XVII.

Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln [1].

Von

Dr. K. Prantl.

Veranlasst durch die Beobachtung Ciesielski's [2], dass an Wurzeln, deren Spitzen abgeschnitten waren, nach einigen Tagen eine neue Wurzelspitze auftrat, unterzog ich die nach dem Abschneiden des Vegetationspunktes stattfindenden Vorgänge einer eingehenderen Untersuchung, welche für einige Wurzeln der Angiospermen zum Abschlusse gelangt ist.

Betreffs der Methode brauche ich nichts weiter anzuführen, als dass die Keimpflanzen [3] von Zea Mais, Pisum sativum und Vicia Faba in feuchten lockeren Sägespänen cultivirt wurden und zwar in grosser Anzahl, bei jeder Versuchsreihe etwa 150; die Keimlinge waren aus einer noch grösseren Anzahl von Samen ausgewählt. Die Wurzeln wurden, wenn sie eine Länge von etwa 1 — 2 Centim. erreicht haben, in der, je nach den Versuchen, im Folgenden näher anzugebenden Weise verstümmelt und in senkrecht abwärts gerichteter Stellung weiter cultivirt. Jeden Tag ungefähr zur gleichen Stunde wurde eine Anzahl derselben auf Längsschnitten, unter Umständen auch auf Querschnitten untersucht. Als das geeignetste Anschwellungsmittel für die Schnitte benütze ich eine ausserordentlich verdünnte Kalilösung, welche dem Präparat zugesetzt, die Zelleninhalte vollkommen homogen und durchsichtig macht, wodurch die Membranen mit ausnehmender Schärfe hervortreten.

1) Dieselben wurden, theilweise in etwas veränderter Form, im Juli 1873 als Habilitationsschrift veröffentlicht.

2) Untersuchungen über die Abwärtskrümmnng der Wurzel. Beiträge z. Biol. d. Pfl. hersg. v. Cohn. II. Heft. Breslau 1872.

3) Die gleichen Resultate erhielt ich auch an den starken Knotenwurzeln von Maispflanzen, die im Wasser cultivirt werden.

I. *Zea Mais.*

Es dürfte nicht überflüssig erscheinen, zunächst den Bau der unverletzten Wurzelspitze genauer zu betrachten, da deren Beschreibung bei Reinke[1]) den Thatsachen nicht entspricht. Eine vollkommen zutreffende Abbildung gab bereits viel früher Sachs[2]). Schon auf den ersten Blick macht sich eine sehr scharfe Abgrenzung der Haube vom Wurzelkörper geltend. Dieselbe findet darin ihren näheren Ausdruck, dass die radial gestreckten und sehr niedrigen Epidermiszellen stark verdickte Aussenwände besitzen, so dass eine continuirliche Verdickungsmasse den Wurzelkörper bis ganz nahe an den vertieft liegenden Scheitelpunkt begrenzt. Aber auch am Scheitelpunkt selbst, wo diese Verdickung noch nicht existirt und die jungen Epidermiszellen noch keine so ausgeprägte Gestalt besitzen, treffen die Längswände der centralen (in Längsreihen geordneten) Zellen der Wurzelhaube fast niemals auf die Längswände der Zellen des Wurzelkörpers. Es erscheint somit die Annahme einer Spaltung der jungen Epidermis in Haubenschichten und Epidermis, welche in einiger Entfernung vom Scheitel unmöglich ist, auch am Scheitelpunkt selbst im höchsten Grade unwahrscheinlich; ich spreche daher der Wurzelhaube ihr eigenes, vom Wurzelkörper unabhängiges Meristem, die sog. Säule, zu.

Im Wurzelkörper existiren keine besonderen Initialen der Epidermis; vielmehr nehme ich fast immer am Scheitelpunkte zwei dominirende Zellen wahr, an welche ich seitlich nicht bloss Rindenzellreihen, sondern auch die Epidermis selbst ansetzt. Wo ich solche dominirende Zellen nicht bemerkte, gerade da konnte ich aus anderen Ursachen den Schnitt als einen schiefen oder nicht medianen erkennen; zudem wäre es unerklärlich, wie auf schiefen oder neben der Axe vorbeigegangenen Schnitten eine derartige Anordnung sichtbar werden sollte, wenn die Reinke'sche Annahme besonderer Epidermisinitialen richtig wäre. Die inneren Schichten des Rindengewebes, sowie der Fibrovasalkörper endigen in einem Meristem, in welchem es mir nicht gelang, die Längsreihen mit Sicherheit zu verfolgen[3]). Im Fibrovasalkörper differenzirt sich schon in kurzer Entfernung vom Scheitel ein von lufthaltigen Intercellularräumen durchsetztes Markgewebe, wodurch das Procambium die Form eines Hohlcylinders erhält. Im Procambium selbst erkennt man Reihen von sehr breiten Zellen, welche unten ziemlich niedrig, gegen oben hin allmählich höher werden und weiterhin

1) Untersuchungen über Wachsthumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamenwurzel. Botan. Abhandl. hrsg. v Haustein. I. 3. Bonn 1871. p. 43.

2) Lehrbuch d. Botanik. 1. Aufl. Fig. 111. p. 137.

3) Die hier gegebene Darstellung des Vegetationspunktes der Maiswurzel scheint, soweit die kurze Notiz schliessen lässt, durch die Untersuchungen Janczewski's vollkommen bestätigt zu werden, s. Bot. Zeit. 1874. p. 113.

den bekannten grossen Gefässen den Ursprung geben; ich will diese Zellen der Kürze halber Gefässzellen nennen.

---

1. Die Vorgänge an Wurzeln, deren Spitzen quer abgeschnitten wurden, sind, wie sich leicht voraussehen lässt, verschieden nach der Höhe, in welcher der Schnitt geführt wird, und zwar je nach der Lage und somit dem Alter der blossgelegten Querzone im Allgemeinen von dreierlei Art. Da aber die Eigenschaften der vom Schnitt betroffenen Zellen sich nur allmählich mit ihrer Entfernung vom Scheitel ändern, so giebt es selbstverständlich Uebergänge; weitere Complicationen treten ferner auf, wenn der Schnitt nicht genau quer zur Längsaxe, sondern etwas tief geführt wird.

a. Eine vollkommene Regeneration der Wurzelspitze mit Betheiligung aller Gewebesysteme findet dann statt, wenn der Schnitt etwa da geführt wird, wo die bogige Anordnung der Zellreihen in die gerade übergeht, wobei also ausser dem oben erwähnten Meristem nur sehr wenig entfernt wird. Es wurde diess durch folgendes Verfahren erreicht, und zwar, wie der Erfolg gezeigt hat, mit hinreichender Sicherheit. Von der Spitze der Wurzelhaube anfangend nahm ich nacheinander so lange fort dünne Querschnitte ab, bis auf der Schnittfläche eben die einzelnen Gewebesysteme in scharfer Begrenzung sichtbar wurden. Wie schon eine einfache Ueberlegung zeigt, ausserdem aber auch noch durch die mikroskopische Untersuchung sowohl der abgetragenen Querschnitte, als auch des verstümmelten Wurzelkörpers an einer Anzahl von Exemplaren constatirt wurde, war hiemit die im Obigen vorgesteckte Absicht erreicht.

