

Die physiologischen Arten der Meristeme.

Von K. Linsbauer (Graz).

Seit längerer Zeit mit Regenerationsversuchen an Stammorganen beschäftigt, hatte ich auch Gelegenheit, das regenerative Verhalten der Sprossvegetationsspitze kennen zu lernen¹⁾. Derartige Untersuchungen bilden einen erwünschten Anhaltspunkt, aus der verschiedenen Ersatzmöglichkeit auf den Grad der Differenzierung des Zellenmaterials in seinen aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien zu schließen. Durch diese Erkenntnis wiederum gewinnen wir eine natürliche Grundlage zu einer Klassifikation der Meristeme auf physiologischer Basis.

Haberlandt hat den Bildungsgewebe mit voller Berechtigung den Charakter eines eigenen physiologischen Gewebesystems zuerkannt: „Die allgemeine Charakteristik der Bildungsgewebe wäre unvollständig, wenn wir sie ausschließlich als die embryonalen Stadien der Dauergewebe ansehen würden. So lange nämlich das betreffende Organ wächst, gehen die Bildungsgewebe nie vollständig in die Bildung von Dauergewebe auf; sie regenerieren sich vielmehr gleichmäßig und wahren so gewissermaßen, den aus ihnen hervorgehenden Dauergewebe gegenüber, ihre Selbständigkeit“ (l. c., S. 68). — So ist zwar die Gesamtheit der Bildungsgewebe vom physiologisch-anatomischen Gesichtspunkte aus als ein „System von bestimmter physiologischer Funktion“ wohl definiert; die physiologisch-anatomische Methode lässt uns aber mehr oder minder im Stiche, wenn wir die verschiedenen Formen der Teilungsgewebe ihrer Funktion entsprechend charakterisieren und bezeichnen wollen, da ihre funktionelle Befähigung in ihrem anatomischen Baue nicht zum Ausdrucke kommt. Wir pflegen daher die Meristeme nach wie vor nach rein deskriptiv-anatomischen, entwicklungsgeschichtlichen oder topographischen Merkmalen zu unterscheiden. Der Nachteil eines solchen Vorgehens ist offenkundig und führt zu einer unsicheren und schwankenden Begriffsbestimmung. Da uns nun die Regenerationsversuche wenigstens bis zu einem gewissen Grade Einblick in die funktionelle Befähigung der Meristeme gewähren, d. h. in unserem Falle ihre Leistungsfähigkeit in bezug auf Organ- und Gewebebildung, ihre prospektiven Potenzen (Driesch), erkennen lassen, so können wir auf Grund derartiger Experimente den Versuch einer physiologischen Charakteristik derselben unternehmen. Ist unsere Einsicht auf diesem Gebiete zwar noch sehr dürftig, so fehlt es doch nicht an Tatsachenmaterial, wodurch sich ein derartiger Versuch rechtfertigt, der selbstredend nur zu einem vor-

1) Über die vorläufigen Ergebnisse dieser Studien habe ich in einer allgem. Versamml. der k. k. zool. bot. Ges. in Wien im Mai d. J. berichtet. Eine ausführliche Darstellung behalte ich mir für einen späteren Zeitpunkt vor.

läufigen Ergebnis führen kann, das mit fortschreitender, speziell auf diesen Punkt gerichteter Analyse der Regenerationserscheinungen weiter ausgebaut und berichtigt werden muss.

Ehe ich eine Charakteristik der Meristeme, worunter sämtliche Formen von Teilungsgewebe verstanden sein sollen, nach ihrer formativen Befähigung versuche, soll in Kürze die derzeit übliche Umgrenzung der wichtigeren Meristeme einer Besprechung unterzogen werden.

Der Begriff der Meristeme und ihrer verschiedenen Arten geht bekanntlich auf Nägeli (l. c., S. 2) zurück. Während wir aber heute alle teilungsfähigen Gewebe unter diesen Begriff subsumieren, verwendete Nägeli den Ausdruck nur für das Teilungsgewebe, „woraus anfangs das ganze Organ besteht“ und unterschied es vom Kambium²⁾. Er unterschied auch bereits zwischen Urmeristem und Folgermeristem oder sekundärem Meristem (vgl. De Bary, l. c., S. 5). Ersteres bildet die erste Anlage aller Organe und besteht aus einem Komplex gleichartiger Zellen, welche durch eine Reihe anatomischer Merkmale (Dünnwandigkeit, Plasmareichtum u. s. w.) charakterisiert sind. Rothert (l. c., S. 1154) fügt als physiologisches Merkmal noch die Tatsache hinzu, dass sich hier Wachstum und Teilung das Gleichgewicht halten, woraus sich die Gleichartigkeit der Zellgröße erklärt. Das Urmeristem kann terminal, interkalar oder basal gelegen sein; es umfasst die Scheitelzelle bzw. die Initialengruppe einschließlich der von ihnen produzierten meristematischen Zellen, soweit sie sich untereinander in Größe und Form nicht wesentlich unterscheiden.

