versuchen verwendete ich, wie oben erwähnt, teils rotes, teils weisses Licht.

a. Versuche mit rotem Licht.

Die Entwicklung der Prothallien in rotem Licht auf Agar, der mit $\frac{1}{2}$ I_b + II getropft wurde, ist in Abb. 2, 1, 2 dargestellt. Die Prothallien sind schlauchförmig mit Spitzenwachstum. Wenn Zellteilungen auftreten, sind die Achsen der Kernspindeln alle gleichgerichtet, und die Zellwände stehen senkrecht auf der Längsachse der Schläuche. Man darf diese Wachstumsweise wohl als eine Etiomenterscheinung auffassen. Wie verschiedene Forscher gezeigt haben (vgl. BOYSEN JENSEN 1950 (2)) kann man durch Kongorot das Flächenwachstum in der Spitze der Wurzelhaare in Dickenwachstum umwandeln. Ich habe festzustellen versucht, ob sich dieses Verfahren auch auf die schlauchförmigen *Pteris*prothallien anwenden lässt. Das Ergebnis war negativ. Die Zellwände der Prothallien lassen sich nicht durch Kongorot färben.

1. *Wirkung von Colchicin*. Wenn die Prothallien kurz nach der Keimung mit 0,08—0,2 %iger Colchicinlösung getropft wur-

den, entstand bisweilen, nachdem ein schlauchförmiger Basalteil gebildet worden war, eine Aufblähung in der Spitze. Gleichzeitig wurden die Zellteilungen unregelmässig. Es entwickelten sich keulenförmige, mehrschichtige Bildungen, in welchen die Zellwände in allen möglichen Ebenen zu liegen kamen.

Wurden nun solche keulenförmige Prothallien anstatt mit Colchicin mit $\frac{1}{2}$ I_b + II getropft, kehrten sie zu ihrer normalen Wachstumsweise zurück. Es entstanden, wie aus Abb. 2,3,4 hervorgeht, Schläuche mit Querwänden. Die zahlreichen Querwände in dem linken Schlauch in Abb. 2,3 sind durch Belichtung mit blauem Licht hervorgerufen.

2. *Wirkung von 2,4-D.* Die Entwicklung eines Prothalliums, in einem Präparat, das bald nach der Keimung mit einer 0,01 %igen Lösung von 2,4-D getropft wurde, ist in Abb. 2,6, dargestellt. Es entstand erst ein langer Schlauch mit Querwänden, der schliesslich einen Kopf mit unregelmässiger Anordnung der Zellen in mehreren Schichten bildete. Als das Präparat dann mit $\frac{1}{2}$ I_b + II getropft wurde, wurde ein kurzer Schlauch gebildet, nach erneuter Behandlung mit 2,4-D entstanden in der Spitze desselben einige unregelmässige Zellteilungen, die wahrscheinlich als der Anfang eines zweiten Kopfes aufzufassen sind.

3. *Wirkung von 2M-4Cl.* Die Entwicklung eines Prothalliums in einem Präparat, das mit einer 0,01 %igen Lösung dieses Stoffes getropft wurde, ist in Abb. 2,5 dargestellt. Es entstand eine Reihe von grossen, runden Zellen, in der Spitze mit unregelmässigen Zellteilungen in mehreren Ebenen. Nach 10 Tagen wurde mit $\frac{1}{2}$ I_b + II getropft. Es entwickelte sich dann von einer der basalen Zellen aus ein langer Schlauch. Nach weiteren 16 Tagen wurde wieder mit 2M-4Cl getropft, es bildete sich dann in der Spitze des Schlauches ein zweiter Kopf mit unregelmässigen Zellteilungen.

Es geht aus dem Angeführten hervor, dass die Prothallien, wenn sie mit Giften behandelt werden, eine abnorme Gestalt annehmen. Es werden Keulen oder Köpfe mit unregelmässiger Anordnung der Zellen gebildet. Wenn die Gifte durch Nährlösung, $\frac{1}{2}$ I_b + II, ersetzt werden, kehren die Prothallien zu der normalen, schlauchförmigen Wachstumsweise zurück. Die durch die Gifte hervorgerufene abnorme Gestaltung der Prothallien ist somit reversibel.

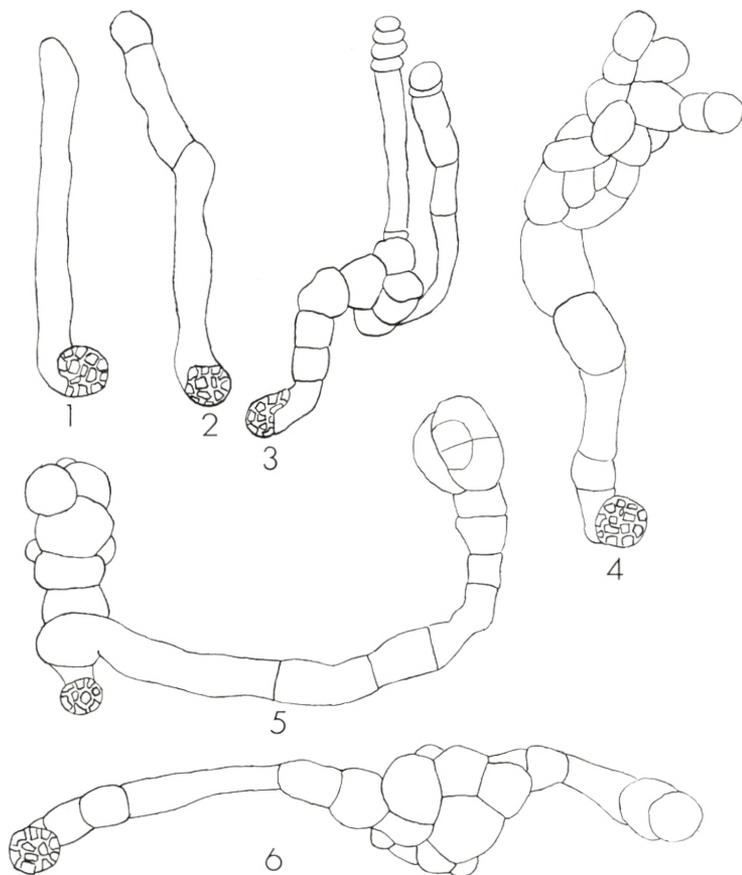


Abb. 2. Wirkung von Colchicin, 2,4-D und 2M-4Cl auf die Entwicklung der *Pteris*-prothallien in rotem Licht, 1), 2) normale Prothallien, 10 Tage alt, 3), 4) Wirkung von Colchicin. Saat 19/7 0,2 ‰ Colchicin 25/7, $\frac{1}{2}$ I_b + II 29/7, blaues Licht $\frac{1}{8}$ gez. 2/8, 5) Wirkung von 2M-4Cl, Saat 3/2, 0,01 ‰ 2M-4Cl 14/2, $\frac{1}{2}$ I_b + II 24/2, 0,01 ‰ 2M-4Cl 12/3, gez. 21/3, 6) Wirkung von 2,4-D, Saat 30/1, 0,01 ‰ 2,4-D 9/2, $\frac{1}{2}$ I_b + II 25/2, 0,01 ‰ 2,4-D 29/2, gez. 9/3. Zeichenapp. 110/1.

Es ist jedoch häufig mit Schwierigkeiten verbunden, die Versuche in rotem Licht zu reproduzieren.

b. Versuche mit weissem Licht.

In Gegensatz zu den Versuchen in rotem Licht verlaufen die Versuche in weissem Licht immer in derselben Weise, und sie lassen sich leicht reproduzieren.

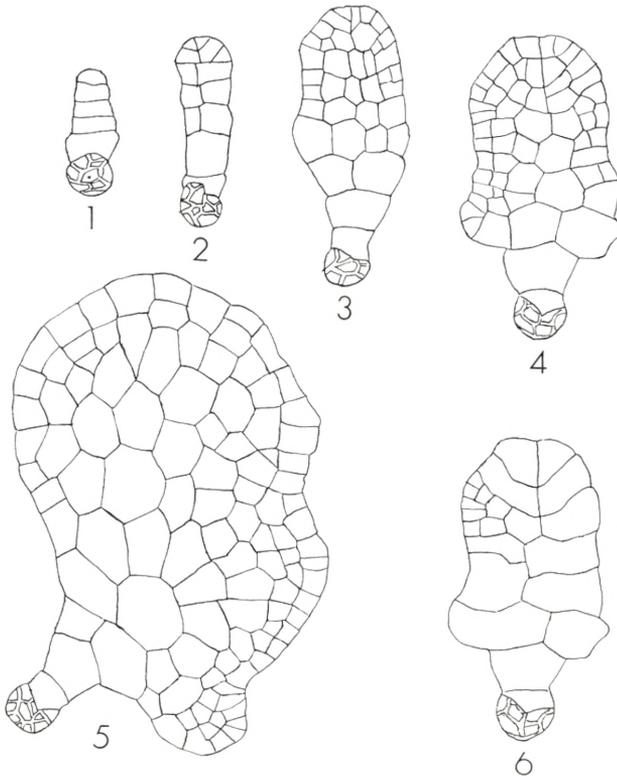


Abb. 3. Normale Entwicklung der *Pterisprothallien* in weissem Licht, 1) 9 Tage, 2) 11 Tage, 3) 13 Tage, 4) 16 Tage, 5) 24 Tage alt. 6) Schematische Darstellung der Entwicklung des in 4) dargestellten Prothalliums. In einem der Sektoren sind die Periklinen und Antiklinen eingetragen. Zeichenapp. 110/1.

1. Normale Entwicklung.

Bei der Keimung entsteht zuerst eine Zellreihe, die aus 6—8 Zellen besteht (Abb. 3,1). Die erste und zweite Zelle teilen sich nicht. Die übrigen Zellen teilen sich durch Längswände, die jedoch nicht immer in Verlängerung zueinander liegen. Bisweilen entwickelt sich die apikale Zelle als eine Scheitelzelle (Abb. 3,2). Die Zellen der zweigeteilten Zellreihe in Abb. 6,2 wachsen sodann zu Sektoren, Trapezen oder unregelmässigen Vierecken aus, die sich zu dem flachen, einschichtigen, ovalen, horizontalen Prothallium zusammenfügen (Abb. 3,6). Gleichzeitig teilen sie sich wie gewöhnlich durch perikline und antikline Zellwände (Abb. 3,3,4). Die periklinen Zellwände sind mit der Peripherie parallel,

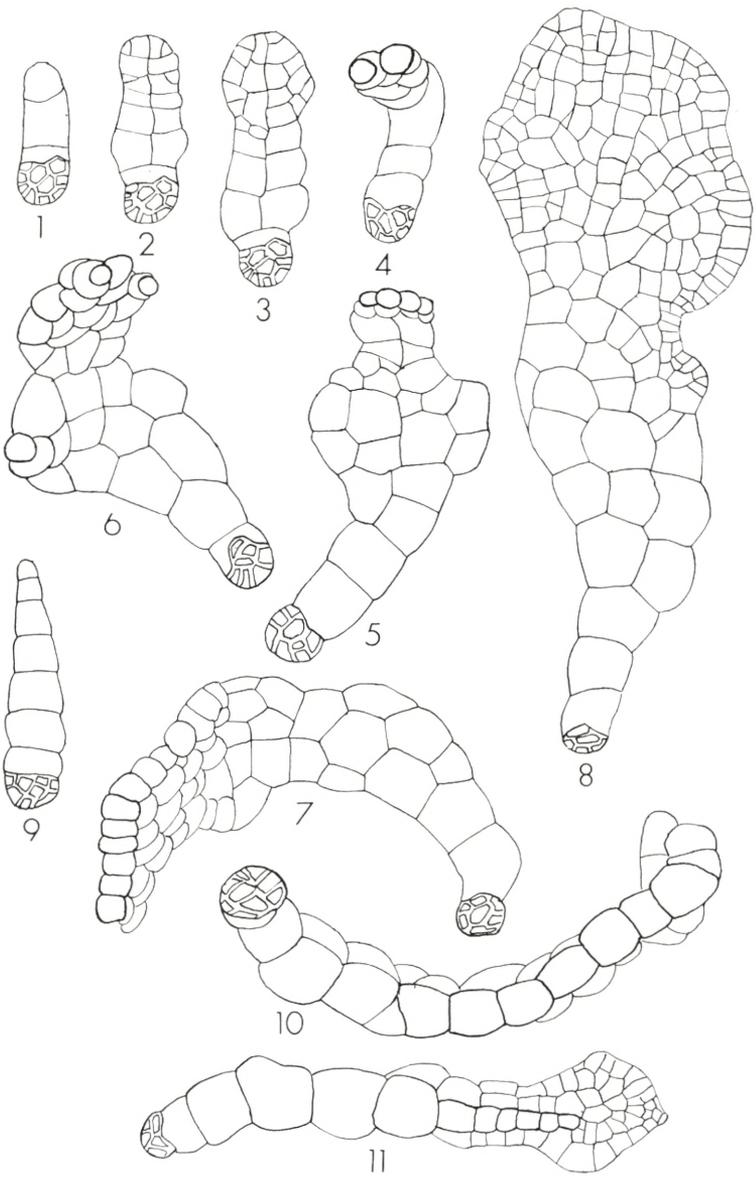


Abb. 4 a.

