

solange sie noch belichtet waren, unter derartigen Verhältnissen befanden, dass in Kürze das Erscheinen von Intumeszenzen zu erwarten gewesen wäre.

4. Durch Verwundung oder Vergiftung konnte ich keine solchen Wucherungen hervorrufen.

II.

Auf Blättern und Stengeln von *Aphelandra Porteana* Morel kommen ganz ähnliche Intumeszenzen vor wie bei *Ruellia formosa*.

Zum Schlusse erlaube ich mir Herrn Prof. Dr. H. MOLISCH für die vielfachen Anregungen, die er mir bei dieser Arbeit zuteil werden liess, meinen wärmsten und innigsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Assistenten Dr. O. RICHTER danke ich vielmals für das Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte.

Prag, Pflanzenphysiolog. Institut der k. k. deutschen Universität.

Erklärung der Abbildungen¹⁾.

- Fig. 1. Blatt von *Ruellia formosa* mit Intumeszenzen (Oberseite). Natürl. Grösse.
Fig. 2—5 Querschnitte durch ein solches Blatt:
- „ 2. Epidermis der Blattoberseite: Beginn der Intumeszenzenbildung. Vergr. 230.
 - „ 3. Intumeszenz auf der Blattoberseite, ganz entwickelt. Vergr. 92.
 - „ 4. Beginn der Intumeszenzenbildung auf der Blattunterseite. Vergr. 230.
 - „ 5. Intumeszenz auf der Blattunterseite, vollständig entwickelt. Vergr. 92.
 - „ 6. Blatt von *Aphelandra Porteana* (Unterseite) mit Intumeszenzen in allen Entwicklungsstadien. $\frac{2}{3}$ der natürl. Grösse.

15. B. NĚmec: Über Regenerationserscheinungen an angeschnittenen Wurzelspitzen.

Vorläufige Mitteilung.

Eingegangen am 9. März 1905.

Die Phanerogamenwurzeln vermögen, wie aus CIESIELSKI's und PRANTL's Angaben hinlänglich bekannt ist, wenn sie des äussersten Spitzenteiles beraubt werden, die Spitze ziemlich leicht zu regenerieren. SIMON hat jüngst hierüber eingehendere Untersuchungen angestellt. Auch nach einer Längsspaltung regenerieren die beiden

1) Für die Herstellung der Fig. 1 bin ich Herrn stud. phil. V. LANGHANS, für die Durchführung der Photographien Herrn stud. phil. F. RUTTNER zu grossem Danke verpflichtet.

Längshälften (PRANTL, LOPRIORE, SIMON), die Wurzel hat dann zwei Spitzen. Ich habe, von ganz bestimmten Fragestellungen ausgehend, untersucht, wie die Regenerationsvorgänge an Wurzelspitzen vor sich gehen werden, denen ein relativ kleiner Teil ihres meristematischen Teiles abgeschnitten wurde. Sodann wurde an Versuche herangeschritten, wo die Wurzelspitze durch seitlich in verschiedenen Richtungen geführte Schnitte angeschnitten wurde, ohne dass die Wurzel der Spitze beraubt war. An dieser Stelle soll ganz kurz vorläufig über die Resultate einiger Versuche referiert werden, welche einerseits für die Lehre von den Regenerationsvorgängen, andererseits auch für die Statolithentheorie des Geotropismus von Interesse sind. An einer anderen Stelle werde ich ausführlich und in Anlehnung an die nötigen Figuren über die betreffenden Versuche referieren.

1. Wird die Wurzelspitze von *Vicia Faba* durch einen etwa 1 mm langen Medianschnitt halbiert und wird hierauf durch einen Querschnitt die eine Hälfte entfernt, so regeneriert nicht nur die übrig gebliebene Hälfte, sondern es bildet sich auch eine neue Wurzelspitze an der durch den Querschnitt gebildeten Fläche. Vier Tage nach der Operation hat man also eine Wurzel, welche zwei Spitzen besitzt. Die eine sitzt seitlich 3—6 mm hinter der terminalen Spitze der Streckungszone an. Beide Spitzen haben eine Haube mit leicht beweglichen Stärkekörnern. Geotropische Versuche, insbesondere solche mit invers gestellten Wurzeln lehren, dass die Streckungszone erst dann in Ruhe ist, wenn beide Spitzen die geotropische Ruhelage erreicht haben.