Das Urmeristem geht ohne Grenze unter Abnahme der Teilungsfähigkeit und Zunahme des Wachstums in das primäre Meristem über; dieser ist somit nur ein weiteres Entwicklungsstadium des Urmeristems, das anatomisch (Auftreten von Interzellularen und Vakuolen, beginnende Gewebedifferenzierung u. s. w.), nicht aber physiologisch-anatomisch charakterisiert ist.

Die primären Meristeme gliedern sich in der Regel wieder in drei distinkte Bildungsgewebe: das Protoderm (Haberlandt), das Prokambium (Sachs) oder Desmogen (Russow s. Rothert S. 1158) und das Grundmeristem (Haberlandt) = Jungparenchym (Wiesner). Die Unterscheidung erfolgt ausschließlich auf Grund anatomischer und topographischer Eigentümlichkeiten. „Hinsichtlich der Funktion der aus ihnen hervorgehenden Dauergewebe geben sie aber so gut wie gar keinen Aufschluss“ (Haberlandt, l. c., S. 84) und ebenso wenig, möchten wir hinzufügen, über ihre eigene funktionelle Befähigung.

2) Schleiden und Schacht haben umgekehrt den Begriff Kambium im weiteren Sinne für sämtliche Arten von Bildungsgewebe gebraucht.

Der Begriff „Folgermeristem“ ist dagegen ein rein entwicklungs-geschichtlicher; er umfasst die verschiedenartigsten und funktionell ganz ungleichwertige Meristeme, wenn sie nur aus Dauergewebe hervorgegangen sind. Da gewisse sekundäre Meristeme bekanntlich auch aus noch meristematischen Geweben unmittelbar herausdifferenziert werden können³⁾, verliert der Begriff vollends an Schärfe und Brauchbarkeit. Vom physiologischen Standpunkte hat er von vornherein keine Berechtigung, da für ihn die Entwicklungsgeschichte eines Gewebes nicht in Betracht kommt. Hält man an dem hergebrachten Begriffe fest, dann müssen physiologisch durchaus gleichartige Gewebe wie das Kambium teils dem primären, teils dem sekundären Meristem zugerechnet werden; der Schwierigkeit durch eine Inkonsequenz aus dem Wege zu gehen, indem man auch das faszikulare Kambium zu den sekundären Meristemen rechnet, obgleich es sich vom primären Meristem ableitet, halte ich für einen ungerechtfertigten Ausweg⁴⁾.

Diese Schwierigkeit ist aber durchaus nicht in der Natur der Sache begründet; sie entsteht nur dadurch, dass man gleichzeitig zwei heterogene, sich durchkreuzende Erklärungsprinzipien in Anwendung bringen will.

Aus obiger Darstellung ergibt sich jedenfalls, worauf ich allein Gewicht legen will, dass die bisherige Umgrenzung der verschiedenen Meristeme das physiologische Moment ganz außer acht lässt.

Überblicken wir die Meristeme im Hinblick auf die formative Befähigung ihrer Elemente, so können wir zunächst zwei Kategorien unterscheiden. In dem einen Falle sind sämtliche Zellen des Teilungsgewebes untereinander gleichwertig, d. h. jedes Element des betreffenden meristematischen Komplexes besitzt die gleichen Potenzen, wobei es natürlich nicht darauf ankommt, ob sie unter allen Umständen aktiviert werden oder ob in der Folge die Deszendenten einer solchen Zelle durch bestimmte Bedingungskonstellationen in eine andere Entwicklungsbahn gedrängt werden. Im Gegensatz hierzu stehen solche Meristeme, deren Komponenten qualitativ verschiedene Befähigungen aufweisen. Wir wollen solche Teilungsgewebe in Anlehnung an die Roux'sche Nomenklatur (l. c., S. 313) als allopotente, die der ersterwähnten Art als isopotente Meristeme bezeichnen.

Ein klares Beispiel für den letzteren Fall (isopotente Meristeme) liefert das Phellogen, dessen Elemente unter allen Umständen gleiche Deszendenten liefert: der Pflanzenart und dem jeweiligen

3) Vgl. Haberlandt, l. c., S. 89.

4) Der Vorgang Fittings (l. c., S. 35) in der Neuauflage des Bonner Lehrbuches ist demgegenüber einfacher und einwandfrei; er unterscheidet lediglich zwischen Urmeristem und sekundärem Meristem.

Organ entsprechend, ausschließlich Periderm oder überdies Phellogen, Phelloid, typisches Aërenchym u. s. w. Dieser Fall liegt deshalb von vornherein so klar, weil dem Phellogen überdies nur eine bestimmte Entwicklungsmöglichkeit zukommt, es ist einseitig und bestimmt determiniert (unipotent).