Wurde hiebei mit der nöthigen Sorgfalt und Genauigkeit verfahren, so traten die im Folgenden beschriebenen Erscheinungen nicht etwa bloss als zufällige Vorkommnisse bei der einen oder der anderen Wurzel auf, sondern ausnahmslos an sämmtlichen Versuchsobjecten in gleicher Weise. Auch die individuellen Verschiedenheiten in mehr oder minder raschem Durchlaufen der einzelnen Stadien waren nur minimal.

Die in dieser Weise behandelten Wurzeln wuchsen, wie schon von Sachs[1]) gezeigt wurde, in vollkommen unveränderter Weise weiter, sowohl was den Gesammtzuwachs, als die Grösse der Partialzuwachse betrifft. Nutationen finden im Vergleich mit den normalen Wurzeln in kaum wahrnehmbar vermehrtem Maasse statt; die senkrecht gesteckten behielten diese Richtung bei; wagerecht gelegte krümmten sich fast immer wie normale abwärts. Es könnte scheinen, als läge hierin ein Widerspruch mit den Angaben Sachs', welcher von sehr starken Nutationen spricht; allein Sachs hatte bei seinen Versuchen die Zone, in welcher die Spitze hinweggenom-

1) Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. d. bot. Inst. in Würzburg. 3. Heft p. 432.

men wurde, nicht genau fixirt und daher nicht bloss vorliegenden Fall, sondern auch den unter b. zu behandelnden, vielleicht der Mehrzahl nach Zwischenbildungen vor sich.

Die anatomische Untersuchung nach etwa 24 Stunden[1]) ergab, dass die der Schnittfläche angrenzenden Zellen sämmtlicher Gewebe senkrecht zur Schnittfläche, also parallel zur Längsachse ausgewachsen waren; und zwar kommt hiebei bis zu einem gewissen Grade jeder einzelnen Zellreihe Selbstständigkeit zu. Die Differenzen in den Längen, welche von den einzelnen Zellreihen erreicht worden waren, waren bedeutender, als die Grösse der durch den Schnitt verletzten Zellen betragen konnte, deren Reste übrigens, wohl vermittelst des kräftigen Wachsthums im lockeren Boden, fast spurlos verschwunden waren.

Die Intensität des Auswachsens hängt übrigens im Allgemeinen vorzugsweise von dem Charakter der betheiligten Zellen ab. Während die Epidermis nur sehr wenig hervorwächst, steigert sich die Intensität im Rindengewebe nach innen zu stetig und erreicht im Centrum des Fibrovasalkörpers ihr Maximum, so dass also die Gestalt der Wundfläche aus der ebenen in eine nahezu kugelschalige, flach paraboloidische übergegangen war.

Die hervorgewachsenen Epidermiszellen sind etwas mehr in die Länge gestreckt als die normalen und durch etwas schiefe (nach vorne convergirende) Querwände begrenzt, im Uebrigen von den dahinter liegenden nicht verschieden. — Die aus dem Rindengewebe hervorgegangenen Zellen unterscheiden sich von den letzteren durch Mangel der lufthaltigen Intercellularräume und etwas dichteren Inhalt; die Querwände stehen etwas schief, nach vorne convergirend; diese schräge Stellung steigert sich im weitern Verlaufe noch mehr. — Gering ist die Differenz zwischen dem Fibrovasalkörper und dem aus ihm hervorgewachsenen Gewebe; doch gilt für das centrale Mark das gleiche wie für die Rinde, nur sind die Querwände hier stetiger. Bemerkenswerth ist, dass häufig (aber nicht immer) in den Gefässzeilen, soweit sie hervorgewachsen waren, Theilungen nach allen Richtungen eingetreten waren, wodurch ihre hervorragende Eigenthümlichkeit in dem neu zugewachsenen Gewebe nahezu verloren ging. Das ganze übrige Gewebe behielt die Anordnung der Zellen zu Längsreihen mit noch nahezu überall horizontalen Querwänden vollständig bei. Die äussersten Zellen waren über die ganze Wundfläche hin durch einen grösseren Längsdurchmesser vor den hinter ihnen liegenden ausgezeichnet.

Es hatte sich somit ein Gewebecomplex gebildet, den wir im Vergleiche mit ähnlichen Bildungen an der Wundfläche anderer Organe, besonders

---

1) Bei Sommertemperatur; bei niedrigerer Temperatur verlauft der ganze Regenerationsgang viel langsamer.

von Stengeln, als Callus bezeichnen. In diesem Callus sind die Eigenthümlichkeiten der verschiedenen Systeme, welchen er entstammt, nicht mehr ausgesprochen; eine ideale Fläche, in welcher der Callus an den differenzirten älteren Wurzelkörper angrenzt, bezeichnen wir, lediglich der Kürze des Ausdrucks halber, als Callusgrenze; dieselbe ist aber keineswegs scharf bestimmt. Ihre Gestalt ist aber im vorliegenden Stadium weder eben, noch mit der Wundfläche parallel, sondern flacher gewölbt, als letztere.