2. Die Wurzelspitzen wurden oberhalb der äussersten Haubenspitze durch einen ein wenig über die Mitte (jedoch nie über das ganze Plerom) geführten Einschnitt verwundet. Schon 60 Stunden nach der Verwundung erschien in den Periblemzellen oberhalb des Einschnittes reichliche Statolithenstärke, hierauf begann sich an dieser Wundfläche eine neue Wurzelspitze zu bilden. Die ursprüngliche Wurzelspitze krümmt sich zur Seite, in ihrer Haube verschwindet allmählich die Statolithenstärke. Die neue Spitze beginnt allmählich zu wachsen und ersetzt in den meisten Fällen die ursprüngliche Wurzelspitze, welche noch lange als ein nicht mehr wachsendes Anhängsel seitlich der Wurzel ansitzend angetroffen wurde. Seltener wächst nicht nur die neue Wurzelspitze, sondern auch die alte, wobei jedoch diese meist schwächer erscheint. Selten wachsen beide Spitzen gleich stark, die Wurzel erscheint dann wie gegabelt. Wird der Einschnitt höher geführt, so erscheinen bloss Anfänge eines Regenerationsvorganges, der jedoch meist bald eingestellt wird, und die ursprüngliche Wurzelspitze fungiert weiter. Werden mehrere Einschnitte übereinander gemacht, so wird im allgemeinen bloss ein

neuer Vegetationspunkt, der eines Weiterwachstums fähig ist, gebildet. Wenn die Schnitte von gegenüberliegenden Seiten und gleich tief etwas über die Mitte der Wurzel geführt werden, so bilden sich an beiden Einschnitten Anlagen zu neuen Wurzelspitzen, es wächst jedoch bloss die der ursprünglichen Wurzelspitze näher gelegene Anlage weiter. Hierin äussert sich eine Polarität, die sonst durch die verschiedene Tiefe der Einschnitte sich leicht verdecken lässt. Werden in gleicher Höhe von entgegengesetzten Seiten zwei seitliche, etwa bis in ein Drittel des Pleroms eindringende Quereinschnitte geführt, so beginnen sich an beiden Einschnitten neue Wurzelspitzen auszubilden, es wächst tatsächlich bloss eine heran und ersetzt meist auch die ursprüngliche Spitze.

Die Polarität äussert sich noch in einem anderen Umstande. Immer erscheinen nämlich die Regenerationsvorgänge an der akroskopen Wundfläche, die Zellen der basiskopen (d. h. dem Vegetationspunkt näher gelegenen, unteren) Wundfläche wachsen bloss kallusartig heran.

Die geotropische Krümmungsfähigkeit kehrt in derartig verwundeten Wurzelspitzen schon ein paar Stunden nach der Verwundung zurück. Da reagieren dann alle Wurzeln geotropisch. 48 Stunden nach der Verwundung erscheinen im Periblem oberhalb des Einschnittes Zellen, die Stärkekörner enthalten; dieselben folgen jedoch meist noch nicht dem Zuge der Schwerkraft und sind meist um den Kern herum angehäuft. Zur selben Zeit besitzt die ursprüngliche Haube noch ziemlich reichliche Statolithenstärke, obzwar dieselbe im Vergleiche mit ganz normalen Wurzelspitzen sichtlich in Abnahme begriffen ist. Nach weiteren 24 Stunden erscheint die Stärke in den kallusartig anwachsenden Zellen oberhalb des Einschnittes schon als deutliche Statolithenstärke, d. h. sie fällt prompt in die physikalisch unteren Teile der Zelle über. Unterdessen ist die Stärke in den ursprünglichen Hauben meist verschwunden. Es gibt zwischen diesen beiden Stadien (48 und 72 Stunden nach der Verwundung) in einigen Wurzeln ein kritisches Stadium, wo die sich neu bildende Wurzelspitze noch nicht bewegliche Stärke, die alte Wurzelspitze keine Stärke mehr enthält. Zu dieser Zeit reagieren derartige Wurzelspitzen nicht geotropisch. Das äussert sich in den Versuchen so, dass 12 Stunden nach der Verwundung alle Wurzeln geotropisch reagieren. 60 bis 66 Stunden nach der Verwundung reagieren einige Wurzeln nicht (bei mikroskopischer Untersuchung zeigt sich, dass es eben Wurzeln sind, welche keine Statolithenstärke besitzen; wohl besitzen sie oberhalb der Verwundung Stärkekörner, dieselben folgen jedoch nicht dem Zuge der Schwerkraft); 72 Stunden nach der Verwundung reagieren wiederum alle Wurzeln geotropisch. Obzwar zu dieser Zeit an der akroskopen Wundfläche noch nicht eine neue