Schwieriger ist die Entscheidung in den mehrfach determinierten, multipotenten Meristemen. So können etwa die Kambiumelemente des Stammes der Form und Funktion nach sehr verschiedenartige Dauerelemente entstehen lassen. Trotzdem handelt es sich auch hier um ein isotontes Meristem, da jede einzelne Meristemzelle dieselbe Befähigung zur Produktion verschiedener Dauerzellen besitzt. Die Entwicklungspotenzen der Kambiumzellen sind somit untereinander qualitativ gleich; die Qualitätsdifferenz in den entstandenen Produkten ist durch die jeweiligen äußeren und inneren Bedingungen (Jahreszeit, Ernährungszustand, Alter u. s. w.) hervorgerufen worden, nicht aber der Ausdruck für eine verschiedene formative Befähigung der Kambiumzellen selbst.

Wenden wir uns nun der Besprechung des Urmeristems zu. Unsere Regenerationsversuche am Sprossvegetationspunkt, über welche an anderem Orte zu berichten sein wird, führten zu dem sicheren Ergebnisse, dass das gesamte Urmeristem durchaus keinen funktionell gleichwertigen Meristemkomplex darstellt. Das Experiment ergab vielmehr, dass ausschließlich der äußerste Scheitel imstande ist, nach erfolgter partieller Verletzung einen neuen Vegetationspunkt zu regenerieren. Dieser Anteil reicht nur bis in die Zone der sich eben vorwölbenden jüngsten Blattanlagen. Allen übrigen, distal von dieser Grenze gelegenen Elementen des Urmeristems geht dieses Vermögen durchaus ab; sie müssen somit bereits eine weitergehende Differenzierung erfahren haben, die sich allerdings in ihrem anatomischen Bau durch nichts verrät, sondern erst durch das Ausbleiben des Regenerationserfolges nach künstlichem Eingriff aufgedeckt wurde. Der äußerste Teil des Urmeristems allein besteht somit aus undifferenzierten, totipotenten⁵⁾, also typisch-embryonalen Zellen, die untereinander gleiche Befähigung aufweisen. Sie allein können in fortschreitender Entwicklung den Spross in seiner Gesamtheit aufbauen. Dieser distinkte Teil des Urmeristems stellt somit gleichfalls ein isotontes Meristem dar, das sich aber durch seine allseitige Befähigung von den bisher besprochenen Meristemen scharf unterscheidet. Dieser in formativer Hinsicht wichtigste Teil des Urmeristems, der gewissermaßen den Ausgangspunkt der Sprossentwicklung darstellt, soll durch einen besonderen Namen gekennzeichnet werden, wir wollen ihn als Archimeristem bezeichnen.

5) Wenigstens in bezug auf die Sprossentwicklung.

Die Begriffe Urmeristem und Archimeristem decken sich somit durchaus nicht. Ersteres besteht wohl aus Elementen von gleichem anatomischen Charakter, aber aus verschiedenen leistungsfähigen Anteilen; es stellt somit keine physiologische Einheit dar. Nur das Archimeristem besteht aus totipotenten und gleichzeitig isopotenten Elementen, wenigstens insoferne sie alle in gleicher Weise einen Vegetationspunkt regenerieren können⁶⁾. Jedes Organ besteht in seiner Jugend aus Urmeristem, also auch die Blätter. Ein Archimeristem ist hingegen — von vereinzelten Ausnahmen abgesehen — bei den Angiospermenblättern nicht vorhanden; wäre es vorhanden, so müsste sich das Blatt aus dem unversehrten Reste einer verletzten Anlage regenerieren können, was — wenigstens bei den von mir untersuchten Fällen — niemals der Fall war⁷⁾. Basale und interkalare Vegetationspunkte verdanken zwar ihren Ursprung einem Archimeristem, besitzen aber selbst nicht mehr dessen Charakter, da sie wohl neue Gewebe produzieren, aber, wie es scheint, keinen Vegetationspunkt regenerieren können; sie haben die Totalbefähigung der typisch embryonalen Zellen eingebüßt.