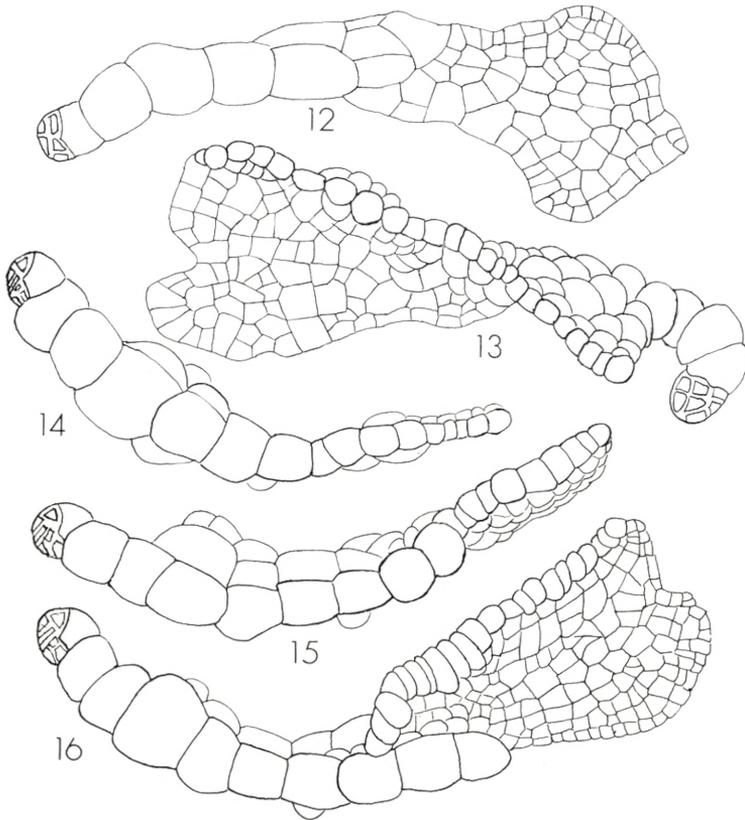


Abb. 4 b.

Abb. 4. Wirkung von Colchicin auf die Entwicklung von *Pterisprothallien* in weissem Licht. 1)–8) Pseudonormale Entwickl. 1), 2), 3) Entw. eines Proth. Saat 25/7, 0,2 ‰ Colchicin 28/7 1) gez. 4/8, 2) gez. 6/8, 3) gez. 8/8, 4) neg. geotr. Krümmung, Saat 18/8, 0,2 ‰ Colchicin 22/8, gez. 3/9, 5), 6), 7) ältere Proth. 6) und 7) mit vertik. Proth.fläche, Saat 9/8, 0,2 ‰ Colchicin 13/8, 5) gez. 28/8, 6), 7) gez. 1/9, 8) Regen. eines norm. Proth. Saat 9/8, 0,2 ‰ Colchicin 13/8, $\frac{1}{2} I_b + II$ 23/8, gez. 31/8, 9)–16) Kegelförmige Proth. 9), 10), Saat 9/8, 0,2 ‰ Colchicin 13/8, 9) gez. 23/8, 10) gez. 1/9, 11), 12) Regen. eines symm. Proth., Saat 8/8, 0,2 ‰ Colchicin 13/8, $\frac{1}{2} I_b + II$ 23/8, 11) gez. 28/8, 12) gez. 30/8, 13) Regen. einer horizont. (einseitigen) und einer vertik. Proth.fläche, Saat 25/7, 0,2 ‰ Colchicin 28/7, $\frac{1}{2} I_b + II$ 11/8, gez. 20/8, 14), 15), 16) Regener. einer horizont. (einseitigen) und einer vertikalen Proth.fläche, Saat 9/8, 0,2 ‰ Colchicin 13/8, $\frac{1}{2} I_b + II$ 23/8, 14) gez. 28/8, 15) gez. 30/8, 16) gez. 3/9. Zeichenapp. 110/1.

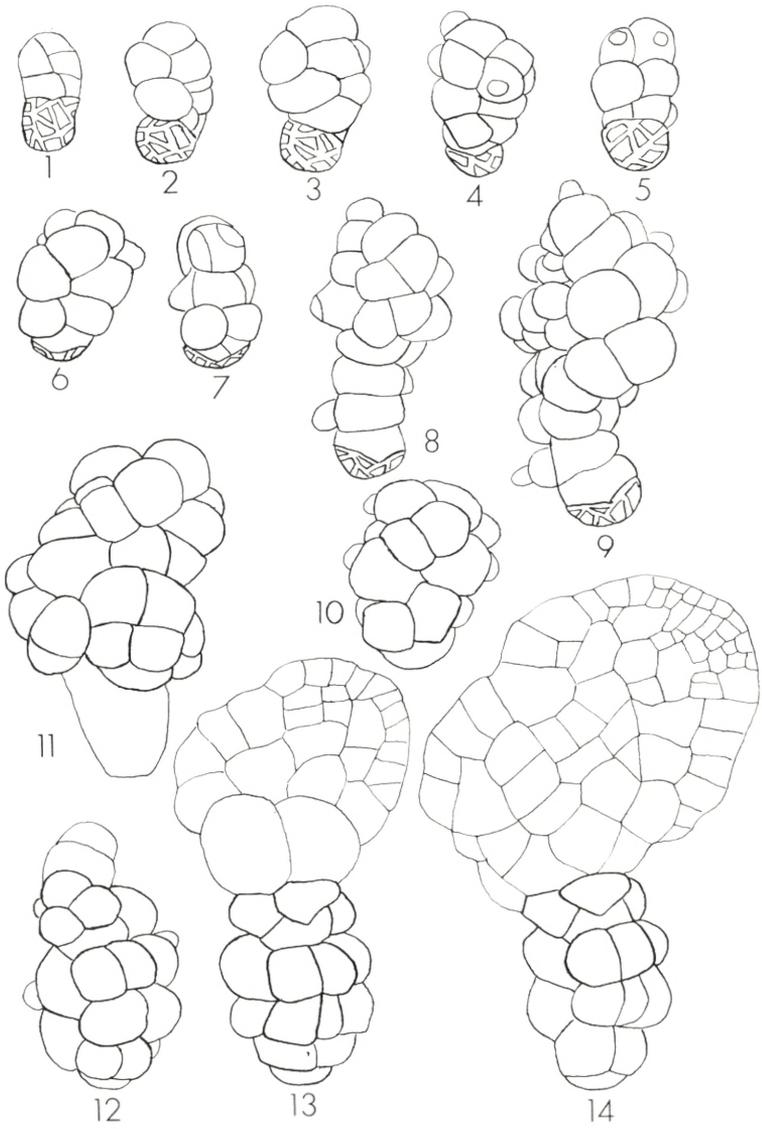


Abb. 5 a.

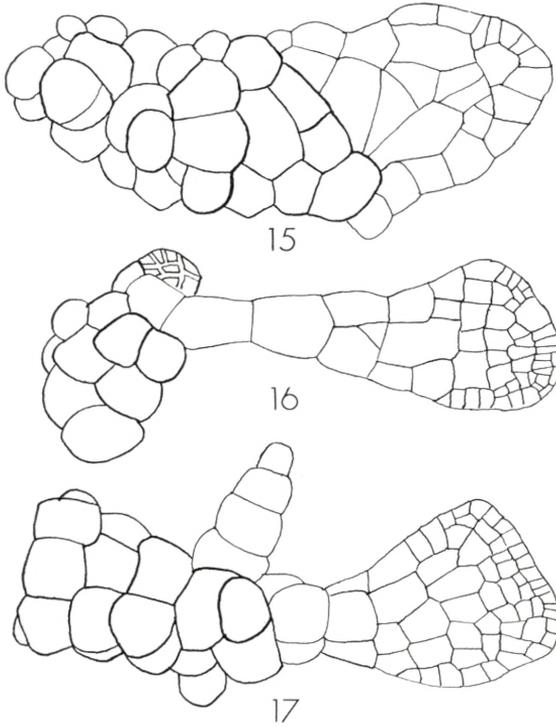


Abb. 5 b.

Abb. 5. Wirkung von 2,4-D auf die Entwicklung von *Pterisprothallien* in weissem Licht 1), 2), 3) Entw. eines Proth., Saat und 0,01 ‰ 2,4-D 27/7, 1) gez. 9/8, 2) gez. 11/8, 3) gez. 13/8, 4), 5), 6), 7), vier Typen aus demselben Präp. gez. 15/8, 8), 9), Entw. eines älteren Proth., Saat 9/8, 0,01 ‰ 2,4-D 13/8, 8) gez. 29/8, 9) gez. 1/9, 10), 11) (= 4) Bildung einer Zunge, Saat und 0,01 ‰ 2,4-D 27/7, $\frac{1}{2}$ I_b + II 13/8, 10) gez. 18/8, 11) gez. 25/8, 12), 13), 14), Regen. eines norm. Proth. (dasselbe Präp. wie 10), 12) gez. 21/8, 13) gez. 27/8, 14) gez. 29/8, 15) Regen. eines Proth. aus vielen Zellen (dasselbe Präp. wie 10) gez. 31/8, 16) Regen. eines Proth. aus einer Zelle, Saat 9/8, 0,01 ‰ 2,4-D 13/8, $\frac{1}{2}$ I_b + II 25/8, gez. 6/9, 17) Entw. einer Zunge und eines norm. Proth. (dasselbe Präp. wie 16) gez. 6/9. In den Präparaten sind die regenerierten, normalen Prothallien hellgrün, die Kallusprothallien dagegen dunkelgrün, weil in den letzteren viele Zellen übereinander liegen und der Chlorophyllgehalt grösser ist. Dieser Unterschied ist in den Zeichnungen dadurch wiedergegeben, dass die Zellwände in den Kallusprothallien dicker gezeichnet sind, was eigentlich unrichtig ist. Zeichenapp. 110/1.