Wurzelspitze herausgebildet ist und die Statolithenstärke lediglich in vergrößerten, seit der Verwundung meist nicht geteilten Zellen erscheint, könnte es sich doch bei der Wiederkehr der geotropischen Reaktionsfähigkeit um die Herstellung des tonischen Einflusses der sich neu bildenden Spitzen handeln, deren Bildung zu dieser Zeit durch einige Teilungen eingeleitet werden kann, wogegen die ursprüngliche Wurzelspitze ihre Weiterentwicklung schon meist eingestellt hat (sie enthält schon ziemlich spärliche Teilungen). Aber es könnte die Wiederkehr der geotropischen Reaktionsfähigkeit (eigentlich die Perzeptionsfähigkeit) auch mit dem Erscheinen der Statolithenstärke zusammenhängen. Jedenfalls kehrt die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzeln früher zurück als eine neue Spitze ausgebildet ist. Der ursprünglichen Wurzelspitze kommt dabei keine Bedeutung zu.

3. Es wurde wie in den soeben angeführten Versuchen ein etwas über die Mitte der Wurzel reichender Quereinschnitt geführt, sodann oberhalb desselben ein schief nach unten geführter, bis zur Mitte gehender Schnitt, so dass aus der Wurzel ein im Längsschnitt Δ -ähnliches Stück herausgeschnitten wurde. Es wurde dann meist keine neue Vegetationsspitze gebildet, die ursprüngliche Spitze fungierte ohne durch eine Regenerationsbildung ersetzt zu werden. Wohl erschienen in den bei der schief verlaufenden Wundfläche liegenden Zellen Stärkekörner, dieselben waren jedoch nicht unter dem Einfluss der Schwerkraft beweglich. Zur Ausbildung einer Statolithenstärke an der Wundfläche kam es überhaupt nicht. Die ursprüngliche Haube behielt auch dauernd ihre Statolithenstärke, und die Wurzeln behielten ihre geotropische Reaktionsfähigkeit, nachdem sie dieselbe nach Vorübergang des Wundshocks wieder erreicht hatten.

4. Die Wurzeln wurden durch blosse schiefe und zwar zunächst von oben nach unten bis zur Mitte der Wurzel führende Einschnitte verwundet. Es kam zu keiner Neubildung einer Wurzelspitze, die Wurzel verblieb nach dem Vorübergang des Wundshocks geotropisch. Wurde jedoch der schiefe Einschnitt tiefer (etwas über die Mitte) geführt, so bildete sich dicht neben seinem Ende eine neue Wurzelspitze mit einer neuen Statocytengruppe aus. Die ursprüngliche Haube verlor allmählich ihre Statolithenstärke, unterdessen bildete sich jedoch neue Statolithenstärke unter dem neuen Vegetationspunkt aus.

5. Wurde die Wurzel durch einen schiefen, von unten nach oben geführten Einschnitt verwundet, der etwa in der Höhe des Vegetationspunktes oder des Transversalmeristems einsetzte und etwas über die Mitte des Wurzelkörpers geführt wurde, so wurde wie nach einem Quereinschnitt die ursprüngliche Wurzelspitze zur Seite ge-

schoben und durch eine neue ersetzt, die aus dem V-förmigen Wurzellappen entstanden ist.