Auch in der Wurzel können wir das Archimeristem ziemlich sicher und scharf gegen die Basis hin abgrenzen; die Grenze ist durch jene Zone gegeben, bis zu welcher sich noch alle Histogene an einer durch Queramputation der Spitze veranlassten Ersatzbildung beteiligen, eine Zone, die z. B. bei *Zea Mais* nach den Beobachtungen von Simon (I, l. c., S. 105) etwa $\frac{3}{4}$ mm von der Spitze der Haube entfernt ist; nur bis dahin haben alle Meristemelemente dieselbe regenerative Befähigung. In größerer Entfernung von der Spitze hingegen ($\frac{3}{4}$ —1 mm) tritt nur mehr eine partielle (Simon, S. 112) oder — wie sie Prantl (l. c., S. 554) nannte — prokambiale Regeneration auf, die dadurch charakterisiert ist, dass es dabei wohl zur Ausbildung eines vollkommenen Regenerates kommt, dass sich aber an der Ersatzbildung nur mehr Prokambialzone und angrenzender Fibrovasalkörper beteiligen, während die Bildungsfähigkeit der inneren Zellen des Zentralzylinders erloschen ist. Es lassen sich somit hier wie im Sprosskegel innerhalb des

6) Es ist allerdings möglich und sogar wahrscheinlich, dass auch die Elemente innerhalb des archimeristematischen Komplexes nicht absolut in jeder Hinsicht gleichbefähigt sind, dass sich vielmehr die Scheitelzelle bzw. Initialengruppe gegenüber den anderen Zellen bezüglich ihrer Potenzen unterscheiden. Dafür spricht vielleicht das Unterbleiben der Restitution bei Farnwurzeln (Prantl, l. c., S. 559. Simon I, l. c., S. 112, Němec, l. c., S. 119). Die Frage bedürfte noch weiterer Untersuchung. In dem oben skizzierten Sinne können die Elemente der Archimeristeme jedoch ohne weiteres als isopotent bezeichnet werden.

7) Pfeffer (l. c., S 169) erwartet allerdings, „dass die Zellen der ganz jugendlichen Blattanlage noch den vollen embryonalen Charakter besitzen“; die Versuche, auf welche sich diese Vermutung stützt (vgl. S. 207), sind aber kaum zuverlässig und bedürfen jedenfalls einer Bestätigung.

Urmeristems zwei potentiell ungleiche Zonen unterscheiden; nur der Spitzenteil stellt das Archimeristem des Wurzelscheitels dar.

In dem restlichen Teil des Urmeristems ist die Differenzierung noch nicht so weit vorgeschritten, dass sie anatomisch zum Ausdruck käme, doch dürfte, nach meinen bisherigen experimentellen Erfahrungen zu schließen, eine Neubildung von Seitenorganen, soweit nicht noch eventuelle Reste des Archimeristems vorhanden sind, nicht mehr stattfinden, so wenig wie eine Restitution des terminalen Meristems von hier aus vor sich gehen kann⁸⁾. Ich bezeichne diesen Anteil des Urmeristems, um seinen verhältnismäßig ursprünglichen Charakter anzudeuten, ihn aber doch vom Archimeristem zu unterscheiden, als Protomeristem; seine Elemente sind wenigstens im Sprossvegetationspunkte noch isopotent. Unter diesen Begriff des Protomeristems fallen auch die anatomisch nicht oder nur wenig differenzierten Anteile der basalen und interkalaren Vegetationspunkte.

Unter gleichzeitiger Zunahme der anatomischen Differenzierung geht nun die Determinierung der Meristeme immer weiter; die Isopotenz der einzelnen Meristemkomplexe untereinander geht verloren; dadurch wird die formative Befähigung der einzelnen Teile in immer bestimmtere Bahnen gelenkt. Alle solchen, durch vorgeschrittene Differenzierung und infolgedessen durch verminderte formative Befähigung ausgezeichneten Meristeme fasse ich ohne Rücksicht auf spezielle Eigentümlichkeiten im Bau und Funktion als Deuteromeristeme zusammen. Eine schärfere Abgrenzung gegenüber den Protomeristemern ist natürlich von vornherein nicht zu erwarten. Mit Rücksicht auf spezifische potentielle Befähigungen ließen sich wohl noch verschiedene Meristeme innerhalb dieser Gruppe unterscheiden, doch liegt hierzu derzeit kein Bedürfnis vor, zumal es, zum Teil wenigstens, an entsprechenden Untersuchungen fehlt.

Der Begriff „sekundäres oder Folgeristem“ ist, wie oben erwähnt, rein entwicklungsgeschichtlich gedacht und scheint mir daher vom physiologischen Standpunkte durchaus entbehrlich. Nichtsdestoweniger halte ich es für möglich und angezeigt, das entwicklungsgeschichtliche Moment insoferne zu verwerten, als es eine funktionelle Verschiedenheit der Meristeme bedingt.