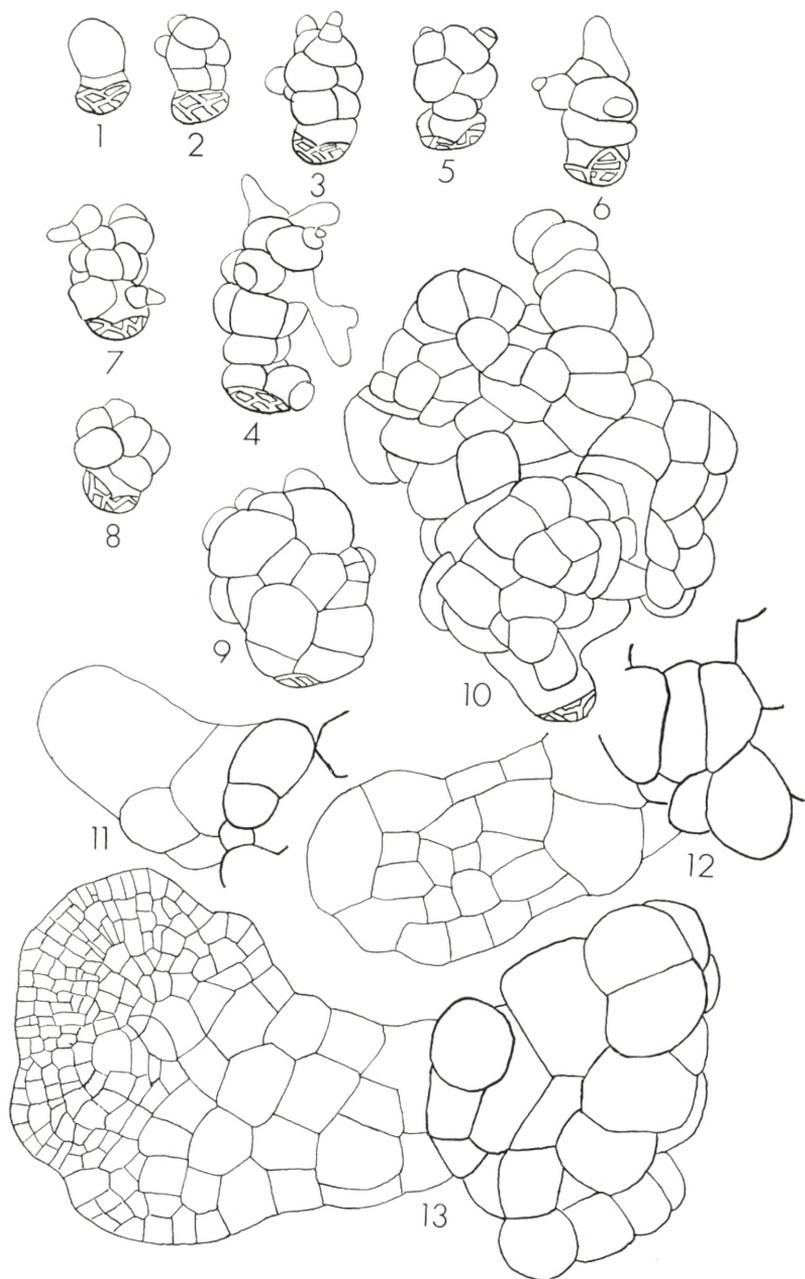


Abb. 6.

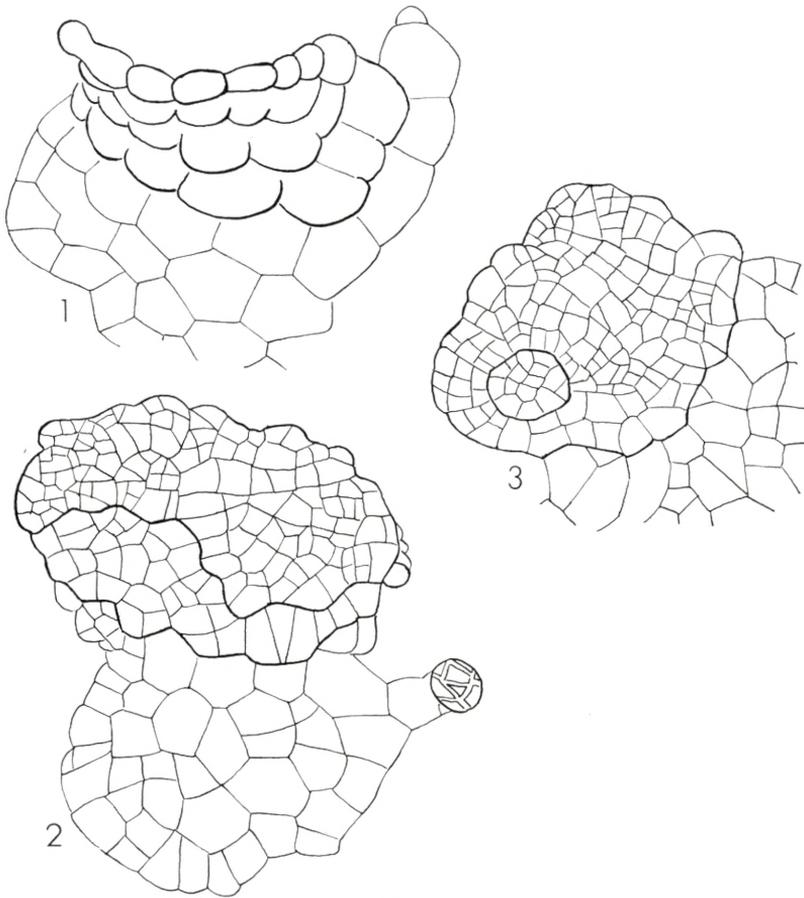


Abb. 7.

Abb. 6. Wirkung von 2M-4Cl auf die Entwicklung von *Pteris*prothallien in weissem Licht. 1), 2), 3), 4), Entw. eines Proth., Saat 9/8, 0,01 ‰ 2M-4Cl 13/8, 1) gez. 23/8, 2) gez. 25/8, 3) gez. 27/8, 4) gez. 31/8, 5), 6), 7), drei Typen aus demselben Präp. gez. 27/8, 8), 9), 10), Entw. eines Kallusproth. in Nährl., keine Regen., Saat und 0,01 ‰ 2M-4Cl 17/7, $\frac{1}{2}$ I_b + II 30/7, 8) gez. 1/8, 9) gez. 8/8, 10) gez. 21/8, 11), 12), 13), Entw. eines norm. Proth. (dasselbe Präp. wie 8—10), 11) gez. 25/8, 12) gez. 27/8, 13) gez. 29/8. Zeichenapp. 110/1.

Abb. 7. Wirkung von Colchicin, 2,4-D und 2M-4Cl auf ältere normale Prothallien. 1) Saat und $\frac{1}{2}$ I_b + II 25/7, 0,2 ‰ Colchicin 11/8, gez. 24/8, 2) Saat und $\frac{1}{2}$ I_b + II 24/4, 0,01 ‰ 2,4-D 9/5, gez. 18/5, 3) Saat und $\frac{1}{2}$ I_b + II 24/4, 0,01 ‰ 2M-4Cl 9/5, gez. 20/5. Die dicken Linien sind Grenzen verschiedener Stockwerke in den Zellenpolstern. Zeichenapp. 110/1.

und da die letztere mehr oder weniger gekrümmt ist, sind auch die Periklinen häufig schwach bogenförmig, sie liegen namentlich in älteren Zellen nicht in Verlängerung zueinander; die antiklinen Zellwände divergieren gegen die Peripherie. Das Wachstum ist marginal, später entsteht an der einen Seite des Flügels ein Meristem (Abb. 3,5), das sich zu einem zweiten Flügel entwickelt, das Prothallium erhält dann die für die Polypodiaceen charakteristische, herzförmige Gestalt.

Die Grundelemente, aus denen die oben erwähnten Sektoren namentlich in den peripheren Teilen aufgebaut sind, sind Zellen, die von 6 Zellwänden umgeben sind. Die zwei Zellwände sind horizontal und wachsen nach allen Richtungen aus. Die 4 senkrechten Wände wachsen nur in die Länge, dagegen nicht in die Höhe. Die vordere und hintere vertikale Zellwand, die Periklinen, stellen zwei gerade Linien oder konzentrische Kreisbögen dar, die zwei seitlichen, die Antiklinen, zwei Radien. Hinsichtlich des Wachstums der Zellwände ist somit in dem normalen Prothallium eine ausgesprochene Differenzierung vorhanden. Eine jede Zelle ist von zwei Typen von Zellwänden mit verschiedener Wachstumsweise umgeben, den vertikalen und den horizontalen, die sich unter rechten Winkeln schneiden.

2. Wirkung von Colchicin.

Wenn man ein Präparat mit Prothallien, die sich auf Colchicinagar entwickelt haben, oder die mit einer 0,2 %igen Colchicinlösung getropft worden sind, unter dem Mikroskop untersucht, erhält man ein sehr buntes Bild. Es scheint jedoch, dass man die Prothallienformen in zwei Hauptgruppen einteilen kann, die pseudonormalen und die kegelförmigen.

a. Die pseudonormalen Prothallien. 1. 0,2 %iger Colchicin. Es entsteht eine Reihe von etwa 6—8 kurzen, zylindrischen Zellen, die basalen Zellen teilen sich durch Längswände, die apikalen entwickeln sich zu einer einschichtigen, ovalen, kleinzelligen Prothalliumfläche. Diese ist somit gestielt (Abb. 4, 1, 2, 3). Anscheinend ist eine gewisse Ähnlichkeit mit dem normalen Prothallium vorhanden. Eine nähere Analyse zeigt jedoch, dass gewisse Unterschiede vorhanden sind. Die Zellteilungen sind unregelmässiger. Häufig werden aus grösseren Zellen durch bogenförmige Wände kleine Zellen herausgeschnitten.

Das endständige ovale Prothallium hört bald zu wachsen auf. Es kann dann der Stiel eine Prothalliumfläche bilden, so dass man zwei horizontale Zellflächen erhält, die durch Einbuchtungen von einander getrennt sind (Abb. 4,5). Ferner können die Prothalliumzellen sich durch horizontale Zellwände teilen, so dass das Prothallium stellenweise mehrschichtig wird.

Es waltet in den Colchicin-Prothallien ein Bestreben, die periklinen oder die antiklinen Zellwände, die in den normalen Prothallien senkrecht stehen, in horizontaler Lage unterzubringen. Dies kann auf zweierlei Weise erreicht werden. Einmal sieht man junge Prothallien, die nur aus einer Zellreihe bestehen, sich negativ geotropisch krümmen (Abb. 4,4). Die weitere Entwicklung führt dann zu einem Prothallium, das aus zwei Zellflächen besteht, die senkrecht aufeinander stehen, einer basalen horizontalen und einer distalen vertikalen (Abb. 4,6). Ferner können in dem apikalen Teil einer Zellreihe wiederholt horizontale Längswände gebildet werden. Es entsteht dann gleichfalls eine senkrechte Prothalliumfläche (Abb. 4,7).

Wenn die Prothallien auf dem Colchicinagar verbleiben, hören sie allmählich zu wachsen auf. Die basalen Zellwände färben sich braun.