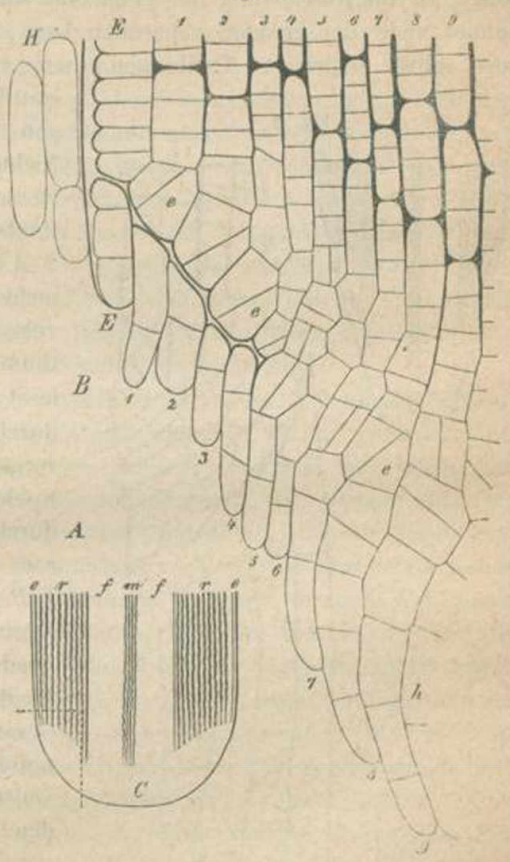
Daraus nun, dass das Wachsthum der Wurzel sowohl bisher, als auch späterhin unverändert seinen Fortgang nimmt, folgt, dass dieses Wachsthum nicht bloss auf Kosten der nach der Verstümmelung noch vorhandenen jüngsten Zellen, durch deren Streckung und Uebergang in Dauergewebe, stattgefunden hat, sondern dass unterdessen Neubildung neuer wachsthumsfähiger Zellen stattgefunden haben muss. Der Ort dieser Neubildung des Zellennachschubes, wie wir sie kurz nennen wollen, ist in der nächsten Umgebung der Callusgrenze zu suchen. Denn dass der Zellennachschub nicht vom Callus selbst vermittelt wird, das beweisen uns vorzugsweise jene unregelmässigen Theilungen in den Gefässzellen, welche nur bis zur Callusgrenze herauf statthaben und von deren Spuren in den neu heranwachsenden Partieen des Wurzelkörpers nie etwas angetroffen werden kann. Viel hinter der Callusgrenze können wir den Zellennachschub auch nicht annehmen, da er, wie später gezeigt werden wird, unterbleibt, wenn mehr von der Wurzelspitze hinweggenommen wurde. Die Art und Weise des Zellennachschubes kann nur so angenommen werden, dass jede Längsreihe mittelst quergestellter Theilungswände für sich selbst neue wachsthumsfähige Zellen nachschiebt. Dabei muss aber schon jetzt hervorgehoben werden, dass die Callusgrenze keineswegs eben ist und der ursprünglichen Schnittfläche entspricht, unter welche nur der Callus hinausgewachsen wäre, sondern dass sie stets nach vorne rückt, sich der vorderen Oberfläche immer mehr nähert. Jede der Längsachse näher gelegene Zellreihe ist nämlich im Verhältniss viel ausgiebiger thätig im Zellennachschub, als die weiter nach aussen gelegenen, und es wird dadurch differenzirtes normales Wurzelgewebe weit über eine Ebene hinausgebildet, die man sich durch das Ende der alten Epidermis gelegt denken kann.

Nach weiteren 24 Stunden erreichen die Vorgänge das zweite Stadium, welches charakterisirt ist durch die Anlage einer neuen Epidermis und Bildung einer provisorischen Wurzelhaube.

Die Epidermis bildet sich von aussen beginnend in einer Zone des aus Rindengewebe hervorgegangenen Callus (Fig. 1. e) indem in jeder Längsreihe eine Zelle ihre (etwas schief gestellte) Aussenwand allmählich in der für die Epidermiszellen charakteristischen Weise verdickt, einen dich-

teren Inhalt annimmt und sich fortan nicht mehr durch tangentiale, sondern durch radiale Wände theilt. Diese Zellen der verschiedenen Längsreihen liegen alle in einer mit der nun viel steiler gewölbten Wundfläche parallelen Zone; doch lassen sich wie die Figur zeigt, noch sämmtliche Längsreihen der Rindenzellen sehr leicht durch dieselbe hindurch verfolgen. — In den centralen Pariteen des Callus herrschen zahlreiche Quertheilungen, welche jedoch noch zu keiner Sonderung verschiedener Gewebe führen.

Fig. 1.



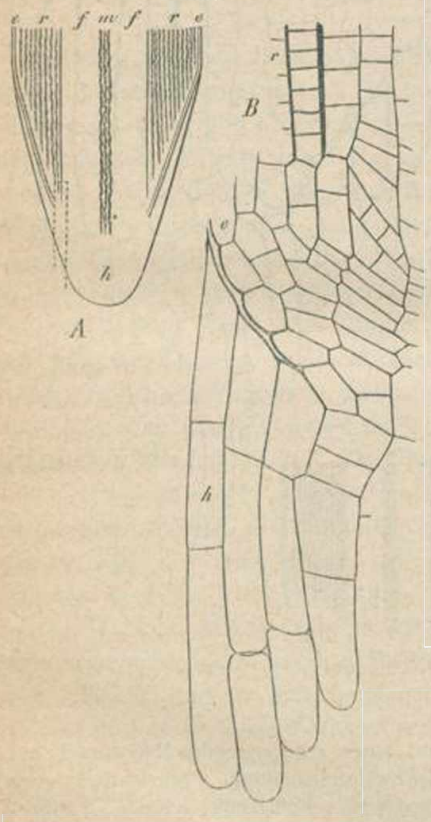
Längsschnitt einer regenerirenden Maiswurzel mit beginnender Epidermisbildung. *A* schematisch, etwa 15mal vergrössert. *e* Epidermis, *r* Rinde, *f* Fibrovasalkörper, *m* Mark, *C* Callus. *B* Das punktirte Stück der Fig. *A* stärker vergrössert, genau nach der Natur gezeichnet; *E* die alte Epidermis 1—9 Rindenzellreihen, in denen sich die neue Epidermis *ee* bildet, *h* provisorische Wurzelhaube, *H* Reste der alten Haube.

Alles dasjenige Callusgewebe, welches ausserhalb der neuen Epidermis liegt, wird zur provisorischen Wurzelhaube, die äusseren Zellen, welche keine Theilungen mehr erfahren, werden abgestossen. Das gleiche Schicksal erleiden auch die äussersten Zellen des centralen, aus dem Fibrovasalkörper und dem Mark hervorgegangenen Callus. Die hier weiter rückwärts stattfindenden zahlreichen Quertheilungen erinnern bereits lebhaft an die Vorgänge in der Säule der normalen Wurzelhaube und es lässt sich mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit annehmen, dass hier auch nach vorne hin Zellen für die provisorische Wurzelhaube gebildet werden, ebenso wie nach rückwärts für den Wurzelkörper. Es besteht noch eine weitere bemerkenswerthe Aehnlichkeit zwischen diesen äussersten, provisorisch als Wurzelhaube fungirenden Zellen des Callus und denen einer normalen Wurzelhaube; sie sind nämlich, gleich diesen, mit kleinen Stärkekörnchen angefüllt, deren Ablagerung schon im vorausgegangenen Stadium begonnen hatte.