Wir sehen, dass das Archimeristem mit fortschreitender Entwicklung in Proto- und Deuteromeristem übergeht, wobei es an Entwicklungsmöglichkeit immer mehr Einbuße erleidet; die progressive Entwicklung führt zu einer zunehmenden Determinierung. Soll nun ein Stadium geringerer Differenzierung erreicht werden,

8) Bei der Wurzel ist die Restitution möglich, aber nur partiell. Vgl. Anm. 6 auf S. 120.

welches in der Entwicklung bereits durchlaufen wurde, so muss eine Rückdifferenzierung eintreten, die nur auf dem Wege über neue Zellteilungen erreicht werden kann. Je größer die Zahl der eingeschalteten Teilungen, desto ursprünglicher wird im allgemeinen der Charakter der auf regressivem Wege entstandenen Meristeme. Es können auf diese Weise sämtliche Differenzierungsgrade oder sämtliche Arten von Meristemen auf progressivem oder auf retrogressivem Wege erreicht werden; potentiell sind sie einander durchaus gleichwertig. Wir unterscheiden dementsprechend:

1. progressive Meristeme, solche, deren Determinierung im Laufe ihrer Entwicklung zunimmt, deren potentielle Befähigung somit immer mehr eingeengt wird; und 2. regressive Meristeme, solche, welche gegenüber den Elementen, aus denen sie hervorgegangen sind, weniger determiniert erscheinen, die somit an Entwicklungsmöglichkeiten zugenommen haben.

Man erkennt ohne weiteres, dass diese Begriffe umfassender sind wie die gewohnten Termini „primäre“ und „sekundäre“ Meristeme. Ein weiterer Vorzug dieser Fassung scheint mir darin zu liegen, dass die Begriffe auch den physiologischen Anforderungen gerecht werden, insofern als die Konstatierung regressiver Entwicklung gleichzeitig die zunehmende potentielle Befähigung zum Ausdrucke bringt, während sich ein progressives Meristem auf dem Wege zunehmender Determinierung befindet.

So wie die progressive Entwicklung jederzeit wiederum einer Entdifferenzierung Platz machen kann, so kann umgekehrt auch die regressive Entwicklung wieder in die fortschreitende, jetzt in andere Bahnen geleitete Entwicklung übergehen.

Der Gedanke, der dieser Gliederung der Meristeme zugrunde liegt, ist natürlich nicht neu; die längstbekannte Tatsache des „Wiederembryonalwerdens“ von Dauerzellen stellt einen speziellen Fall von regressiver Entwicklung, von Entdifferenzierung dar. Ich möchte nur diese physiologische Erkenntnis auch auf anatomischem Gebiete entsprechend zum Ausdrucke bringen.

Die nach Verletzungen auftretende Rückdifferenzierung führt in der Regel (aber durchaus nicht immer) über die Kallusbildung⁹⁾.

9) Wenn die Kallusbildung als Entdifferenzierungsvorgang aufgefasst wird, so wäre zu erwarten, dass die Elemente des Archimeristems, welche noch keine Differenzierung erfahren haben, zu einer Kallusbildung unfähig sind. Nach Simon (II, S. 351) erreichen jedoch gerade die embryonalen Zellen den „Höhepunkt der Leistungsfähigkeit bezüglich der Kallusbildung“. Beachtet man hingegen den Zeitpunkt der Kallusbildung (nicht die erlangte Mächtigkeit) als Kriterium, so verliert dieser Satz seine Gültigkeit. Ich habe mich an den operierten Vegetationsspitzen von *Phaseolus* und *Helianthus* immer wieder überzeugen können, dass verletzte Partien der in zunehmender Differenzierung begriffenen Zellen in der Kallusbildung voraus-

So lange der meristematische Charakter des Kallus erhalten ist, sind seine Entwicklungsmöglichkeiten, wie insbesondere die Studien von Simon (II, S. 355) gezeigt haben, sehr mannigfaltig. Der jeweils wirkenden Bedingungskonstellation entsprechend können sich seine Elemente unmittelbar zu Dauerzellen (Sklerenchym, Tracheiden u. a. m.) differenzieren, zu hypotrophischem Wachstum angeregt werden oder Desmogen und Sprossanlagen bilden, es kann also die regressive Entwicklung fortschreiten oder mehr oder minder frühzeitig wieder eine fortschreitende Entwicklung einsetzen, die in letzter Linie immer zur Bildung von Dauerelementen führt.

In anderen Fällen kann aber die Rückdifferenzierung auch andere Wege einschlagen, wie z. B. bei der Phellogenbildung, bei welcher Dauerzellen oft nach erfolgter deutlicher Streckung, die vielleicht als erster Schritt zur regressiven Entwicklung aufzufassen ist (vgl. nachstehendes Schema) zu einem einseitig determinierten Meristem werden, das zu einer weiteren Entdifferenzierung nicht mehr befähigt ist.