2. $0,2 \text{ ‰ Colchicin} + \frac{1}{2} I_b + II$. Wenn das Colchicin aus dem Agar durch Tröpfeln mit Nährlösung auf einem frühen Stadium entfernt wird, entwickeln sich aus den pseudonormalen Prothallien normale Prothallien mit Marginalwachstum. Die Prothallien sind jedoch bisweilen gestielt (Abb. 4,8). Häufig teilen sich jedoch auch die basalen Zellen, so dass die Prothallien vollkommen normal werden.

b. Die kegelförmigen Prothallien. 1. $0,2 \text{ ‰ Colchicin}$. Neben den pseudonormalen Prothallien werden mehr oder weniger häufig Prothallien gebildet, die nur aus einer Reihe von Zellen bestehen, deren Grösse allmählich abnimmt. Auf diese Weise entsteht ein Kegel, der sehr spitz und häufig etwas gebogen ist (Abb. 4,9). Diese kegelförmigen Prothallien setzen das Wachstum eine Zeitlang fort. Die Zellen können sich durch horizontale Längswände teilen (Abb. 4,10).

2. $0,2 \text{ ‰ Colchicin} + \frac{1}{2} I_b + II$. Auch die kegelförmigen Prothallien können zu normalen umgebildet werden. Häufig gehen jedoch die Zellteilungen, die zur Bildung der Prothalliumfläche

führen, nicht von den kleinen Zellen in der Spitze aus, sondern von den grösseren Zellen, die hinter der Spitze liegen. Es kann dann, wie in Abb. 4,11,12 dargestellt, eine Prothalliumfläche, die symmetrisch zu der Achse liegt, gebildet werden. Die Spitze der Achse verkümmert.

In Abb. 4,13 ist dagegen eine einseitige Prothalliumfläche gebildet worden. Daneben haben die Zellen in dem Basalteil der Achse sich mehrmals durch horizontale Längswände geteilt. Es ist dadurch ein Kamm entstanden, der von etwa 7 Zellreihen, die übereinander liegen, gebildet wird. Das Prothallium besteht somit aus zwei senkrecht aufeinander stehenden Zellflächen, einer horizontalen und einer vertikalen.

In ähnlicher Weise hat sich das in Abb. 4,14,15,16 dargestellte Prothallium entwickelt. Die Achse besteht, was sich in der Zeichnung nicht darstellen lässt, aus drei Stockwerken, von denen das apikale das höchste ist. Von den oberen Zellen des letzteren hat sich eine einseitige Prothalliumfläche entwickelt, die sich schräg nach unten senkt.

c. $\frac{1}{2}$ I_b + II + 0,2 % Colchicin. Wenn ältere, normale Prothallien mit 0,2 % Colchicin getropfelt werden, beginnen in vielen Prothallien eine Reihe von Zellen, die an dem Rande liegen und die daher jung und teilungsfähig sind, sich durch horizontale Zellwände zu teilen. Es entsteht daher ein Kamm von Zellen, der sich senkrecht über die horizontale Prothalliumfläche erhebt. Die Zellengrösse der Zellreihen nimmt nach oben ab (Abb. 7,1).

Die Wirkung des Colchicins auf das Wachstum der *Pteris*-prothallien kann in folgender Weise zusammengefasst werden.

Die Wirkung von 2,4-D und 2M-4Cl, die unten besprochen werden soll, führt zu Kalluswachstum der Prothallien. Ein solches kann auch durch Colchicin hervorgerufen werden, ist aber relativ selten. Am häufigsten bleibt bei dem Wachstum der colchicin-behandelten Prothallien eine gewisse Gesetzmässigkeit bewahrt. Aber zwei Unregelmässigkeiten können häufig beobachtet werden.

1. Die Zellen, die bei den Zellteilungen entstehen, nehmen allmählich an Grösse ab. Diese Erscheinung ist sehr auffällig bei den spitzen, kegelförmigen Prothallien, kann aber auch bei den vertikalen Prothalliumflächen beobachtet werden.

2. In normalen Prothallien liegen die Achsen der Kernspindeln in der Horizontalebene. In den colchicinbehandelten Prothallien tritt häufig entweder während (Abb. 7,1) oder teilweise nach (Abb. 4,14,15,16) der Behandlung eine Drehung der Kernspindeln um 90° ein, so dass entweder ausschliesslich horizontale Zellwände oder sowohl horizontale als senkrechte Zellwände gebildet werden. Es entstehen dadurch senkrechte Prothalliumflächen.

Die Wirkung des Colchicins auf die Orientierung der Achsen der Kernspindeln ist jedoch wahrscheinlich eine sekundäre. Die primäre Wirkung besteht vermutlich darin, dass eine Umlagerung des Wachstums stattfindet. Während in den normalen Prothallien die vertikalen Zellwände nur in die Länge, indessen nicht in die Höhe wachsen, wachsen sie in den colchicinbehandelten Prothallien dagegen in die Höhe, gleichzeitig hören die horizontalen Zellwände zu wachsen auf. Es entstehen auf diese Weise vertikale, prismatische Bildungen, die sich durch horizontale Zellwände teilen, die Achsen der Kernspindeln müssen dann vertikal zu liegen kommen.

3. Wirkung von 2,4-D.

1. 0,01 % 2,4-D. Wenn die *Pteris*sporen mit einer 0.01 %igen Lösung von 2,4-D behandelt werden, treten schon, wenn eine Reihe von 3 Zellen gebildet worden ist, verschiedene Veränderungen ein. Die Grösse der Zellen nimmt apikalwärts zu, sie runden sich ab und es entstehen abnorme Teilungen. Die Endzelle kann sich durch eine horizontale Längswand in zwei, oder durch zwei Längswände in vier Zellen teilen, es können aus den grösseren kleinere Zellen herausgeschnitten oder es können durch Sprossung auf der Oberfläche der Zellen neue Zellen gebildet werden. Das Prothallium wird kallusähnlich, die Achsen der Kernspindeln liegen in allen möglichen Richtungen. Trotzdem ist die äussere Oberfläche jedoch ziemlich eben, das ganze Prothallium ist meistens keulenförmig. Die Entwicklung eines Prothalliums ist in Abb. 5,1,2,3 und verschiedene Typen sind in Abb. 5,4,5,6,7 dargestellt.

Die Prothallien setzen oft das Wachstum lange Zeit fort und können eine bedeutende Grösse erreichen. Die Keulenform wird

oft bewahrt, die Oberfläche aber wird häufig sehr uneben (Abb. 5, 8, 9).

2. $0,01 \text{ } ^0/0 \text{ } 2,4\text{-D} + \frac{1}{2} I_b + II$. Wenn auf einem frühen Stadium der Entwicklung eines Kallusprothalliums die 2,4-D Lösung durch eine normale Nährlösung ersetzt wird, setzt sich das Kalluswachstum zunächst einige Tage fort. Nach etwa 10 Tagen kommt aus den meisten Prothallien eine Zunge hervor (Abb. 5, 10, 11), und diese entwickelt sich zu einem normalen, einschichtigen, horizontalen Prothallium mit Marginalwachstum. Die Geschwindigkeit, mit der sich das normale Prothallium entwickelt, ist sehr bedeutend. Es findet etwa in zwei Tagen eine Verdopplung der Prothalliumfläche statt; die Entwicklung ist somit exponentiell (Abb. 5, 12, 13, 14). In einigen Fällen ist der Neuzuwachs jedoch zylindrisch, offenbar weil die Giftwirkung nicht ganz überwunden ist.

Da man annehmen muss, dass alle Zellen in einem Kallusprothallium gleichartig sind, wäre zu erwarten, dass von jeder derselben ein normales Prothallium gebildet würde. Merkwürdigerweise ist das nicht der Fall. Mit vereinzelt Ausnahmen entsteht aus jedem Kallusprothallium nur ein normales Prothallium. Zwar habe ich wiederholt beobachtet, dass zwei bis drei anscheinend gleich starke Zungen herauskamen. Bald traten aber vermehrte Zellteilungen in einer derselben ein, gleichzeitig übernahm diese die Führung und entwickelte sich zu einem normalen Prothallium, während die andere zu wachsen aufhörte (Abb. 5, 17). Man wird wohl daher schliessen müssen, dass das Kallusprothallium, wenn das Gift entfernt ist, trotz seinem zufälligen Aufbau eine Ganzheit bildet.

Die normalen Prothallien können sich anscheinend an einem beliebigen Ort des Kallusprothalliums entwickeln, bisweilen entstehen sie in der Spitze (Abb. 5, 15), in anderen Fällen an der Basis desselben (Abb. 5, 16). In einigen Fällen gehen sie von einer einzelnen Zelle aus, es entsteht dann zuerst eine Reihe zylindrischer Zellen, die sich in ähnlicher Weise wie bei normalen Prothallien zu einem flächenförmigen Prothallium entwickeln (Abb. 5, 16). In anderen Fällen sind die regenerierten Prothallien so breit angesetzt, dass eine Mehrzahl von Zellen bei der Ausbildung der Prothallien beteiligt sein muss (Abb. 5, 15). Der determinierende Faktor, der die Prothalliumbildung hervorruft, wirkt in dem letzteren Falle schon von Anfang an überzellulär.

3. $\frac{1}{2} I_b + II + 0,01 \text{ ‰ } 2,4\text{-D}$. Werden ältere, normale Prothallien mit $0,01 \text{ ‰ } 2,4\text{-D}$ getropft, fangen die Zellen stellenweise an sich zu teilen, es entstehen dann Polster von unregelmässig angeordneten Zellen auf der Prothalliumfläche (Abb. 7, 2).

Zusammenfassung: 1. Wenn *Pteris*sporen mit $2,4\text{-D}$ lösung getropft werden, verschwindet der Unterschied zwischen der Wachstumsweise der vertikalen und horizontalen Zellwände und das Wachstum wird gleichmässig über die Zellwand verteilt, es entstehen dann, statt den flachen prismatischen oder zylindrischen Zellen des normalen Prothalliums, kugelförmige Zellen. Es können sich auch die Zellulosenbildner an bestimmten Stellen der Zelloberfläche anhäufen, es werden dann neue Zellen durch Sprossung gebildet.

2. Die Achsen der Kernspindeln, die in den normalen Prothallien horizontal sind, kommen unter der Einwirkung der $2,4\text{-D}$ lösung in allen möglichen Richtungen zu liegen. Die Anordnung der Zellen wird, namentlich in älteren Prothallien, daher mehr oder weniger zufällig, es entsteht ein kallusähnliches Prothallium.

3. Wenn die $2,4\text{-D}$ lösung durch eine Nährlösung ersetzt wird, können die kallusähnlichen Prothallien normale Prothallien erzeugen. Von jedem Prothallium wird normalerweise nur ein normales Prothallium gebildet; dasselbe kann entweder an der Basis oder an der Spitze entstehen, es kann von einer einzelnen Zelle oder von einer Mehrzahl von Zellen ausgehen.

4. Wirkung von $2M\text{-}4Cl$.

Die Wirkung von $2M\text{-}4Cl$ auf die *Pteris*prothallien ist eine ähnliche wie diejenige von $2,4\text{-D}$; doch ist die erstere Verbindung viel giftiger.

1. $0,01 \text{ ‰ } 2M\text{-}4Cl$. Schon die zweite Zelle, die bei der Keimung entsteht wird häufig abnorm gross, und es treten bald unregelmässige Teilungen ein. Es entsteht ein kurzes, dickes, zylindrisches Prothallium mit einem sehr unregelmässigen Bau und einer unebenen Oberfläche. Die Entwicklung eines solches Prothalliums ist in Abb. 6, 1, 2, 3, 4, abgebildet. Verschiedene Typen sind in Abb. 6, 5, 6, 7 dargestellt. Auffallend sind namentlich kleine warzenförmige Zellen, die an der Oberfläche grösserer

Zellen entstehen, und die sehr lange, dünne, farblose Stäbchen tragen können.

Die Prothallien setzen das Wachstum lange Zeit fort, und sie nehmen oft eine grünschwarze Färbung an.