Im Zeitraum von etwa zwei Tagen vollzieht sich nun die vollständige Ausbildung eines normalen Vegetationspunktes.

Die nächste Erscheinung, welche unmittelbar zur Beobachtung gelangt, ist die Aufrichtung der neugebildeten Epidermis in eine steilere, sich immer mehr der geraden nähernden Lage, während in der neuen Epidermis selbst zahlreiche Theilungen quer zum nunmehrigen Längsverlaufe stattfinden, welche sich von denjenigen einer normalen Epidermis in Nichts unterscheiden. Die daranstossenden Zellen der provisorischen Haube werden völlig abgeworfen (Fig. 2 *A*.). Diese Aufrichtung wird aber nicht einfach durch das noch immer vorwiegende stärkere Längenwachsthum der inneren Schichten veranlasst, sondern es werden zugleich durch sehr complicirte Theilungsvorgänge unmittelbar hinter der neuen Epidermis die Rindenzellreihen, welche durch die Epidermisbildung gleichsam abgestutzt worden waren (Fig. 1 *B* endigt z. B. auch die innen gelegene Reihe 8 an der Epidermis), wieder ergänzt. Diese complicirten Theilungsvorgänge finden darin ihren Gesammtausdruck, dass die Anordnung der ursprünglichen Längsreihen vollständig verwischt wird und aus den neugebildeten Zellen Fortsetzungen der Rindenreihen werden, welche nun verschiedenen der ursprünglichen Längsreihen entstammen.

Fig. 2.



Längsschnitt einer regenerirenden Spitze der Maiswurzel im Beginn der Bogenanordnung. *A* 15mal vergrössert schematisch, *e* Epidermis, *r* Rinde, *f* Procambium, *m* Mark, *ff* Wurzelhaube; *B* das Stück ++ stärker vergrössert nach der Natur.

Von der grössten Wichtigkeit sind aber schräge Theilungen in den peripherischen Theilen des aus dem Fibrovasalgewebe hervorgegangenen Callus, welche schon stellenweise im vorigen Stadium sichtbar waren, jetzt aber ihre Bedeutung erkennen lassen. Diese schrägen Theilungen (Fig. 2 *B*.) führen nämlich die bogige Anordnung der Zellreihen im künftigen Scheitel herbei. Durch sehr zahlreiche rasch aufeinanderfolgende Theilungen sowohl in dieser schrägen, als in senkrechter Richtung wird dazu die ursprüngliche Anordnung in Längsreihen sehr bald verwischt und es lässt sich nur so-

viel mit Sicherheit feststellen, dass aus diesen Vorgängen bogig angeordnete Rindenzellreihen resultiren, welche sich an die bereits bestehenden Rindenzellreihen anschliessen, während gleichzeitig die Regenerationsvorgänge in dem aus der Rinde hervorgegangenen Callus ihren Abschluss erreichen. Somit geht auch die Function des Zellennachschubes für die Zellreihen der Rinde an die Bogenreihen über.

Späterhin werden die Bogenreihen des Fibrovasalkörpers selbst in den inneren Partieen angelegt; die Epidermisbildung schreitet fortwährend nach dem Centrum zu fort, äussert sich aber nur in der Ausbildung einer continuirlichen Schicht, nicht in der Bildung der Verdickungen, entsprechend den Verhältnissen am normalen Scheitel; das ausserhalb dieser jungen Epidermisschichte liegende Gewebe, in welchem fortwährend lebhafte Quertheilungen stattfinden, bedarf keiner Aenderung mehr, um die vollkommen normale Wurzelhaube darzustellen. Binnen Kurzem bietet schliesslich der Vegetationspunkt vollständig das Bild eines normalen dar.

Es verdient hervorgehoben zu werden, dass nach vollendeter Regeneration die Wurzel in ihrem Bau vollständig identisch ist mit einer normalen Wurzel, welche unterdessen ungestört weiter gewachsen ist; wenn man von den einzelnen schrägen Querwänden absieht, die in den äusseren Rindenzellreihen erhalten bleiben, ist es absolut unmöglich, eine regenerirte Wurzel von einer normalen zu unterscheiden. Dass die neu entstandenen Epidermiszellen wie die übrigen Wurzelhaare erzeugen, braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden. Es ist bekannt, dass die Wurzel während des energischen Längenwachsthums an Dicke abnimmt, dass die später zugewachsenen Partieen einen geringeren Durchmesser haben, als die älteren. Genau dasselbe findet auch an der sich regenerirenden Wurzel statt. Während aber dieser Umstand dem Unterbleiben der Spaltungen in den Reihen nahe dem Scheitel sein Zustandekommen verdankt, muss es hier in unserem Falle wohl dadurch geschehen, dass einzelne Längsreihen ihre nachschiebende Thätigkeit einstellen. Meine Versuche, dieses Ausgehen einzelner Reihen wirklich zu beobachten, scheiterten an der Unsicherheit, mit der man auf Längsschnitten einen etwas unregelmässigen Verlauf der Längsreihen beurtheilen muss. — Ausserdem verlieren die normalen dünner werdenden Wurzeln das Mark; auch dieser Umstand tritt an den regenerirenden ein, gerade zu der Zeit, wenn die allerletzte Ausbildung statthat. Sie haben dann ungefähr eine Länge und Dünne erreicht, wie sie die normalen beim Verschwinden des Markes besitzen. Das Detail dieses Vorganges entzieht sich in beiden Fällen der Untersuchung; doch dürfte hierin ein wichtiger Anhaltspunkt liegen, das Mark der Wurzeln nicht als Grundgewebe, sondern vielmehr als erstes Differenzirungsproduct des Fibrovasalkörpers zu betrachten.