Auch in der normalen Ontogenese kann durch „Selbststeuerung“ eine rückläufige Entwicklung zustande kommen, die aber dann häufig schon auf einer frühen Stufe meristematischer Entwicklung einsetzt. In solchen Fällen schreitet die Entwicklung anscheinend kontinuierlich fort. Erst die Tatsache, dass sie in letzter Linie nicht zu Dauerzellen, sondern zu Zellen von embryonalem Charakter führt, lässt uns erkennen, dass an irgendeiner Stelle eine Umkehr des Entwicklungsganges stattgefunden haben muss. Wenn sich dieser Wendepunkt nicht äußerlich (morphologisch, Änderung der Teilungsfolge, Teilungsgeschwindigkeit) markiert, dann ist seine Ermittlung äußerst erschwert oder ganz unmöglich. Beispiele für eine solche in der Organisation begründete Umkehr in der Entwicklungsrichtung liefern uns die Vorgänge bei Differenzierung der Gameten, denen offenbar embryonaler Charakter zuerkannt werden muss. Bei den Angiospermen speziell entwickeln sie sich niemals direkt aus dem typisch embryonalen Archimeristem; ihre Entstehung setzt vielmehr frühestens in den jugendlichen, noch in protomeristematischem Zustande befindlichen Sporophyllen ein, also in einem Meristem, das nicht mehr über die Gesamtbefähigung

eilen. Während Blattanlagen und junge Internodien schon zwei Tage nach der Operation einen wohlentwickelten Kallus aufweisen, ist im Bereiche des verletzten Archimeristems noch nicht die Spur zu sehen; erst 24 Stunden später hat auch hier die Kallusbildung eingesetzt. Innerhalb dieser Frist ist jedoch bei den in rapider Entwicklung begriffenen Keimlingen jedenfalls schon eine zunehmende Differenzierung eingetreten; die einen Kallus produzierenden Zellen dieser Region haben mit anderen Worten ihren ursprünglich embryonalen Charakter voraussichtlich bereits eingeübt. Die embryonalen Archimeristemzellen bilden somit in diesem Zustande tatsächlich keinen Kallus aus, wie es unseren Voraussetzungen entspricht.

verfügt, so dass die Gametenbildung mit einer Rückdifferenzierung, mit einem Auftreten regressiver Meristeme verknüpft sein muss¹⁰⁾.

Einen Vorzug der oben durchgeführten Abgrenzung der Meristeme und zugleich einen Beweis für ihre physiologische Berechtigung erblicke ich darin, dass sie mit den von Sachs (II, S. 223) mit so viel Scharfsinn aufgestellten vier Phasen der Entwicklung (in seinen „Vorlesungen“ [1882 und 1887] unterschied Sachs ursprünglich nur drei Wachstumsphasen) ungezwungen in wünschenswerten Einklang gebracht werden können. Ja es lässt sich — wenn man will — die von mir auf Grund des regenerativen Geschehens durchgeführte Unterscheidung der Meristeme schon unmittelbar aus der Sachs'schen Darstellung herauslesen, wie aus einer einfachen Gegenüberstellung erhellt.

I. Morphologische Periode:

- | | |
|---|---|
| 1. Anlage der Organe nach Zahl und Stellung. | 1. Archimeristem: Komplex undifferenzierter, totipotenter Zellen, welche zur Anlage der Organe und Gewebe bereitgestellt sind; unmittelbar regenerationsfähig. |
| 2. Embryonale Phase, die Vorgänge umfassend, bei denen es sich um die morphologisch wesentliche Gestaltung handelt. | 2. Protomeristem: In dem noch in seiner Gesamtheit teilungsfähigen und zunächst aus isopotenten und gleichartigen Zellen bestehenden Gewebe bereitet sich die Gewebedifferenzierung vor; zur Ausgliederung von Seitenorganen nicht mehr direkt befähigt, ebensowenig zu unmittelbarer Regeneration. |
| | 2 a. Deuteromeristem: Die Determinierung nimmt zu und beginnt sich auch anatomisch zu äußern (Bildung von Desmogen etc.), die Teilungsfähigkeit nimmt ab. |

II. Physiologisch-biologische Periode.

- | | |
|--|--|
| 3. Streckungsphase: Vergrößerung der embryonal durchgebildeten Organe. | 3. Höchstens noch einzelne meristematische Komplexe in progressiver Entwicklung. |
|--|--|

10) Es scheint mir wichtig, auf diesen Umstand besonders hinzuweisen, da er nicht entsprechend gewürdigt wird. Selbst ein Mann von den Erfahrungen und dem Scharfsinne Sachs' hält die gegensinnige Entwicklungstendenz der progressiven und regressiven Meristeme nicht auseinander. Er kommt zu der Auffassung, „als ob dieselbe Stoffmasse an Energie, an Arbeitskraft gewänne, wenn sie in zahlreiche Portionen oder Energiden zerfällt“ (I, S. 80). Die Beispiele, welche er zur Stütze dieser Erfahrung heranzieht, betreffen die „Furchung“ der befruchteten Eizelle, die Entwicklung der Scheitelzelle und die Entstehung der Fortpflanzungszellen. In den beiden ersteren Fällen handelt es sich jedoch um zunehmende Determinierung, im letzten Fall dagegen um eine Entdifferenzierung; das durch die Teilungsvorgänge angestrebte Ziel ist in beiden Fällen diametral entgegengesetzt.