2. $0,01\%$ $2M-4Cl + \frac{1}{2} I_b + II$. Wenn Kallusprothallien, die 8 Tage alt sind, mit Nährlösung getropft werden, bilden die meisten derselben normale Prothallien. Mit zunehmendem Alter nimmt die Regenerationsfähigkeit stark ab. Mit einem 13 Tage alten Kallusprothallium wurden folgende Ergebnisse erzielt.

Die meisten Prothallien setzten in der Nährlösung das Kalluswachstum fort und erreichten eine sehr bedeutende Grösse (Abb. 6, 8, 9, 10). Es scheint, dass sie die Fähigkeit zur Chlorophyllbildung verloren hatten. Die Prothallien wurden bleicher und bleicher.

Neben diesen Prothallien fanden sich aber einige wenige, die langsam wuchsen und die grüne Farbe behielten. Aus diesen kam, wie oben geschildert wurde, eine Zunge hervor, die sich zu einem normalen Prothallium entwickelte. Die Wachstumsgeschwindigkeit des normalen Prothalliums war sehr gross; das in Abb. 6, 11, 12, 13 dargestellte Prothallium wurde in 4 Tagen entwickelt.

Ganz wie in dem Versuche mit 2,4-D kamen bisweilen 2—3 Zungen zum Vorschein. Es entwickelte sich aber stets nur ein normales Prothallium aus jedem Kallusprothallium.

3. $\frac{1}{2} I_b + II + 0,01\%$ $2M-4Cl$. Wenn normale Prothallien mit $0,01\%$ $2M-4Cl$ getropft werden, findet, ganz wie in den Versuchen mit 2,4-D, stellenweise ein Kalluswachstum mit Bildung von Zellenhaufen an der Oberfläche der Prothallien statt (Abb. 7, 3).

4. Schlussfolgerungen.

a. Die undifferenzierte Wachstumsweise.

Wenn eine Kalluszelle wächst, geschieht es in der Weise, dass die verschiedenen Teile, aus denen das Protoplasma aufgebaut ist, Zytoplasma, Plastiden, Gene u. s. w., sich selbst reproduzieren oder (und) verschiedene andere Stoffe, die für den Aufbau notwendig sind, erzeugen. Die neugebildeten Elemente werden somit zwischen den schon vorhandenen eingelagert, es ist dies

jene Wachstumsweise, die man Intussusception nennt. So lange die normale Verteilung von Reaktions- und Bildungszentren beibehalten wird, behält auch das Protoplasma während des Wachstums seine Struktur unverändert.

Wenn eine solche Zelle ihr Wachstum in dieser Weise fortsetzen würde, würde schnell ein Gebilde entstehen, das nicht existenzfähig wäre. Während des Wachstums findet zweifellos eine nahe Zusammenarbeit zwischen Plasma und Zellkern statt; damit dieselbe stattfinden kann, darf der Abstand zwischen den verschiedenen Plasmateilen und dem Kern nicht zu gross sein. Wenn daher die Zelle eine gewisse Grösse erreicht hat, tritt ein Sprung in der Entwicklung ein, eine Kernteilung, deren Bedeutung darin zu suchen ist, dass der nahe Kontakt zwischen den zwei Protoplasmakomponenten aufrecht erhalten werden kann. Während der Kernteilung werden die Chromosomenhälften jede nach ihre Seite bewegt, sie sammeln sich in zwei Gruppen, von denen jede zu einem Tochterkern umgebildet wird. Nachher tritt dann auch eine Teilung des Zytoplasmas ein, und es entstehen in dieser Weise zwei Tochterzellen, die mit der Mutterzelle vollkommen identisch sind. Wir benennen eine solche Teilung eine äquale Zellteilung.

Die Zellteilung ist ausserordentlich kompliziert, sie besteht aus einer Reihe von Vorgängen, die zwangsläufig aufeinander folgen. Dieser Komplex liegt im Protoplasma bereit, und kann entweder autonom eintreten oder durch verschiedenen Stoffe in Gang gesetzt werden. Wir bezeichnen einen solchen Komplex als einen Bereitschaftskomplex.¹

b. Die differenzierte Wachstumsweise.

Im Gegensatz zu dem Kalluswachstum hat man eine andere Wachstumsweise, die sich darin äussert, dass Zellteile, Zellen oder Zellgruppen, die ursprünglich gleichartig sind, gegeneinander ungleichartig werden. Das Ergebnis solcher Wachstumsvorgänge nennt man eine Differenzierung. Die Gestaltung einer höheren

¹ Andere Bereitschaftskomplexe in dem Protoplasma sind die Zytoplasma-bewegungen, die durch Histidin, IES oder andere Stoffe hervorgerufen werden, und die Chloroplastenbewegungen, durch welche die Chloroplasten sich an bestimmten, für ihre Tätigkeit optimalen Orten ansammeln. Ferner stellt vielleicht auch die Bildung von Tracheiden einen Bereitschaftskomplex dar.

Pflanze ist die Summe von Differenzierungsvorgängen während der Entwicklung.

Als Beispiele solcher ontogenetischen Differenzierungstypen sollen einige möglichst einfache erwähnt werden.

Die Bildung der Trichoblasten in der Wurzelepidermis von *Phleum* ist dadurch ermöglicht, dass durch eine inäquale Zellteilung zwei ungleichartige Zellen gebildet werden, eine plasmareichere (der Trichoblast) und eine plasmaärmere, die kein Wurzelhaar bildet.

Die Wurzelhaare bei *Phleum* werden dadurch gebildet, dass an dem apikalen Ende der Aussenwand der Trichoblasten eine Ausstülpung entsteht, die zu dem Wurzelhaar auswächst.

Das flächenförmige Prothallium der Farne entwickelt sich, wie oben beschrieben, dadurch, dass die Zellen in einer zweigeteilten Zellreihe durch ungleichartiges Wachstum der vertikalen und horizontalen Zellwände zu flachen Sektoren oder Trapezen auswachsen, die sich durch antikline und perikline Zellwände teilen und sich zu dem Prothallium zusammenfügen.

Alle die erwähnten Vorgänge, die man unmittelbar entweder mit blossem Auge oder mit dem Mikroskope wahrnehmen kann, bezeichnen wir als Differenzierungsvorgänge, und das Ergebnis derselben als ein Differenzierungsmuster. Bevor ein Differenzierungsvorgang eintritt, muss aber ein nicht unmittelbar sichtbarer Vorgang eingetreten sein, der den betreffenden Differenzierungsvorgang hervorruft. Diesen Vorgang nennt man einen Determinationsvorgang, und das Ergebnis der Determinationsvorgänge nennt man ein Determinationsmuster. In den Zellen oder Zellgruppen, in welchen ein Determinationsmuster entstehen soll, müssen alle die für die Entstehung desselben notwendigen materiellen Anlagen vorhanden sein, aber ferner muss auch, wie unter anderem aus den oben erwähnten Versuchen mit Farnprothallien hervorgeht, ein determinierender Faktor mitwirken, der die mit der Bildung des Determinationsmusters verknüpften Umlagerungen hervorruft.

Als Beispiel sei erwähnt, dass die Bildung eines Wurzelhaares ein Differenzierungsvorgang ist. Die Anlagen in den Trichoblasten, die für die Wurzelhaarbildung notwendig sind, sind die Zellulosenbildner, die ursprünglich gleichmässig in der Zellwand verteilt sind. Das Determinationsmuster entsteht nun dadurch,

dass die Zellulosenbildner verschoben werden, so dass sie sich an dem apikalen Ende der Trichoblasten anhäufen. Der Faktor, der diese Verschiebung hervorruft, ist der determinierende Faktor.

c. Die Eigenschaften des determinierenden Faktors.

Wir kehren nun zu den Versuchen über die Wirkung der Gifte auf die Farnprothallien zurück.

Wenn die Prothallien mit den Gifflösungen behandelt werden, setzen sich der Aufbau der Protoplasmabestandteile, das Wachstum der Zellwände und die Zellteilungen fort. Alle Anlagen, die für diese Vorgänge notwendig sind, müssen somit in den Zellen vorhanden sein. Während aber in den normalen Prothalliumzellen die horizontalen und vertikalen Zellwände ungleichartig wachsen, ist das Wachstum in den mit Giften behandelten Prothallien gleichmässig über die Zellwände verteilt. Die Zellen werden daher ungefähr kugelförmig, und es entsteht statt des flächenförmigen Prothalliums ein mehr oder weniger unregelmässiger Zellhaufen, d. h. die normale gesetzgebundene Zusammenfüzung der Zellen zu einer Ganzheit, das Prothallium, wird durch eine gesetzlose Anordnung der Zellen ersetzt. Es ist somit die Wirkung des determinierenden Faktors ausgeschaltet worden. Die Ausschaltung ist transitorisch, indem, wenn die Giftwirkung entfernt wird, ein normales Prothallium gebildet wird.

Man wird aus den Versuchen die folgenden Schlüsse ziehen können:

1. Da man die Wirkung des determinierenden Faktors ausschalten kann, während Wachstum und Zellteilung fortgesetzt werden, müssen die zwei Gruppen von Vorgängen von verschiedener Ordnungshöhe sein. Die erstere, die Determination, muss der letzteren, Wachstum und Zellteilung, übergeordnet sein.

2. Da die Ausschaltung des determinierenden Faktors transitorisch sein kann, wird dieser Faktor durch die Giftwirkung nicht zerstört, wahrscheinlich gar nicht beeinflusst, sondern nur gelähmt oder betäubt. Richtiger ist es vielleicht zu sagen, dass die Zellen durch die Giftwirkung in einen Zustand versetzt werden, in welchem der determinierende Faktor seine Wirkung nicht entfalten kann.

Man ist somit nicht imstande, den determinierenden Faktor

durch Gifte zu verändern. Man hat ihn oder man hat ihn nicht. Und ebensowenig vermag man diesen Faktor in anderen Fällen für dauernd zu beeinflussen.

Das schliessliche Ergebnis der Wirkung des determinierenden Faktors, der an dem Aufbau des Zellwandgerüsts beteiligt ist, ist das Zellwandmuster der fertigen Pflanze und die durch dieses Muster bedingte Gestalt derselben. Indem wir von den Veränderungen der Gestalt der Arten, die während der Evolution eingetreten sind, absehen, kann man feststellen, dass die Gestaltung der Individuen einer Art in der Natur von Generation zu Generation hinsichtlich aller wesentlichen Eigenschaften unveränderlich ist. Es muss somit auch der determinierende Faktor unveränderlich sein. Wir verfügen überhaupt nicht über Mittel, diesen Faktor für dauernd zu verändern, wie daraus hervorgeht, dass wir nicht imstande sind, eine Art in eine andere umzuwandeln.

Da die lebenden Organismen nicht statische, sondern dynamische Gebilde sind, ist die Konstanz der Arten eine sehr sonderbare Tatsache. Nach der üblichen Auffassung besteht das Lebensgetriebe ausschliesslich aus einer Unmenge verschiedener chemischer und physikalischer Vorgänge, die in einander eingreifen. Diese können unzweifelhaft jede für sich leicht durch äussere Faktoren, Temperatur, Licht, chemische Stoffe u. s. w. in sehr verschiedener Weise beeinflusst werden. Man könnte daher erwarten, dass es leicht möglich sein würde, dauernde Veränderungen in dem schliesslichen Ergebnis dieser Vorgänge, der artspezifischen Entwicklung, hervorzurufen. Das ist aber nicht der Fall. Ob wir die Pflanzen unter allen möglichen extremen Bedingungen wachsen lassen, ob wir sie mit Giften oder Strahlenwirkungen behandeln, immer erhalten wir, wenn die Pflanzen überhaupt zu wachsen und sich zu differenzieren im Stande sind, Individuen von derselben Art, mit der wir arbeiten.