In diesem Teile der Wurzel erscheint sehr früh, schon 48 Stunden nach der Verwundung, in den ein bischen verlängerten Periblemzellen Statolithenstärke, und zwar zu einer Zeit, wo auch die Haube der ursprünglichen Wurzelspitze noch Statolithenstärke besitzt. Diese verschwindet allmählich, und die ursprüngliche Wurzelspitze stellt ihr Wachstum ein. Auch hier verlieren die Wurzeln nach Ablauf des Wundshocks ihre geotropische Reaktionsfähigkeit nicht. Wenn die Statolithentheorie des Geotropismus richtig ist, so besitzt die Wurzel etwa 48 Stunden nach der Verwundung zwei Organe zur Perzeption des Schwerereizes: Die ursprüngliche Haube und den neuen Statocytenkomplex in dem V-förmigen Wurzellappen. Es wird nun interessant sein zu erfahren, wie die Resektion eines von diesen Organen auf die geotropische Reaktion einwirken wird. Immer hat die Resektion einen Wundshock zur Folge, diejenige des V-förmigen Lappens jedoch einen längeren, als wenn die ursprüngliche Spitze abgeschnitten wird. In dieser gibt es schon ziemlich wenig Teilungen, in dem V-förmigen Lappen erscheinen relativ viele, und er ist als Anlage einer neuen Wurzelspitze zu betrachten. Dass ihm als solchem ein spezifischer Einfluss auf die Reizbarkeit der Wurzel zukommt, erhellt daraus, dass nach seiner Abtrennung der Wundshock lange andauert. Sowohl die alte Haube, als auch der V-förmige Lappen enthalten Statolithenstärke. Bei dem Abschneiden der beiden Spitzen handelt es sich jedoch nicht bloss um Folgen der Abtrennung von Statolithenstärke enthaltenden Zellen. Sofort nach Ablauf des Wundshocks hat die Wurzel die Fähigkeit geotropisch zu reagieren, einerlei ob sie die ursprüngliche Spitze oder die aus dem Seitenlappen sich neu bildende besitzt, wenn nur dieselben Statolithenstärke besitzen. Somit kann der Seitenlappen die Wurzelspitze bei der geotropischen Reaktion ersetzen, und zwar in diesem Falle früher als überhaupt irgendwelche mit der Regeneration der Spitze in direktem Zusammenhang stehende Teilungen erschienen sind.

6. Es wurden auch Versuche über die Regenerationsfähigkeit von Farnwurzeln angestellt. Es wurden dazu die dicken Adventivwurzeln von *Asplenium decussatum*, *Diplazium pubescens*, *Pteris arguta* und *Blechnum brasiliense* benutzt. Den Wurzeln wurde die Spitze durch einen Querschnitt abgetrennt. Die Folge davon war eine beträchtliche Wachstumshemmung, und zwar auch bei den Wurzeln, die bloss der Haube beraubt wurden. Wurzeln, welche der Spitze durch einen hinter der Terminalzelle geführten Schnitt beraubt wurden, regenerierten in keinem Falle dieselbe, obzwar sie eine längere Zeit (bis zwei Wochen) wachsen konnten und zahlreiche neue Zellen produzierten. Die Regenerationsvorgänge waren nie vollständig und

liefen nur auf eine Art Wundheilung hinaus. Nach der Dekapitation erschien zunächst in den der Wundfläche nahe liegenden Zellen eine rege Teilung, sodann verlängerten sich die der Wundfläche anliegenden Zellen kallusartig, obzwar nicht allzu auffallend, und ihre Teilung hörte bald auf. Derartiges Wundgewebe bildete sich auch aus weiteren Zellen, und so erschienen an der Wundfläche mehrere Zellschichten ohne Teilung und kallusartig ausgebildet, wogegen in den weiteren Teilen der Wurzelspitze eine beträchtlich längere Zone meristematisch blieb und zahlreiche Zellteilungen aufwies. Besonders im Plerom war die Grenze zwischen dem Wundgewebe und dem meristematischen Teile ziemlich scharf und auffallend. Das Gewebe, welches aus plasmareichen Zellen besteht und zahlreiche Kernteilungen aufweist, bildet im Plerom eine Art Transversalmeristem, es unterscheidet sich jedoch prinzipiell vom wirklichen Transversalmeristem dadurch, dass es bloss Zellen an das Plerom abgibt. Im Periblem lässt sich nur schwer eine solche Teilungszone nachweisen. Der kallusartige Teil verlängert sich immer mehr, allmählich sinkt auch die Zahl der Teilungen im meristematischen Teile, welcher schliesslich ganz verschwindet, d. h. in ein Dauergewebe übergeht. Die Teilungsfähigkeit aller Zellen einer der Terminalzelle beraubten Wurzelspitze ist daher begrenzt, ebenso natürlich das Längenwachstum. Es wird hier die Terminalzelle nicht regeneriert, obzwar die Verwundung auch hier besondere Differenzierungsvorgänge zur Folge hat.