Ein einzelner abnormer Fall bietet besonderes Interesse dar. Es waren nämlich an Stelle eines zwei neue Wurzelscheitel aufgetreten und

zwar erst während des allerletzten Stadiums der Regeneration. Die Wurzel war fast so lang, wie die übrigen zu der Zeit, wann eben die letzten Anordnungen stattfinden, war aber dicker, enthielt noch das Mark und trug am Ende zwei divergirende gleich starke noch kurze Spitzen. Ich mache mir folgende Vorstellung vom Zustandekommen dieser Abnormität: die Wurzel war unter Callusbildung (abgesehen von der minder starken Verdünnung) ganz gleich den übrigen weitergewachsen, indem die Zellen an der Callusgrenze fortwährend den Nachschub besorgten. Nur die Bogentheilungen ordneten sich (vielleicht in Folge einer äusseren Verletzung in der Mitte) anstatt um die ursprüngliche Längsachse um zwei neue. Dabei setzten sich die neuen Bogenreihen der Rinde beiderseits an das bisherige Mark an. Die Bildung zweier getrennter Wurzelkörper konnte erst dann stattfinden, wenn die Function des Zellennachschubes an die bogig angeordneten Zellen übergegangen war.

b. Eine procambiale Regeneration, ausschliesslich aus dem Fibrovasalkörper tritt dann ein, wenn die Wurzel etwas weiter hinter dem Scheitel quer abgeschnitten wird, als diess bei der vorigen Versuchsreihe geschah. Die grösste Schwierigkeit bei der Untersuchung dieser Verhältnisse liegt darin, dass man weder ein Mittel hat, an einer bestimmten Stelle zu schneiden, noch auch nachher einen Anhaltspunkt zur Beurtheilung der Lage des Schnittes; es lässt sich daher auch nicht genau feststellen, in wie weit die auftretenden Verschiedenheiten in dem Verhalten dieser Wurzeln von der Lage des Schnittes bedingt sind. Nur eine, allerdings ziemlich weite, Grenze für die Lage des Schnitts konnte bestimmt werden, dass nämlich noch ein kleiner Theil des äusserlich gelblich erscheinenden Gewebes an der Wurzel erhalten blieb.

Die so behandelten Wurzeln wachsen viel weniger in die Länge als die normalen und hören auch bald zu wachsen auf. Sie zeigen während dieser Zeit auffallend starke Nutationen, so dass auch die senkrecht gesteckten diese Lage fast nie beibehalten.

Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass die Zellen des Rindengewebes in den Dauerzustand übergegangen sind und ebenso auch, wenigstens theilweise, die Zellen des Fibrovasalkörpers bis nahe an die Wundfläche hin; bei letzteren spricht sich der Dauerzustand hauptsächlich in der Bildung von Gefässen und Siebröhren aus. Der Zellennachschub unterbleibt hier, somit auch das weitere Längenwachsthum.

Ein Auswachsen der Zellen gegen die Wundfläche hin, eine Callusbildung findet wohl statt, allein in anderer Weise, als in dem früher betrachteten Fall. Die Rindenzellreihen erreichen schon nach wenigen Theilungen ihren Dauerzustand und kommen gar nicht zur Bildung eines fortbildungsfähigen Gewebes. Nur aus dem Gewebe des Fibrovasalkörpers wächst ein fortbildungsfähiger Callus; doch kommen hier bedeutende Verschiedenheiten vor. In einigen Fällen wird durch Bogentheilungen in den

hervorgewachsenen Längsreihen eine einheitliche neue Spitze angelegt, welche die ursprüngliche Wachsthumsrichtung fortsetzt; häufig treten mehrere solcher Centra auf, um die sich die Bogentheilungen gruppiren. Ob diese Verschiedenheit in der Entfernung der Wundfläche vom Vegetationspunkt, in einem früheren Erlöschen der Bildungsfähigkeit im Mark, oder in anderweitigen Ursachen ihren Grund hat, vermag ich nicht anzugeben. Hingegen lässt sich wohl sicher annehmen, dass die bisweilen erfolgende Betheiligung der innersten Rindenzellschichten an der Neubildung dann erfolgt, wenn die Lage des Schnitts sich der unter a) beschriebenen etwas nähert.

Aeusserlich ist diese procambiale Regeneration schon dadurch charakterisirt, dass das Längenwachsthum der Wurzel sistirt wird und erst nach Constituirung des neuen Vegetationspunkts von Neuem anhebt. Dabei sieht man leicht, dass die neue Wurzelspitze aus der Wundfläche hervorbricht und von dem Ende des Rindengewebes umgeben wird, in ähnlicher, wenn auch minder ausgiebiger Weise, wie die hervorbrechende Keimwurzel von der Wurzelhaube. Es kann desshalb keinem Zweifel unterliegen, dass Ciesielski diese Art von Regeneration beobachtete und nicht die oben von mir beschriebene vollkommene. Denn er spricht ausdrücklich vom Hervorbrechen der neuen Wurzelspitze, sowie von der nicht seltenen Bildung mehrerer Wurzelspitzen. Auch seine Abbildung (Taf. I. Fig. IIc) lässt die ursprüngliche Wundstelle (*sf*) erkennen, ein Umstand, der bei der vollkommenen Regeneration niemals zur Beobachtung gelangen kann. Auch Sachs hatte offenbar, wie bereits erwähnt, unter anderen auch solche Wurzeln vor sich, wenn er von den starken Nutationen spricht, wahrscheinlich aber auch Uebergangsbildungen, an welchen eine theilweise Betheiligung des Rindengewebes stattfand, da zugleich ein energisches Wachsthum constatirt wurde.

c. Nimmt man noch mehr von der Wurzelspitze durch einen Querschnitt hinweg, so dass also beiläufig von dem äusserlich gelblich erscheinenden Gewebe nichts mehr an der Wurzel zurückbleibt, so tritt überhaupt keine Regeneration ein. Eine Callusbildung erfolgt nur aus dem Rindengewebe und zwar so, dass die äussersten Zellreihen sowie die Epidermis viel stärker nach vorne hin auswachsen, als die inneren und sich so die ganze Rinde über dem sich nicht mehr nach vorne verlängernden Fibrovasalkörper zusammenlegt. Dieser Rindencallus ist aber keiner Neubildung fähig, sondern geht nach wenigen Quertheilungen in Dauergewebe über. Im Fibrovasalkörper finden fast keine Quertheilungen statt. Selbstverständlich nimmt das ganze Gewebe der Wurzel unter verhältnissmässiger Streckung seinen Dauerzustand an. Im Pericambium treten zahlreiche Nebenwurzelanlagen auf, welche aber, soviel ich beobachten konnte, niemals aus der Wundfläche, sondern stets, wie an einer normalen Wurzel, aus der Längsoberfläche hervorbrechen.

d. Es wurde bereits der Complicationen in diesen Vorgängen Erwähnung gethan, welche durch eine kleine Neigung der Schnittfläche zur Längsachse der Wurzel herbeigeführt werden. Nachdem wir den Erfolg des Querabschneidens in verschiedenen Regionen kennen gelernt haben, dürfte es nicht uninteressant sein, wenigstens einige auffallende Beispiele der Art zu betrachten, wenn durch die Neigung der Schnittfläche Gewebepartieen verschiedener Entwicklungsfähigkeit gleichzeitig auf verschiedenen Seiten blossgelegt werden.