Es geht aus dem Angeführten hervor, dass man die Wirkungsweise und die Eigenschaften des determinierenden Faktors des Zellwandmusters in folgender Weise kennzeichnen kann.

1) Dieser Faktor ist imstande, die orientierten Stoffumlagerungen, die mit der Bildung eines von Ort zu Ort qualitativ verschiedenen Determinationsmusters verknüpft sind, hervorzurufen. (Ein Determinationsmuster kann jedoch vielleicht auch durch lokale Neubildung von bestimmten Stoffen erzeugt werden).

2) Der determinierende Faktor kann z. B. durch Gifte transitorisch oder permanent ausgeschaltet werden. Dabei wird dieser Faktor nicht verändert.

3) Wir verfügen überhaupt nicht über Mittel, den determinierenden Faktor für dauernd zu verändern.

Daneben hat der determinierende Faktor unzweifelhaft auch andere Eigenschaften, die hier nicht besprochen werden sollen.

Bei der folgenden Untersuchung soll vorzugsweise die erstere dieser Eigenschaften berücksichtigt werden.

d. Kann die Wirkung des determinierenden Faktors bei der Bildung des Zellwandmusters auf die Wirkung von Stoffen, Strukturen oder Potentialen zurückgeführt werden?

In dem anorganischen Bereich sind zwei Wirklichkeiten vorhanden, die Materie und das Feld. Beide sind benutzt worden, um die Entstehung des Differenzierungsmusters zu erklären.

Am ältesten sind die Gedanken und Versuche, die Differenzierungsvorgänge auf Stoffe zurückzuführen. Schon SACHS sprach von organbildenden Stoffen. Diese Auffassung wird dadurch gestützt, dass man nachweisen kann, dass von aussen zugeführte Stoffe in das Entwicklungsgeschehen eingreifen können, z. B. ist IES imstande, die Bildung von Seitenwurzeln her vorzurufen. Die Wirkung der betreffenden Stoffe ist indessen davon abhängig, dass ein Reaktionssystem mit einer bestimmten Struktur und mit gewissen Entwicklungsmöglichkeiten, d. h. einer gewissen Determination, vorhanden ist. Diese Entwicklungsmöglichkeiten können durch die betreffenden Stoffe in Gang gesetzt, dagegen nicht geschaffen werden.

Vielleicht könnten aber solche determinierende Stoffe in der Zelle, in dem Plasma oder in dem Kern, vorhanden sein.

Tatsächlich kann man leicht zeigen, dass von dem Zellkern Stoffe abgegeben werden, die für die Bildung der Zellwände notwendig sind. Wenn man ein Wurzelhaar, z. B. von *Cucurbita* plasmolysiert, vermögen nur Plasmakugeln, die einen Zellkern enthalten oder mit einer solchen Kugel durch einen Plasmafaden in Verbindung stehen, sich mit einer Zellwand zu umgeben, kernfreie Plasmakugeln dagegen nicht.

Ferner kann man feststellen, dass Genprodukte modifizierend

in die Ausformung eines Zellwandmusters eingreifen können. Durch Kreuzung von *Urtica pilulifera* \times *U. Dodartii* kann man nachweisen, dass die Zacken des Blattes der ersteren Art durch ein Gen bedingt sind. Man darf sich jedoch nicht vorstellen, dass das betreffende Gen einen »zackenbildenden« Stoff erzeugt, sondern es wirkt mit bei einem Stoffumsatz, der in das Getriebe der Stoffwechselvorgänge eingreift, wodurch dasselbe verändert wird. Die Folge ist, dass die Determination, die in dem Blattrande vorgeht, in verschiedener Weise verläuft, je nachdem ob das betreffende Gen vorhanden ist oder nicht. Prinzipiell besteht kein Unterschied zwischen der betreffenden Genwirkung und der Wirkung eines von aussen zugeführten Stoffes, z. B. von Indolyllessigsäure.

Es geht hieraus hervor, dass von aussen zugeführte oder von Genen erzeugte Stoffe modifizierend in die Entwicklung des Zellwandmusters eingreifen können, und dass sie, wenn ein latentes Determinationsmuster vorhanden ist, die Entwicklungsmöglichkeiten in Gang setzen können, so dass ein Zellwandmuster gebildet wird. Dagegen ist es ausgeschlossen, dass Stoffe Determinations- und Zellwandmuster sollten schaffen können. Man ist nicht imstande, durch Stoffe andere organisierte Zellwandmuster hervorzurufen als diejenigen, die für die betreffende Pflanze normal sind. Von dieser Regel gibt es nur eine interessante Ausnahme, nämlich die Bildung der prosoplasmatischen Gallen (vgl. KÜSTER 1911). Die Galle von *Mikiola fagi* wird dadurch erzeugt, dass der Gallenbildner, die Insektenlarve, von ihrem Instinkte geleitet, wuchsstoffähnliche Stoffe in spezifischer Weise auf der Unterseite des Buchenblattes und an der inneren Wand der sich entwickelnden Galle verteilt (BOYSEN JENSEN 1953). Eben diese Gallenbildung bietet eine Bestätigung der oben angeführten Regel, dass Stoffe an sich nicht ein artfremdes, organisiertes Gebilde erzeugen können; nur in dem Fall, dass sie von einem lebenden Organismus in gesetzmässiger Weise verteilt werden, können sie ein solches Gebilde hervorrufen. Ein »toter Organisator« ist, wie SPEMANN (1936) bemerkt, ein Widerspruch in sich selbst.

Aber vielleicht könnte die Determination durch ein bestimmtes Strukturgefüge in dem Protoplasma hervorgerufen werden; man

wird daher untersuchen müssen, ob eine Struktur, die für die Entwicklung verantwortlich sein könnte, in der Zygote vorhanden ist.

In dem Kern ist ein solches Strukturgefüge nicht vorhanden, wie daraus hervorgeht, dass die Gene bei dem Aufbau des Zellwandgerüsts nur indirekt beteiligt sein können. Das Wachstum der Zellwände und die Orientierung der neuen Zellwände wird, wie oben dargelegt, durch das Plasma geregelt.

Es muss sodann untersucht werden, ob in dem Plasma ein Strukturgefüge vorhanden ist, das die Entstehung des Determinationsmusters ermöglichen könnte. Das scheint nicht der Fall zu sein. Wie HÄMMERLING und seine Schule zeigen konnten, sind kernlose *Acetabulariastiele* und Teile derselben imstande, Apikaldifferenzierungen (Haarwirtel und Hüte) und Rhizoidregenerate zu bilden. Es konnte ferner gezeigt werden, dass die Fähigkeit zur Bildung der Apikaldifferenzierungen von der Länge der Stielstücke und dem Abstand derselben von dem Apikalende abhängig ist, dass somit ein Konzentrationsgefälle von Apikaldifferenzierungsstoffen in dem *Acetabulariastiel* vorhanden sein muss. Man wird aus diesen Versuchen schliessen müssen, dass eine unbegrenzte Anzahl potentieller Hüte in dem *Acetabulariastiel* vorhanden ist, es wird aber im allgemeinen nur ein Hut gebildet. Die Entstehung desselben kann somit nicht auf eine bestimmte, in dem *Acetabulariastiel* vorhandene Struktur zurückgeführt werden. Die Struktur, die mit der Hutbildung verknüpft ist, entsteht erst während der Entwicklung des Hutes.

Aber diese Ausführungen sind wohl eigentlich überflüssig. Die Präformationstheorien des 17^{ten} und 18^{ten} Jahrhunderts und die spätere von WEISMANN sind längst ins Grab gesunken. In der Zelle sind zwar Strukturen vorhanden, die sich selbst reproduzieren können, z. B. Chromosomen, Zellkerne, Plastiden u. s. w., aber keine *Acetabulariahüte*, Blütenteile u. s. w. Das Zellwandmuster dieser letzteren wird an Ort und Stelle unter Mitwirkung von in einem Determinationsmuster verteilten Enzym aus niedrig molekularen Stoffen aufgebaut.

Was im vorhergehenden über die Möglichkeit gesagt wurde, die Wirkung des determinierenden Faktors auf Stoffe oder Strukturen zurückzuführen, kann folgenderweise zusammengefasst werden:

In der Zygote findet man nur diskrete Einzelelemente, An-

lagen, Gene, Plastiden, Mitochondrien, Zellulosenbildner u. s. w., die die Stoffe, die für den Aufbau der Konstitutionsstoffe notwendig sind, erzeugen. Diese Elemente stellen zwar eine notwendige, dagegen nicht eine hinreichende Bedingung für die Entwicklung dar. Es muss noch ein Faktor vorhanden sein, der diese Elemente verteilt und ihre Wirkungen koordiniert, so dass eine Ganzheit, ein Determinationsmuster und später ein Differenzierungsmuster, entsteht. Dieser determinierende Faktor kann nicht stofflicher Natur sein. Z. B. sind die Zellulosenbildner nicht imstande, sich selbst so zu verteilen, dass das Zellwandmuster in einer Blüte entstehen kann. Ebensovienig vermögen andere Stoffe oder Strukturen durch Verteilung oder durch lokale Neubildung von Zellulosenbildnern ein Determinationsmuster hervorzurufen, dass die Entstehung eines solchen Zellwandmusters ermöglichen könnte.

Ist dann der determinierende Faktor ein Feld im physikalischen Sinne des Wortes, so dass das Determinationsmuster durch ein System physikalischer Kräfte hervorgerufen wird?

VON GURWITCH, WEISS und anderen (vgl. SPEMANN 1936) ist der Begriff: das embryonale Feld in die Gestaltungsphysiologie eingeführt worden. Darüber, was man unter dem Feldbegriff zu verstehen hat, sind die Meinungen geteilt. Die Einführung dieses Begriffes ist wohl ein Versuch, die ortsgemässe Entwicklung, die die Grundlage der gesamten Ontogenese bildet, auf ein Potentialmuster irgend einer Art zurückzuführen. Es soll nun gezeigt werden, dass der determinierende Faktor nicht mit einem physikalischen Feld identifiziert werden kann.

Wenn man sich überlegt, welche Potentiale imstande sein könnten, die mit der Ausbildung eines Determinationsmusters verknüpften Stoffbildungen und Stoffumlagerungen hervorzurufen, kommt man zu dem Ergebnis, dass wohl nur elektrische Potentiale in Frage kommen können. Tatsächlich sind solche Potentiale in den lebenden Organismen allgemein verbreitet, und es soll nicht geleugnet werden, dass eine gewisse Relation zwischen diesen Potentialen und den Lebensvorgängen beobachtet werden kann. Z. B. ist in den Wurzeln die Wachstumszone (in dem abgeleiteten Strom) negativ im Verhältnis zu der Oberfläche in den übrigen Teilen der Wurzeln. Es ist auch sicher, dass gewisse

Bewegungsvorgänge in den Pflanzen ebenso wie die Reizleitung in Nerven von Potentialschwankungen begleitet sind, und dass man durch elektrische Ströme Krümmungen, z. B. in Wurzeln, hervorrufen kann.

Bioelektrische Potentiale können in verschiedener Weise entstehen (vgl. BULL 1948, HÖBER 1945). Am wichtigsten sind wohl die Potentiale, die an Phasengrenzflächen geknüpft sind, man nimmt an, dass sie entweder durch Ionenkonzentrationsdifferenzen oder durch Oxydations-Reduktionssysteme (ROSENE and LUND 1953) hervorgerufen werden. Sicher ist auch, dass äussere Faktoren, namentlich Schwerkraft, Potentialdifferenzen erzeugen können. Z. B. wird in Koleoptilen, die in horizontaler Lage untergebracht werden, die Unterseite positiv im Verhältnis zur Oberseite. Wichtig ist es, dass in nicht differenzierten Zellen, beispielsweise in einer Eizelle, zwar eine Struktur, aber keine Potentialdifferenzen zwischen den einzelnen unversehrten Punkten der Oberfläche vorhanden sind.