4. Reifungsphase: Innere Gewebeausbildung nach Erreichung definitiver Größe und Form.

4. Progressive Entwicklungsmöglichkeit der Hauptsache nach erloschen; nur durch innere Differenzierung kann noch physiologisch verschiedenwertiges Zellenmaterial gebildet werden.

Es braucht wohl kaum betont zu werden, dass dieser Darstellung ebenso wie bei Sachs in erster Linie die Verhältnisse am wachsenden Spross zugrunde gelegt sind, dass aber die Einteilung hier wie dort im großen und ganzen auch auf andere wachsende Organe unschwer übertragen werden kann, wenngleich die Abgrenzung nicht immer mit gleicher Schärfe durchführbar ist.

Wenn ich von einer mit dem Auftreten regressiver Meristeme verknüpften Rückdifferenzierung gesprochen habe, könnte es den Anschein erregen, dass bei diesem Vorgange Potenzen, die im Laufe der progressiven Entwicklung verloren gegangen sind, wieder neu gewonnen werden. Auf Grund theoretischer Erwägungen werden wir uns jedoch der von Goebel entwickelten Vorstellung anschließen müssen, dass mit der fortschreitenden Entwicklung nicht ein Verlust, sondern ein „Latentwerden“ von Potenzen verknüpft ist und dass umgekehrt die Rückdifferenzierung nicht prinzipiell neue Fähigkeiten oder Qualitäten schafft, sondern nur die „Inkrustationen“, d. h. die durch bestimmte Bedingungskonstellationen bewirkten Hemmungen (Simon, S. 388) beseitigt. Je vollständiger dies geschieht, desto mehr Entwicklungsmöglichkeiten werden erzielt, bis schließlich die Gesamtheit der potentiellen Befähigungen wiedergewonnen, d. h. der ursprüngliche embryonale Zustand wieder erreicht ist.

Die Frage, worauf dieses „Wiederembryonalwerden“ beruht, wurde schon wiederholt diskutiert. Nach Wiesner (l. c., S. 98) ist es die Anhäufung von Plasma, speziell von Keimplasma, die den Zellen den embryonalen Charakter verleiht. „Es ist offenbar in den Vegetationszellen der Phanerogamen viel zu wenig Keimplasma vorhanden als dass sie direkt zu sekundären Embryonalzellen¹¹⁾ werden könnten. Es muss vielmehr ein mehr oder minder reichlicher Zellteilungsprozess erst eine lokale Vermehrung des Protoplasmas überhaupt und damit eine Vermehrung des Keimplasmas herbeiführen“ (l. c., S. 98)¹²⁾. Der Anstoß zur Teilung wird, wie Wiesner vermutet, durch einen formativen Reiz hervorgerufen, der durch den Übertritt bestimmter chemischer Individuen oder organisierter protoplasmatischer Substanz aus den infolge Verletzung absterbenden Zellen ausgelöst wird (l. c., S. 104)¹³⁾.

11) Wiesner versteht darunter eine solche Meristemzelle, welche auf ungeschlechtlichem Wege die Anlage eines neuen Pflanzenindividuums bilden kann.

12) Vgl. auch Winkler, S. 98, Simon, S. 388.

13) Der Reiz könnte, ganz allgemein gesagt, durch eine Störung der korrelativen Beziehungen zwischen den Zellen zustande kommen.

Stellen wir uns auf den Boden dieser Auffassung, so bleibt aber noch immer eine Schwierigkeit und nicht die geringste, wie mir scheint, bestehen. Die Entwicklungsfähigkeit der durch Teilung im regressiven Sinne entstandenen Elemente, ihr embryonaler Charakter, nimmt sichtlich mit der Zahl der stattgehabten Teilungen zu; andererseits sehen wir aber umgekehrt, dass embryonale Zellen mit fortschreitender Teilung immer mehr an Entwicklungsmöglichkeit einbüßen, also an Keimplasma verlieren. Derselbe Vorgang führt somit zu entgegengesetzten Effekten: Die Teilung führt zur Zunahme der Differenzierung und umgekehrt wird eine stattgehabte Differenzierung durch Teilungen rückgängig gemacht.

Den richtigen Weg zum Verständnis dieser Tatsachen hat Winkler gewiesen. Er beobachtete anlässlich seiner Untersuchungen über regenerative Sprossbildung am Blatte von *Torenia*, dass bei Entstehung der adventiven Anlage sich die Zellen in weitgehendem Maße fächern „ohne zunächst eine Volumänderung zu erfahren, ein Vorgang, der natürlich zu einer erheblichen relativen Vermehrung der Plasma- und Kernsubstanz führte“ (l. c., S. 98). Winkler hebt ausdrücklich hervor, dass ganz allgemein jede nicht embryonale Zelle vor der Regeneration einen solchen „Furchungsprozess“ durchzumachen hat¹⁴⁾.