Bewegte sich der Schnitt noch vollständig in der jüngsten Region (wie sie unter a. verstanden wurde), so trat zunächst das Hervorwachsen an beiden Seiten in ungleichem Maasse ein, indem die etwas länger gebliebene Seite viel stärker wuchs; es wurde dadurch die äussere Oberfläche schief paraboloidisch; ja es kam selbst (wenn auch selten) der Fall vor, dass an dieser längeren Seite die Rinde ebenso stark wuchs, wie das angrenzende Fibrovasalgewebe. Immer aber wurde die Ebene, welche durch die Enden der Epidermis gelegt werden kann, viel schräger, als die ursprüngliche Wundfläche war. Wenn nun das Rindengewebe auf der einen Seite im Verhältniss zur andern stark im Wachsthum zurückgeblieben war, so erfolgte eine stärkere Betheiligung des Fibrovasalgewebes der betreffenden Seite an der Regeneration der Rindenzellen, und es trat diess gewöhnlich früher ein, als auf der anderen Seite die entsprechenden Theilungen sichtbar wurden. So bietet der Fall einen Uebergang zur procambialen Regeneration dar; weitere Uebergänge liefern dann die Fälle, wo das Rindengewebe der einen Seite sich gar nicht mehr betheiligt.

Schiefe Schnitte, welche weiter hinten geführt wurden, bedingen einen ungleichseitigen Verlauf der procambialen Regeneration. Wird auf der kürzeren Seite eine nicht mehr neubildungsfähige Region des Fibrovasalkörpers blossgelegt, so tritt, da die Regeneration nur in der einen Hälfte des Fibrovasalkörpers erfolgt, in Folge der durch das ungleichseitige Wachsthum bewirkten Spannung die neue Wurzel schräg aus der Wundfläche hervor. Von der Nebenwurzelbildung ist dieser Fall durch die Betheiligung anderer Zellschichten ausser dem Pericambium, sowie auch äusserlich durch das Hervorbrechen aus der Wundfläche verschieden. Zudem tritt diese einseitige procambiale Regeneration, wie überhaupt jede Regeneration zeitlich lange vor dem Hervorbrechen der benachbarten Nebenwurzeln auf.

2. Die Regeneration an gespaltenen Wurzeln wurde von Sachs beobachtet. Die hier auftretenden Verhältnisse erscheinen anfänglich ziemlich complicirt, da Gewebe von sehr ungleichem Alter blossgelegt werden und unterdessen ein nicht unbedeutendes, wenn auch hinter dem normalen zurückbleibendes Längenwachsthum stattfindet. Unter Berücksichtigung dessen aber, was wir in Obigem über die Entwicklungsgeschichte verschiedener alter Querschnitte kennen gelernt haben, ist das Verständniss der vorliegenden Thatsachen unschwer zu erreichen.

Ich nahm bei diesen Versuchen die eine Längshälfte nicht vollständig hinweg, um nicht den Anhaltspunkt für die Beurtheilung der Lage des Schnitts zu verlieren, sondern führte nur einen möglichst axilen Längsspalt bis etwa 1 Centim. von der Spitze rückwärts. Die vollständig gleiche Weiterentwicklung beider so erhaltener Längshälften zu je einer neuen vollständigen Wurzelspitze bot die genügende Garantie, dass der Schnitt axil verlaufen war; zudem bot diese Methode den Vortheil, die eine der beiden gleichen Hälften auf Längsscheiben, die andere auf Querschnitten untersuchen zu können. Diejenigen Individuen, an welchen sich eine Längshälfte viel stärker entwickelte, als die andere, unterzog ich keiner weiteren Untersuchung, da sie keine neuen Resultate versprachen.

Zunächst tritt Callusbildung an der Schnittfläche ein und zwar am ausgiebigsten in der Umgebung des Scheitels selbst; wie Querschnitte zeigen, betheiligen sich daran alle Gewebe, Rinde, Epidermis und Fibrovasalkörper, wahrscheinlich auch die Säule der Wurzelhaube. Da die Richtung des Auswachsens nicht mit dem Verlaufe von Zellreihen zusammenfällt, wie an quer abgeschnittenen Wurzeln, so bildet der Callus hier ein ziemlich unregelmässiges Gemenge von Zellen, in welchem auf dem Längsschnitte die Abstammung der Zellen voneinander nicht genau verfolgt werden kann. In den Gefässzellen finden sich Theilungen nach allen Richtungen. Die Callusbildung erstreckt sich ziemlich weit nach oben hin, und es könnte anfänglich befremdend erscheinen, dass sie viel weiter hinaufreicht, als die Entwicklungsfähigkeit entsprechender Querzonen an querabgeschnittenen Wurzeln. Man darf jedoch nicht vergessen, dass ja die Wurzelhälfte während der Callusbildung erheblich in die Länge gewachsen ist und der Callus offenbar mitgewachsen ist; so kommt das Verhältniss zu Stande, dass der von einer jungen Partie der Wundfläche erzeugte Callus nach 24 Stunden an ein ziemlich altes Gewebe angrenzt. Weiter oben findet sich eine Region, wo sowohl die Epidermis sammt den äusseren Rindenschichten, als auch der Fibrovasalkörper weiter hervorgewachsen sind, als die inneren Rindenschichten. Noch weiter oben ist überhaupt keine Veränderung an der Schnittfläche eingetreten.

Im weiteren Verlaufe macht sich in dem untersten Theile des Callus nahe der Spitze eine ziemlich weit aussen gelegene Zone bemerkbar, in welcher vorzugsweise tangentiale Längstheilungen stattfinden. Diese Zone nimmt gegen den Scheitel hin Curvenform an und lässt sich in entschiedenster Weise als correspondirendes Gebilde der älteren Rindenschichte erkennen. Bis zum nächsten Tage hatte sie auch wirklich den Charakter der Rinde angenommen durch Entstehung lufthaltiger Intercellularräume und Quertheilungen in den Zellen. Ausserhalb dieser Zone hat sich eine Längsreihe von Epidermiszellen constituirt, die anfänglich noch isodiametrisch sich bald häufiger quertheilen und ihre Aussenwände verdicken. Auch sie verläuft gegen den Scheitel bogig und erfährt ihre Ausbildung

von oben herab gegen den Scheitel zu fortschreitend. Alles was ausserhalb dieser Reihe, die sich bald bis an den Scheitel hin verfolgen lässt, liegt, wird nach Art einer Wurzelhaube abgestossen. Der innerhalb jener Rindenzone gelegene Theil des Callus schliesst sich in seiner Ausbildung an das Fibrovasalgewebe an; doch erfolgen die Zelltheilungen anfänglich nach den verschiedensten Richtungen und sehr rasch aufeinander; die vollständige Erreichung des normalen Charakters nimmt hier längere Zeit in Anspruch.