Elektrische Potentialdifferenzen sind natürlich imstande, Verschiebungen von Ionen hervorzurufen. Man hat vermutet, dass die Verschiebung des Wuchsstoffes, die bei der phototropischen und geotropischen Krümmung stattfindet, und die das ungleichartige Wachstum auf den beiden Seiten des sich krümmenden Organs hervorruft, durch Potentialdifferenzen erzeugt wird. Es ist doch ziemlich sicher, dass die polare Leitung des Wuchsstoffes in der Avenakoleoptile mit den in derselben vorhandenen elektrischen Potentialen nichts zu tun hat (vgl. SÖDING 1952).

Damit nun aber Potentialdifferenzen imstande sein sollten, ein Determinationsmuster hervorzurufen, damit sie z. B. imstande sein sollten, die Zellulosenbildner so zu verteilen, dass sie das Zellwandmuster in einer Blüte bilden könnten, müsste vor der Bildung des komplizierten Determinationsmusters der Zellwände ein Potentialmuster von ebenso komplizierter Beschaffenheit wie das Determinationsmuster vorhanden sein.

Die erste Frage lautet dann, ob ein solches kompliziertes Potentialmuster überhaupt in dem Plasma vorkommen kann. Man ist wohl kaum imstande, diese Möglichkeit im voraus zu verneinen. Es finden sich unzweifelhaft in dem Plasma viele Phasengrenzflächen, z. B. sind alle Organellen, Mitochondrien und Sphaerosomen von solchen Grenzflächen umgeben, die der

Sitz elektrischer Potentiale sein könnten. Zwar werden viele von diesen mit den Strömungen herumgeführt, und sind somit jedenfalls nicht imstande, ein interzelluläres Muster zu bilden. Aber auch in dem ruhenden Plasma und in der Hautschicht des Plasmas und in den verschiedenartigen Zellen können sicher komplizierte Strukturen und komplizierte Potentialmuster vorhanden sein.

Die zweite Frage lautet nun, ob die wechselnden Determinationsmuster der Zellwände, die während der Entwicklung auftreten, durch ein solches kompliziertes Potentialmuster hervorgerufen werden können.

Wenn man z. B. von embryonalen Zellen in der Wurzelspitze ausgeht, darf man annehmen, dass dieselben gleichartig sind, und das sie alle dasselbe Potentialmuster enthalten. Aus diesen gleichartigen embryonalen Zellen sollen nun verschiedene Zelltypen, Trichoblasten, Gefäße, Siebröhren u. s. w. gebildet werden. Jede dieser Typen müsste natürlich ein spezifisches Potentialmuster haben. Die Voraussetzung dafür, dass solche Potentialmuster entstehen könnten, müsste sein, dass vorher stoffliche Umlagerungen eingetreten wären, wodurch die notwendigen Phasengrenzflächen geschaffen würden.

Auf dieselbe Schwierigkeit stösst man in noch höherem Grade, wenn neue und mehr komplizierte Organe, z. B. Blüten, gebildet werden sollen. Hierzu würden natürlich ganz andere Potentialmuster als diejenigen, die in den vegetativen Organen auftreten, notwendig sein. Auch in diesem Falle müssten vor der Entstehung dieser neuen Potentialmuster tiefgehende Veränderungen der Phasengrenzflächen, d. h. stoffliche Veränderungen, stattgefunden haben.

Ob elektrische Potentiale in der einen oder anderen Weise bei den orientierten Stoffumlagerungen beteiligt sind, muss man der Wissenschaft der Zukunft zu entscheiden überlassen. Jedoch scheint es sicher, dass der determinierende Faktor als solcher mit einem System von elektrischen Potentialen nicht identifiziert werden kann. Das Potentialmuster, falls ein solches vorhanden ist, ist eine Folge des Determinationsmusters und nicht die Ursache desselben.

Es ist somit nicht möglich, die Entstehung des Determinations- und Differenzierungsmuster der Zellwände mit Hilfe der Wirkung

von Stoffen, Strukturen oder elektrischen Potentialen zu erklären. Dieses Ergebnis steht im Einklang mit der oben erwähnten Tatsache, dass es nicht möglich ist, den determinierenden Faktor zu verändern.

e. Wie wirkt, was ist der determinierende Faktor des Zellwandmusters?

Bisher haben wir uns mit der negativen Seite des Problems, des determinierenden Faktors, beschäftigt, wir haben versucht zu erhellen, was der determinierende Faktor nicht ist. Wir wollen nun versuchen, uns der positiven Seite zuzuwenden. Wir fragen, wie wirkt, was ist der determinierende Faktor, und wir wählen, um diese Frage zu beleuchten einen speziellen Differenzierungstypus, die Entstehung des Zellwandmusters bei der Blütenbildung.

Das Kennzeichnende bei der Ontogenese der lebenden Organismen ist, dass eine Strukturhöhung stattfindet, dass aus einem weniger komplizierten ein komplizierterer Organismus entwickelt wird (BOYSEN JENSEN 1939, p. 9). Eine solche Strukturhöhung tritt z. B. ein, wenn Blüten gebildet werden. Die Entwicklung der Blüten ist ziemlich kompliziert. Auf der Blütenachse einer zyklischen Blüte entstehen Wirtel von ursprünglich anscheinend gleichartigen Höckern. Die Höcker der einzelnen Wirtel werden simultan gebildet. Die Entstehung der Wirtel geschieht nicht immer in aufsteigender Folge. Die apikalen Teile eilen bisweilen voran, und die Anlagen der Staubblätter können dann in absteigender Folge gebildet werden. Später entwickeln sich die Höcker in ungleichartiger Weise zu Kelch- und Kronblättern, und zu dem Andrözeum, dass aus mehreren bis zahlreichen Staubblättern besteht. An dem Scheitel der Blütenachse entsteht das Gynäzeum. Im einfachsten Falle besteht dasselbe aus einem oder mehreren freien Fruchtblättern; diese entstehen als schiefe, becher- oder kapuzenförmige Gebilde, deren Ränder später verwachsen, so dass geschlossene Fruchtblätter, die die Samenanlagen umschliessen, gebildet werden. Wenn mehrere Fruchtblätter mit den Rändern oder mit den randlichen Teilen der Aussenseite verwachsen, entsteht ein synkarpes, einräumiges oder mehrräumiges Gynäzeum. In den Hohlräumen desselben

entwickeln sich die Samenanlagen (vgl. Abb. 1463, E, F, 1499, 5, 1502, 1505, 1507 in GOEBEL 1923).

Das schliessliche Ergebnis dieser komplizierten Entwicklungsvorgänge sind Blüten, deren Baupläne in allen Beziehungen genau identisch sind. Die Blüten sind, wie es aus den Blüten-diagrammen hervorgeht, ein ganz besonders schönes Beispiel der ortsgemässen Entwicklung während der Ontogenese.

Nach dieser kurzgefassten Beschreibung der Entwicklung der Blüten, soll untersucht werden, was man aus derselben folgern kann.

Nach einer viel verbreiteten Auffassung, wird die ortsgemässe Entwicklung, d. h. die Entwicklung bestimmter Zellen und Zellgruppen zu einem bestimmten Gebilde, durch innere Anlagen und durch die Entwicklungsbedingungen, d. h. die Einwirkung der umgebenden Zellen, bestimmt.

Die verschiedenartige Entwicklung der Höcker zu den Blüten-teilen kann nicht darauf beruhen, dass die inneren Anlagen der Zellen verschieden sind, sie entstehen nämlich alle aus gleichartigen, embryonalen Zellen.

Man kann sich auch nicht vorstellen, dass die Anlage der einzelnen Blütenteile durch eine Wirkung anderer früher angelegter Organe sollte hervorgerufen werden können. Zwar ist es unmittelbar einleuchtend, dass eine starke morphologische Koordination zwischen den verschiedenen Organen und Organteilen der Blüte vorhanden ist. Diese Koordination muss dadurch erreicht werden, dass die Wachstumsvorgänge der verschiedenen Zellen oder Zellgruppen während der Entwicklung der Blüte mit der grössten Genauigkeit koordiniert werden. Man wird aber diese Koordination der Wachstumsvorgänge nicht durch die Annahme erklären können, dass eine Kausalverknüpfung zwischen den einzelnen Stufen der Entwicklung vorhanden sein sollte, so dass jede Stufe zwangsläufig die folgende Stufe hervorgerufen habe. Es müssten dann nämlich während der Entwicklung einer bestimmten Stufe Stoffe oder Potentiale gebildet werden, die die folgende Stufe hervorrufen könnten. Wie oben gezeigt wurde, können Stoffe zwar in die Determinations- und Differenzionsvorgänge modifizierend eingreifen, aber nicht diese Vorgänge schaffen.

Es kann somit, was eigentlich schon aus dem vorigen Ab-

schnitte hervorgeht, die Entstehung des Determinations- und Differenzierungsmusters während der Blütenbildung weder durch innere Anlagen noch durch eine koordinierende Wirkung der älteren Blütenteile auf die Bildung der jüngeren erklärt werden.

Wir müssen daher versuchen, das Wesen des determinierenden Faktors von seiner Wirkungsweise aus zu erhellen.

Weil die ursprünglich gleichartigen Zellen, die z. B. bei der Bildung eines synkarpen Gynäzeums beteiligt sind, von Anfang an gleichzeitig in ungleichartiger Weise oder überhaupt nicht wachsen, wird man annehmen müssen, dass die Einheitlichkeit der Wachstumsvorgänge, die gesetzgebundene und unveränderliche Entwicklung des Gynäzeums, und übrigens auch der anderen Blütenteile, dadurch hervorgerufen wird, dass vor dem Beginn der Gestaltungsvorgänge der Bauplan der ersten Entwicklungsstadien des Gynäzeums und der Blüte überhaupt vorhanden ist. Dieser Bauplan ist in dem Determinationsmuster der beginnenden Entwicklung verwirklicht. Jedenfalls hinsichtlich des Aufbaues der Zellwandgerüsts in der Blüte ist das Determinationsmuster nicht etwas Hypothetisches, sondern ein durchaus reales Gebilde. Es besteht aus Stoffen, besonders Zellulosebildnern, Wuchsstoffen u. s. w., die bei dem Wachstum der Zellwände beteiligt sind, und die durch Verteilung oder lokale Neubildung in einer bestimmten, während der Entwicklung wechselnden Struktur angeordnet werden. Durch das Determinationsmuster wird dann die Wachstumweise der einzelnen Zellen koordiniert, so dass die Ganzheit, die in der Blüte zutage tritt, verwirklicht wird. Ebenso wie die Blüte muss auch das Determinationsmuster ein Ganzheitsgepräge besitzen.

Man muss nun weiter schliessen, dass ein etwas vorhanden ist, das überzellulär wirkt, und das Determinationsmuster hervorruft. Dieses etwas, das nicht auf Stoffe, Strukturen oder elektrische Potentiale zurückgeführt werden kann, nennen wir den determinierenden Faktor. Da dieser Faktor imstande ist, ein ganzheitsgeprägtes Determinationsmuster hervorzurufen, wird man zu der Auffassung gedrängt, dass das Determinationsmuster, das geschaffen werden soll, in der einen oder anderen Weise in dem determinierenden Faktor enthalten sein muss. Man kann daher sehr wohl den determinierenden Faktor als ein ontogenetisches Feld auffassen, das von Ort zu Ort qualitativ ver-

schiedene Wirkungen hervorzurufen vermag. Ein physikalisches Feld stellt der determinierende Faktor aber nicht dar.