Ich erinnere an die einleitend im Anschlusse an Rothert gegebene Charakteristik des Urmeristems, die besagt, dass sich hier Wachstum und Teilung das Gleichgewicht halten. Die progressive Entwicklung ist nun mit einer Zunahme des Wachstums verknüpft, der gegenüber die Teilungen allmählich in den Hintergrund treten. Nicht die Teilungen sind es, sondern die Wachstumsvorgänge, welche zu einer Verminderung des Plasmas und damit zu einem zunehmenden Erlöschen der Entwicklungsmöglichkeiten führen. Demgemäß verläuft nun die regressive Entwicklung, das Wiederembryonalwerden, in entgegengesetztem Sinne: es setzen lebhaftere Teilungen unter Verminderung der Wachstumsintensität der Teilprodukte ein, bis schließlich ein Gleichgewichtszustand zwischen beiden Prozessen hergestellt ist¹⁵⁾, der die Bildung eines Komplexes undeterminierten Zellenmaterials zur Folge hat. Diese Überlegung gilt für die Organanlage im Kallus ebensogut wie für die Entstehung der embryonalen Fortpflanzungszellen. Das Wiederembryonalwerden scheint uns somit kausal verknüpft mit der zunehmenden Teilungsfähigkeit und gleichzeitigen Hemmung der Wachstumsprozesse.

14) Vgl. auch die instruktive Figur einer Sprossanlage im Kallus bei Simon, II, S. 264, Fig. 5.

15) Für die regressive Entwicklung gilt also die allgemeine Regel, dass das Wachstum eine notwendige Vorbedingung für die Zellteilung ist (s. Winkler, II, S. 650), nicht.

Wenn ich den Versuch unternahm, die Arten der Meristeme in einer vom gewohnten Schema abweichenden Weise zu umgrenzen, so strebte ich mehr an als den Ersatz der eingebürgerten Termini durch neue. Ich glaube, dass die von mir versuchte Abgrenzung der Meristeme nach ihrer potentiellen Befähigung natürlicher und mehr im Geiste der physiologischen Anatomie gelegen ist wie ihre Charakterisierung nach äußerlichen Merkmalen, welche ihr Wesen, ihre formative Befähigung nicht berühren. Ich glaube auch, dass sich unsere Betrachtungsweise fruchtbarer erweisen dürfte, indem sie das anatomische Korrelat zu den Sachs'schen Wachstumsphasen ermittelt. Die experimentelle Morphologie ist in erster Linie berufen, unsere Einsicht in die Natur der Meristeme zu vertiefen.

Literaturverzeichnis.

- De Bary, A. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877.
- Driesch, H. Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.
- Fitting, H. Morphologie in „Bonner Lehrbuch“, 12. Aufl., 1913.
- Goebel, K. Über Regeneration im Pflanzenreich. Biolog. Centralbl. 22, 1902, S. 385.
- Haberlandt, G. Physiologische Pflanzenanatomie, III. Aufl., Leipzig 1904.
- Nägeli, C. Das Wachstum des Stammes und der Wurzel bei den Gefäßpflanzen u. s. w. Beitr. z. wiss. Bot., I. H., Leipzig 1858.
- Némec, B. Studien über Regeneration. Berlin 1905.
- Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie. II. Bd., Leipzig 1904.
- Prantl, K. Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln. Arb. d. Würzb. bot. Inst. I, 1874. S. 546.
- Rothert, W. Gewebe (Gewebe der Pflanzen) in Handwörterb. d. Naturw. III, 1913, S. 1158.
- Roux, W. Terminologie der Entwicklungsmechanik. Leipzig 1912.
- Sachs, J. I. Über einige Beziehungen der spezifischen Größe der Pflanzen zu ihrer Organisation. Flora 77, 1893, S. 49.
- II. Über Wachstumsperioden und Bildungsreize. Flora 77, 1893, S. 217.
- Simon, S. I. Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. Jahrb. f. wiss. Bot. 40, 1904, S. 103.
- II. Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Kallusgewebe von Holzgewächsen. Jahrb. f. wiss. Bot. 45, 1908, S. 351.
- Wiesner, J. Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien 1892.
- Winkler, H. I. Über regenerative Sprossbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica*. Ber. d. D. bot. Ges. 21, 1903, S. 96.
- II. Entwicklungsmechanik und Entwicklungsphysiologie in Handwörterb. d. Naturw. III, 1913, S. 634.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): Linsbauer Karl

Artikel/Article: [Die physiologischen Arten der Meristeme. 117-128](#)