Weiter oben erfolgt keine vollständige Rindenbildung mehr, sondern der Callus schliesst sich nach aussen nur durch eine Zellschicht ab, welche durch die verdickten Aussenwände einige Aehnlichkeit mit der Epidermis erhält. — Noch weiter oben endlich, wo keine Callusbildung mehr eingetreten war, wird ein Abschluss des an die Wundfläche grenzenden Gewebes nach aussen lediglich durch starke Verdickung der nach aussen hin vorgewölbten Zellwände erreicht. Bemerkenswerth ist die Thatsache, dass diese Verdickung der freien Zellwände häufig, besonders an den inneren Rindenzellen eine ungleichmässige ist und sich in der Bildung von nach aussen vorspringenden Knötchen ausspricht. Diese Knötchen bestehen, wie die Reactionen und die Beobachtung im polarisirten Licht zeigen, aus Cellulose. Aehnliche nach aussen vorspringende Verdickungen freier Zellwände beobachtete ich auch an anderen Wundflächen.

Die so aus einer Längshälfte regenerirende Wurzel besitzt nicht den normalen Bau in ihrer ganzen Längsausdehnung, da ein Zwischenstück den Charakter der Längshälfte vollständig beibehalten hat. Es schliessen sich daher auch die einzelnen Gewebe- und Zellformen des unten zugewachsenen vollständigen Stückes in der einen Hälfte nicht direct nach oben hin an ihre homologen Gebilde an; in welcher Weise aber ein Anschluss z. B. der Gefässe erreicht wird, habe ich nicht weiter untersucht.

II. *Pisum* und *Vicia*.

Im Allgemeinen ähnlich wie bei der eben geschilderten Maiswurzel verläuft die Regeneration bei den genannten Leguminosen. Das Resultat, dass ein dem ursprünglichen völlig gleichartiger Scheitel gebildet wird, ist für beide, Mais und Leguminosen, das nämliche. Die Verschiedenheiten im normalen Bau zwischen den beiden Classen machen sich in kleinen Abweichungen in den Regenerationsvorgängen geltend.

Der Bau des normalen Vegetationspunktes genannter Leguminosenwurzeln (auch von Phaseolus) ist wesentlich verschieden von dem der Maiswurzel, sowie auch von Helianthus, welch letzterer von Reinke als der Typus sämmtlicher Angiospermenwurzeln betrachtet wird. Den Scheitel der Leguminosenwurzel nimmt ein sehr ausgedehntes zu Längsreihen angeordnetes Meristem ein, in welchem fortwährend Quertheilungen statt-

finden. Ebenso wie nach unten in den centralen Theil der Wurzelhaube, setzt es sich nach oben in den centralen Theil des Fibrovasalkörpers unmittelbar in Längsreihen fort. Die äusseren Schichten des Fibrovasalkörpers, sowie die Rindenzellreihen setzen sich in kurzen Bögen an das Meristem an. Die peripherischen Theile der Wurzelhaube sind von dem Rindengewebe nicht scharf abgesetzt, sondern bilden sich offenbar durch häufige Spaltungen in der Berührungszone beider Gewebe. Eine besondere Epidermis existirt am Scheitel demzufolge nicht, sondern erscheint erst weiter rückwärts als die äusserste, sonst jeder Eigenthümlichkeit entbehrende Zellschichte der nicht mehr von der Wurzelhaube überlagerten Rinde. Wo die peripherischen Theile der Wurzelhaube an die centralen und das Meristem angrenzen, ziehen sich noch einige Zellen vom Charakter der Rindenzellen seitlich am Meristem herab[1].

Wird der Scheitel möglichst nahe hinter dem Meristem quer abgeschnitten, so erfolgt die Callusbildung wesentlich in der gleichen Weise, wie bei Zea. Eine Differenz tritt dagegen, wie es sich bei der Verschiedenheit des Baues auch nicht anders erwarten lässt, darin hervor, dass hier nicht eine bestimmte Zellenschicht zur Epidermis wird, sondern dass nur eine unbestimmt umgrenzte Zone sich in den verschiedenen Rindenzellreihen herausdifferenzirt, welche im weiteren Verlaufe sich in derselben Weise spaltet, wie die äussersten Rindenschichten der normalen Wurzel. Die Bogentheilungen im Fibrovasalcallus zum Zweck der Rindenbildung sind zwar sicher vorhanden, treten aber nicht so deutlich hervor, da ja überhaupt die Curvenanordnung am Scheitel nur schwach ausgesprochen ist.

Allgemeine Resultate.

Nachdem nun an zwei sehr verschiedenen Angiospermenwurzeln, der Maiswurzel, bei welcher die Differenzirung der einzelnen Systeme am weitesten gegen den Scheitel hinreicht, und den Leguminosenwurzeln, deren Gewebesysteme erst in grösserer Entfernung vom Scheitel sich unterscheiden lassen, nachdem also in diesen beiden extremen Fällen die Regeneration des normalen Vegetationspunktes nachgewiesen ist, darf man wohl nicht anstehen, diese Fähigkeit allen Wurzelspitzen der Angiospermen zuzusprechen. Bei der noch weniger ausgesprochenen Differenzirung der Gymnospermenwurzel erscheint auch für diese Regenerationsfähigkeit als wahrscheinlich. Leider konnte ich aber in Betreff der mit Scheitelzellen ausgestatteten Wurzeln der Gefässkryptogamen zu keinem Resultate gelangen, da die von mir untersuchten Wurzeln (von Equisetum, Marsilia und Asplenium) jedesmal, nachdem die Scheitelzelle hinweggenommen war, abstarben, ohne dass auch nur die bereits angelegten Zellen ihre normale

1) Auch hierin werden meine Beobachtungen von Janczewski Bot. Zeit. 1874 p. 113 bestätigt.

Ausbildung erreicht hätten. Gerade aus dem letzteren Grunde aber darf deshalb die Regerationsfähigkeit noch nicht als unmöglich betrachtet werden.