Die Entwicklung einer Pflanze ist zwar gesetzmässig in dem Sinne, dass man sie sich beliebig oft wiederholen lassen kann, wobei zugleich eine Determination und Gleichmässigkeit auftritt, die der anorganischen Natur ganz fremd ist. Sie ist aber nicht gesetzmässig im physikalischen Sinne, weil man auf physikalischer Grundlage nicht ein späteres Stadium aus einem früheren Stadium ableiten kann.

Wir kommen somit zu dem Ergebnis, dass, soweit man es beurteilen kann, in dem anorganischen Bereich keine Elemente vorhanden sind, mit welchen der determinierende Faktor verglichen oder aus welchen er abgeleitet werden kann.

Dem Carlsbergfond, der mir die für die Untersuchungen notwendigen Instrumente zur Verfügung gestellt und mich auch in anderer Weise unterstützt hat, spreche ich meinen besten Dank aus.

Meiner Tochter, Frau MARGRETE EHLERS, möchte ich auch an dieser Stelle für ihre gewissenhafte Hilfe bei der Ausführung der Versuche herzlich danken.

Summary.

Spores of *Pteris longifolia* were germinated on 0.6 % agar in small glass-rings (1.5×0.8 cm) placed in petri dishes (4×2 cm). The bottom of the dishes was covered with the solution, the effect of which on the growth of the prothalli was to be investigated. With a pipette 2—3 drops of the solution were placed on the agar surface 2—3 times a day. The greater part of the experiments were carried out in white light.

The development of prothalli in a nutrient medium is represented in fig. 3.

When spores are germinated on agar with 0.2 % colchicine, prothalli of many different types arise. In fig. 4, 9, 10, one of these types is drawn, a pointed cone-shaped prothallus, consisting of a row of cells, the size of which decreases towards the tip. If the colchicine solution is replaced by a nutrient medium, a normal, horizontal prothallus plate grows out from the row of cells, either unilaterally or symmetrically (fig. 4, 12). If cell divisions in

the axial cell row occur, the new-built cell walls are horizontal so that besides the horizontal plate also a vertical plate is formed (fig. 4,13,16). The development and regeneration of other types is represented in fig. 4,1-8.

On agar with a solution of 0.01 % 2.4-D club-shaped parenchymatous callus develop (fig. 5,1-9). If the 2.4-D solution is replaced by a nutrient medium, a regeneration takes place. From one or more cells of the callus a normal horizontal prothallial plate grows out. Each callus only regenerates one prothallus (fig. 5,17).

The effect of 2M-4Cl on the growth of the *Pteris* spores is similar to that of 2.4-D.

It appears from the experiments that in cultures of *Pteris* spores on agar containing colchicine, 2.4-D or 2M-4Cl, growth and cell division can be continued, whereas differentiation, the fusion of the cells to an organized entity, a normal prothallus, is discarded, but it begins when the poison is removed from the agar.

We must therefore conclude that the last process, the differentiation, is of a higher order than cell growth and cell division. The factor achieving the formation of a normal prothallus is called the determining factor. As to the nature of this factor it is concluded that in the physical world no elements are found with which it can be compared or from which it can be derived.

*Pflanzenphysiologisches Laboratorium
der Universität, Kopenhagen.*

Schrifttum.

- BOYSEN JENSEN, P., Die Elemente der Pflanzenphysiologie, Jena 1939.
- A determination theory, Phys. Plant. 1, 156, 1948.
 - (1) Investigations on the growth and differentiation of tobacco tissue cultures in vitro, Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk. 18, 7, 1950.
 - (2) Über den Nachweis der Zellulosenbildner und über das Vorkommen und die Lage derselben in Wurzelhaaren und Trichoblasten, Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk. 18, 10, 1950.
 - Untersuchungen über die Bildung der Galle von *Mikiola fagi*. Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk. 18, 18, 1952.
 - Über die Wachstumsvorgänge in der Spitze der Wurzelhaare von *Phleum*, Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk. 22, 1, 1954.
 - Über die Wirkungsweise des determinierenden Faktors, der bei der Bildung der Wurzelhaare von *Lepidium*, *Sinapis* und *Phleum* tätig ist. Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk. 22, 5, 1955.
- BULL, H. B., Physical biochemistry, New York 1948.
- BÜNNING, E. und D. v. WETTSTEIN, Polarität und Differenzierung an Mooskeimen, Naturw. 40, 147, 1953.
- EAMES, A. J., Destruction of phloem in young bean plants, after treatment with 2,4-D, Am. J. Bot. 37, 840, 1950.
- GOEBEL, K., Die Organographie der Pflanzen, 2. Aufl. (Jena 1913—23).
- GORTER, CHR. J., The influence of 2-3-5-trijodbenzoezoic acid on the growing point of tomatoes, Kon. Nederl. Akad. Proc. 52, 1185, 1949, 54, 181, 1951.
- HARDER, R. und A. OPPERMAN, Einfluss von 2-3-5-Trijodbenzoesäure auf die Blütenbildung und vegetative Gestaltung von Kalanchöe Blossfeldiana, Planta 41, 1, 1952.
- HÖBER, R., Physical chemistry of cells and tissues, London 1945.
- KLEBS, G., Zur Entwicklungsphysiologie der Farnprothallien I, II, III, Sitz. Heidelb. Akad. Wiss., math. naturw. Kl. 1916, 1917.
- KÜSTER, E., Die Gallen der Pflanzen, Leipzig 1911.
- Die Pflanzenzelle, 3 Aufl., Jena 1956.
- LINSER, H., FROHNER, W. und KIRSCHNER, R., Veränderungen von Blattmorphologie und Blattfolge bei *Erodium cicutarium* unter dem Einfluss von Phenoxyessigsäurederivaten, Ber. d. deutsch. bot. Ges. 68, 46, 1955.
- MOHR, H., Die Abhängigkeit des Protonemawachstums und der Protonemapolarität bei Farnen von Licht, Planta 47, 127, 1956.

- ROSENE, HILDA F. and E. J. LUND, Bioelectric fields and correlation (in *Growth and Differentiation in Plants*, ed. by W. E. Loomis, Ames, Iowa 1953).
- SINNOTT, E. W. and R. BLOCH, Changes in intercellular relationships during the growth and differentiation of living plant tissues, *Am. Journ. Bot.* 26, 675, 1939.
- Division in vacuolated plant cells, *Am. Journ. Bot.* 28, 225, 1941.
- SÖDING, H., *Die Wuchsstofflehre*, Stuttgart 1952.
- SOSSOUNTZOV, I., Le développement in vitro des germinations et des prothalles de *Gymnogramme calomelanos* en présence d'hydrazide maléique *Phyton*, Buenos Aires 3, 1, 1953.
- SPEMANN, H., *Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung*, Berlin 1936.
- TURKEY, H. B., C. L. HAMMER and BARBARA IMHOFF, Histological changes in Bindweed and Sow Thistle following applications of 2,4 dichlorophenoxyacetic acid in herbicidal concentrations, *Bot. Gaz.* 107, 62, 1945.
- WETTSTEIN, D. v., Beeinflussung der Polarität und undifferenzierte Gewebebildung aus Moossporen, *Z. f. Bot.* 41, 199, 1953.
- WETTSTEIN, F. v., Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich, *Erg. d. Biol.* 2, 311, 1927.
- ZEPF, E., Über die Differenzierung des Sphagnumblattes, *Z. f. Bot.* 40, 87, 1952.
- ZIMMERMANN, P. W. and HITCHCOCK, Substituted phenoxy and benzoic acid growth substances and the relation of structure to physiological activity, *Boyce Thomps. Inst.* 12, 321, 1942.
- Flowering habit and correlation of organs modified by trijodobenzoic acid, *Contrib. Boyce Thomps. Inst.* 12, 491, 1942.

Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab

Biologiske Meddelelser

(Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk.)

Bind 22 (kr. 65.00)

kr. ø.

1. JENSEN, P. BOYSEN: Untersuchungen über Determination und Differenzierung. 2. Über die Wachstumsvorgänge in der Spitze der Wurzelhaare von *Phleum*. With an English Summary. 1954 3.50
2. BÖVING, ADAM G.: Mature Larvae of the Beetle-Family Anobiidae. 1954..... 35.00
3. GAMOW, G.: Possible Mathematical Relation between Deoxyribonucleic Acid and Proteins. 1954 2.00
4. BØRGESEN, F.: Some Marine Algae from Mauritius. Additions to the Parts Previously Published. VI. 1954 8.00
5. JENSEN, P. BOYSEN: Untersuchungen über Determination und Differenzierung. 3. Über die Wirkungsweise des determinierenden Faktors, der bei der Bildung der Wurzelhaare von *Lepidium*, *Sinapis* und *Phleum* tätig ist. With an English Summary. 1955..... 4.50
6. SALOMONSEN, FINN: The Evolutionary Significance of Bird-Migration. 1955..... 6.00
7. MUNCH-PETERSEN, AGNETE, KALCKAR, HERMAN M., and SMITH, EVELYN E. B.: Uridyl Transferases, their Occurrence and Physiological Role. 1955 3.00
8. GAMOW, G.: On Information Transfer from Nucleic Acids to Proteins. 1955..... 1.00
9. HEVESY, G.: Conservation of Skeletal Calcium Atoms through Life. 1955..... 2.00

Bind 23

(uafsluttet/in preparation)

1. RASMUSSEN, ERIK: Faunistic and Biological Notes on Marine Invertebrates III. The Reproduction and Larval Development of some Polychaetes from the Isefjord, with some Faunistic Notes. 1956 11.00
2. PETERSEN, JOHS. BOYE, and HANSEN, J. BENTH: On the Scales of some *Synura* Species. 1956 7.00
3. BRØNDSTED, H. V.: Experiments on the Time-Graded Regeneration Field in Planarians. With a Discussion of its Morphogenetic Significance. 1956 7.00
4. † BØRGESEN, F.: Some Marine Algae from Mauritius. Final Part. Edited by TYGE CHRISTENSEN. 1957 5.00
5. JENSEN, P. BOYSEN: Untersuchungen über Determination und Differenzierung. 4. Über den Aufbau des Zellwandgerüsts der Pflanzen und die Determination desselben. With an English Summary. 1957..... 6.00

On direct application to the agent of the Academy: EJNAR MUNKS-GAARD, Publishers, 6 Nørregade, København K, a subscription may be taken out to the series of *Biologiske Meddelelser*. This subscription is comprising automatically *Biologiske Skrifter* in 4to. The *Meddelelser* and the *Skrifter* only differ in size, not at all in the subjects treated. Papers with large formulae, tables, plates etc. will generally be published in the *Skrifter* in 4to. Since it is due to a mere accident, with regard to the subjects treated, if a paper is printed in *Meddelelser* in 8vo or in *Skrifter* in 4to, these two series will be sent together automatically to all subscribers to the biological papers of the Academy.

For subscribers and others who want to receive only the publications concerning a single group of subjects, there is a possibility of special arrangement with the agent of the Academy, in order to acquire the papers published under one or more of the subjects: *Botany*, *Zoology*, *General Biology*.

In order to avoid mistakes at registration and quotation the publications will not have any special designation of the group of subjects printed on them; but on the cover of each paper there will be a list of the papers last published within the same group of subjects as that to which the number in question belongs.

The last published numbers of *Biologiske Meddelelser* within the group of **Botany** are the following:

Vol. 21, No. 1, 2, 3, 5, 8, 9. — Vol. 22, No. 1, 4, 5. — Vol. 23, No. 2, 4, 5.