Da sich hier ursprünglich die Statolithenstärke nur in der Wurzelhaube befand, so wird der Wurzel durch Abschneiden der Wurzelspitze alle Statolithenstärke genommen. Es wird nun im weiteren Entwicklungsgange der dekapitierten Wurzel keine neue Wurzelhaube gebildet, es erscheint auch keine Statolithenstärke, und obzwar an solchen Wurzeln im Verlaufe von zwei bis drei Wochen ein Zuwachs von 1—2 *cm* beobachtet wurde, so erwiesen sich dieselben nach der Verwundung als völlig ageotropisch.

Das darf allerdings nicht ohne weiteres als ein für die Richtigkeit der Statolithentheorie des Geotropismus sprechendes Faktum aufgefasst werden, denn eben hier könnte das Ausbleiben des Geotropismus — da die abgeschnittene Wurzelspitze überhaupt nicht regeneriert wird — mit der Abwesenheit der Wurzelspitze tonisch zusammenhängen, wogegen in den Fällen, wo die Spitze regeneriert wird, die Rückkehr des Geotropismus mit dem Einsetzen der Regeneration im Zusammenhang stehen könnte. Dass es hier jedoch auf die Ausbildung der Statolithenstärke ankommt, machen Versuche mit schief von unten nach oben eingeschnittenen Wurzeln wahrscheinlich.

Die vorliegenden Tatsachen erlauben den Schluss, dass die Statolithenstärke und die ihre Beweglichkeit ermöglichenden Eigenschaften

der betreffenden Zellen keine notwendigen Nebenerscheinungen der Lebensvorgänge in der Wurzelspitze vorstellen, sondern dass die Pflanze auf die Ausbildung derartiger Stärke gewissermassen spezifisch hinarbeitet. Darauf lassen nicht nur die oben kurz mitgeteilten Versuche, sondern auch die neueren Erfahrungen über ageotropische Wurzeln (HABERLANDT, TISCHLER) schliessen. Ich habe mich sicher davon überzeugt, dass in seitlich angeschnittenen Wurzeln die Statocyten mit ihren Statolithen sich zu einer Zeit zu differenzieren beginnen, wo noch keine Regeneration stattgefunden hat, ja wo noch keine Zellteilung vor sich gegangen ist, die mit der Regeneration in direktem Zusammenhang stände. Die Frage, welche Bedeutung den Statolithen und Statocyten zukommt, erscheint mir daher wohl berechtigt und die Statolithentheorie als die derzeit befriedigendste Antwort.

Die Regeneration geht bei seitlichen Quereinschnitten so vor sich, dass sich in jüngeren Teilen der Wurzelspitze alle Gewebe an ihr beteiligen, in älteren Teilen kommt offenbar dem Perikambium und den demselben anliegenden Rinden- und Pleromzellen eine besonders grosse Bedeutung zu. Die Versuche beweisen, dass die Regeneration nicht nur durch völlige Abtrennung der Wurzelspitze, sondern auch dann ausgelöst wird, wenn die Hälfte oder der grössere Teil des Pleroms durchschnitten wird. Ein kleiner Einschnitt löst keine Regeneration aus, es erscheinen bloss auf eine Wundheilung hinzielende Vorgänge. Auch ein ringsherum gehendes Durchschneiden der Rinde löst keine Regeneration aus. Weiter ist wichtig zu bemerken, dass der Einschnitt, durch welchen der Zusammenhang der Pleromelemente unterbrochen wird, nicht einheitlich sein muss, denn wenn in gleicher Höhe zwei Einschnitte von entgegengesetzter Seite etwa in ein Drittel des Pleromdurchmessers geführt werden, so wird ebenfalls eine Neubildung der Spitze an einer von den oberen Wundflächen hervorgerufen. Es ist sehr wohl möglich, dass es da in erster Reihe auf ein Durchschneiden der peripheren Elemente des Pleroms (oder des Perikambiums, eventuell auch der inneren Rindenschichten) ankommt. Wenn dies richtig ist, so handelt es sich in diesem Fall nicht um Regenerationsvorgänge, die lediglich durch eine Veränderung der Stoffleitung hervorgerufen wären.