Für das Verständniss der Bedeutung des Vegetationspunktes für das Längenwachsthum scheint zunächst die Thatsache von Wichtigkeit zu sein, dass das Längenwachsthum der Wurzel ungestört fortdauert, wenn die bogig angeordneten Zellreihen entfernt sind, wenn nur die noch vorhandenen Zellen noch jung genug sind. Es kann also der Nachschub in Streckung übergehender Zellen auch durch einfache Quertheilung der einzelnen Längsreihen verwickelt werden; es brauchen diese Längsreihen, damit die nöthige Anzahl von Zellen entstehen kann, also nicht in Bogenform und zuletzt durch wenige besonders bevorzugte Zellen, die sogenannten Initialen, abgeschlossen zu sein. Dass aber dennoch im weiteren Verlaufe sich eine derartige Anordnung wiederherstellt, dürfte vielleicht auf eine Abhängigkeit des Scheitels vom Längenwachsthum, auf einen mechanischen Einfluss der wachsenden Zellen auf die Anordnung am Scheitel hindeuten.

Die sich neu bildenden Gewebesysteme entstammen nicht ausschliesslich den gleichnamigen Systemen des verletzten Stückes, sondern bilden sich ohne Rücksicht auf die Abstammung der hiezu verwendeten Zellen nur in Beziehung zum Aufbau des Regenerationsproductes. Es wird der Uebergang der Systeme ineinander allerdings durch die Zwischenbildung eines Callus vermittelt, in welchem selbst eine Verschiedenheit der Systeme nicht hervortritt; allein derselbe steht noch, besonders durch die anfänglich unverwischte Fortsetzung der Längsreihen in so engem Zusammenhang mit den ihn erzeugenden Geweben, dass die Abstammung jeder einzelnen Calluszelle evident ist so lange bis sie einen bestimmten Charakter im Regenerationsproducte annimmt.

Bei der vollkommenen Regeneration bildet sich die neue Epidermis aus der früheren Epidermis, dem Rindengewebe und dem Fibrovasalkörper, das Rindengewebe aus dem früheren Rindengewebe und dem Fibrovasalkörper. Nur der Fibrovasalkörper ist seiner centralen Lage zufolge gleichnamigen Ursprungs. Der späterhin bleibende Theil der Wurzelhaube entstammt beim Mais dem Fibrovasalkörper, bei den Leguminosen auch der Rinde entsprechend seinem auch am normalen Scheitel zweifachen Ursprung.

Bei der procambialen Regeneration entstehen, wie erwähnt, alle neuen Systeme aus dem Fibrovasalkörper.

Es zeigt sich also, dass der Begriff der Gewebesysteme kein so starrer, absoluter ist, wie man ihn insbesondere in neuerer Zeit in Folge der Untersuchungen an Embryonen zu fassen gewohnt war. Mag man über die Berechtigung der Annahme eines besonderen Dermatogens, Periblems und Pleroms am normalen Scheitel denken, was man will, hier, an der regenerirenden Wurzelspitze, giebt es weder Dermatogen, noch Periblem,

noch Plerom, und doch entwickeln sich Epidermis, Rinde, Fibrovasalkörper und Wurzelhaube. Erst im letzten Momente der Wiederherstellung des normalen Scheitels erscheinen wieder jene Theile des Urmeristems, welche sich an die drei Systeme geometrisch anschliessen, ohne jedoch schon deren Ausbildung zu besitzen, vorausgesetzt dass das Urmeristem überhaupt in solche Theile differenzirt ist und nicht, wie bei den Leguminosen, homogen.

Sehen wir uns endlich nach analogen Erscheinungen um, mit welchen wir die hier constatirte Neubildung des Wurzelscheitels vergleichen könnten, so denken wir zunächst an die Bildung der Nebenwurzeln im Pericambium.

Dort entwickeln sich alle Systeme aus einer einzigen, einem bestimmten Systeme angehörigen Zellschichte, also auch nicht aus den gleichnamigen Systemen der Mutterwurzel. Allein es bestehen zwischen den beiden Vorgängen wesentliche Verschiedenheiten; dort handelt es sich um die Bildung eines neuen Gliedes, die vollständige Neuentwicklung der Gewebesysteme.

Dort ist die Neubildung eine centrifugale; zuerst bildet sich der neue Scheitel, an welchen sich späterhin die weiteren Gewebe anschliessen, vielleicht aus ihm hervorgehen. Hier dagegen ist die Bildung centripetal: zuerst entstehen die vom Scheitel entferntesten Gewebe und erst zuletzt wird der Scheitel selbst gleichsam eingesetzt.

Gerade wegen dieses letzteren Umstandes bietet die Regeneration mehr Aehnlichkeit mit der ersten Anlage der Wurzel im Embryo. Dort ist es eine mehr oder minder (letzteres namentlich bei den Gräsern) regelmässig angeordnete Gewebemasse, in welcher sich durch zweckmässige Theilungen die Gewebe differenziren, in welcher ebenfalls der Scheitel zuletzt zur Ausbildung gelangt.

Eine bedeutungsvolle Analogie bietet die Regeneration mit den Neubildungen in Callusgeweben, unter welchen sie einen speciellen Fall darstellt.

Als Callus bezeichnet man überhaupt Gewebecomplexe, welche in Folge von Verletzungen durch Hervorwachsen der an die Wundflächen angrenzenden Gewebeschichten entstehen. Der Charakter der betheiligten Gewebeformen geht im Callus selbst meist verloren.

Regelmässig treten im Callus Neubildungen auf; es constituirt sich nahe unter der Oberfläche (seltener an der Oberfläche) ein Meristem, d. h. ein Gewebe, dessen Zellen sich derart theilen, dass ein Theil der producirten Zellen in Dauergewebe übergeht, ein anderer im Theilungszustand verbleibt. Der einfachste Fall dieser Art ist die Wundkorkbildung; es differenzirt sich im Callus eher oder später ein Phellogen, ein Meristem, welches nach aussen Korkzellen erzeugt. Diejenigen Fälle, in welchen die Korkbildung von der Oberfläche des Callus entfernt eintritt, lassen sich

mit der Abscheidung der Epidermis im Callus der Wurzel vergleichen. In beiden Fällen wird hiedurch die rückwärts gelegene Partie des Callus abgeschlossen, die äussere wird entfernt, in unserem Falle als provisorische Wurzelhaube. Der innere abgeschlossene Theil folgt den Gestaltungsgesetzen, welche den Zellen in Folge ihrer Abstammung innewohnen; während es an Wundflächen von Stämmen mit Dickenwachsthum zur Entstehung eines Cambiums kommt, welches ähnliche Producte liefert, wie das normale, bildet sich hier ein Urmeristem, welches vollständig die Rolle des normalen übernimmt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg

Jahr/Year: 1874

Band/Volume: 1

Autor(en)/Author(s): Prantl Karl Anton Eugen

Artikel/Article: Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln 546-562