Jedenfalls kann die Spitze mit dem Wurzelkörper noch durch zahlreiche Zellreihen, die allen drei Gewebesystemen angehören, zusammenhängen — und es tritt dennoch eine Neubildung der Spitze auf. Ich habe Fälle beobachtet, wo dieser Zusammenhang durch die Hälfte der Dermatogen-, Periblem- und Pleromzellen vermittelt wurde, und dennoch wurde an der oberen Wundfläche eine neue Spitze angelegt. Dieselbe stellte in einigen Fällen ihr Wachstum dann ein, und die alte Spitze setzte ihr Wachstum wie vorher fort, in anderen

Fällen wuchs die neue Spitze dagegen mit derselben Intensität fort wie die alte. Die Wurzel sah wie gegabelt aus. Wenn der Einschnitt tiefer geführt wurde, so krümmte sich die alte Spitze zur Seite, und die neue nahm ihre Richtung und Beschaffenheit an. Die alte Spitze stellt ihr Wachstum ein, auch unterbleibt ihre innere Differenzierung. Aber man kann dieselbe zu erneutem Wachstum anregen, wenn man die neue Spitze abschneidet. Dies unterbleibt, wenn der Zusammenhang der alten Spitze mit der Wurzel bloss durch Periblem- oder Dermatogenelemente vermittelt wird, und weiter, wenn von der neuen Spitze nur soviel abgeschnitten wird, dass eine direkte Regeneration möglich ist. Die direkte Regeneration wird daher durch das Vorhandensein von wachstumsfähigen homologen Organen in der nächsten Nachbarschaft der dekapitierten Spitze nicht verhindert. Wird jedoch der neuen Spitze soviel abgeschnitten, dass bloss eine partielle Regeneration (nach SIMON's Bezeichnung) möglich ist, so nimmt die alte Spitze ihr Wachstum wieder auf, und die partielle Regeneration bleibt in ihren Anfängen stocken. Darin besteht ein bedeutender Unterschied zwischen der direkten und partiellen Regeneration. Wird die ruhende alte Spitze zu erneutem Wachstum angeregt, so lagert sich in der Columella ihrer Haube wieder Stärke ab, die leichtbeweglich ist. Bevor dies geschehen ist, wächst die Wurzel ohne einer geotropischen Reaktion fähig zu sein.

Es wurde schon betont, dass die Bildung des Statocytenkomplexes mit der Regeneration einer geotropischen Wurzelspitze innig zusammenhängt und dass seine Ausbildung spezifisch angestrebt wird. Das erscheint besonders auffallend in einigen Fällen, wo die Wurzel durch schräg von oben geführte, etwas über die Mitte des Pleroms reichende Einschnitte verwundet wird. Da bildet sich zuweilen eine neue Wurzelspitze so aus, dass sich neben dem Ende des Einschnittes die Zellen der intakten Flanke der Wurzelspitze kallusartig verlängern und statocytenartig entwickeln. An der Grenze zwischen dieser Zone und dem oberen meristematischen Teile der Wurzel differenziert sich ein neues Transversalmeristem. Die alte Spitze wird abgeworfen, sie wird von dem Wurzelmeristem durch die „provisorische Haube“ getrennt, welche hier interkalar, ohne direkt durch Verwundung ausgelöst zu werden, gebildet wird. Aus diesen Versuchen ist auch zu ersehen, dass die neue Spitze nicht direkt an der Wundfläche gebildet werden muss. Sie kann interkalar angelegt werden, wenn durch die Verwundung der Zusammenhang zwischen dem Wurzelkörper und der Spitze unter eine bestimmte minimale Grenze gesunken ist.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [23](#)

Autor(en)/Author(s): Nemec Bohumil Rehor

Artikel/Article: [Über Regenerationserscheinungen an angeschnittenen Wurzelspitzen 113-120](#)