

Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze.

Von
S. Simon.

Mit Tafel I und einer Textfigur.

Während bei tierischen Organismen eine echte Regeneration¹⁾ verlorener Teile häufig vorkommt, finden wir bei Pflanzen dieselbe verhältnismäßig selten. In der kleinen Reihe der bei letzteren bisher beschriebenen Fälle²⁾ ist der bekannteste der bereits von Ciesielski³⁾ gelegentlich seiner Untersuchungen über den Geotropismus der Wurzeln entdeckte Ersatz der dekapitierten Wurzelspitze.

Dieser wurde von Prantl⁴⁾ genauer untersucht, und so die anatomischen Verhältnisse dieses Prozesses in den Hauptpunkten klar gelegt. Ebenso verfolgte dieser Autor die Regenerationsvorgänge an gespaltenen Wurzeln und konnte hier konstatieren, daß in der Nähe des Vegetationspunktes ein völliger Ersatz stattfand, während derselbe in größerer Entfernung immer unvollkommener wurde und zuletzt überhaupt nicht mehr eintrat. Die hierbei obwaltenden anatomischen Verhältnisse wurden von ihm nur oberflächlich gestreift.

Späterhin unterzog noch einmal Lopriore⁵⁾ diese Regenerations-

1) Ich möchte gleich hier, um jedem Mißverständnis vorzubeugen, bemerken, daß ich in Anlehnung an Pfeffer (Pflanzenphysiologie, Leipzig, 1901, Bd. II, p. 204) als Regeneration nur jene Ersatzreaktionen bezeichne, die eine Wiederherstellung des Hinweggenommenen von der Wundfläche aus bewirken, im Gegensatz zu Göbel (Organographie, Jena 1898, p. 36), welcher diese Bezeichnung für alle Ersatzreaktionen anwendet. Auch Kürster gebraucht in seinem jüngst erschienenen Werk (Patholog. Pflanzenanatomie, Jena 1903, p. 8 usw.) diese Bezeichnung ganz generell, während er den direkten Ersatz als Restitution bezeichnet.

2) cit. bei Pfeffer, l. c., p. 207—208.

3) T. Ciesielski, Unters. über d. Abwärtskrümmung d. Wurzel. *Cohns Beitr. z. Biologie* 1872, Bd. I, 2, p. 21.

4) K. Prantl, *Untersuch. üb. die Regeneration d. Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln*. *Arbeit. d. Bot. Inst. in Würzburg*, 1874, Bd. I, p. 546 u. f.

5) G. Lopriore, *Über die Regeneration gespaltenen Wurzeln*. *Nova Acta d. Leopoldin. Academ.* 1896, Bd. 66, p. 211.

vorgänge an gespaltenen Wurzeln einer eingehenden Untersuchung, die wohl den Zweck hatte, die besprochenen Prantlschen Resultate zu ergänzen. Da es jedoch dem letzterwähnten Autor in der Hauptsache darauf ankam, die durch die Verwundung bedingten Veränderungen in der Anordnung der Gewebe des Wurzelkörpers zu studieren, so blieben gerade die Anfangsstadien dieses Prozesses weiter ziemlich unklar.

Obwohl also in diesen Arbeiten die Regeneration der Wurzel in den Hauptzügen erforscht wurde, erschien doch eine nochmalige Untersuchung geboten, um einerseits die angedeuteten Lücken der anatomischen Studien zu ergänzen. Andererseits war es aber auch von Interesse, die physiologischen Bedingungen der Regeneration in Betracht zu ziehen. Und zwar handelte es sich hier um die Feststellung des Einflusses, sowohl einer Reihe äußerer Faktoren auf den Regenerationsverlauf, wie auch desjenigen der Korrelationen, die durch die reproduktive Ersatztätigkeit der Pflanze ausgelöst werden.

I. Anatomischer Teil.

Das beste Versuchsobjekt zum Studium der Regeneration bilden jene Wurzeltypen, bei denen sich die einzelnen Gewebe schon in sehr jungem Zustand möglichst scharf von einander abheben. Bei ihnen ist es möglich, die während des Verlaufes der Regulation sich in den einzelnen Geweben abspielenden Vorgänge genau zu verfolgen. Ein derartig übersichtliches Bild bieten die Wurzeln der Monokotylen, unter ihnen besonders *Zea Mays*. Nicht ebenso brauchbar sind die Dikotylen. Hier eignen sich für die Untersuchung besonders *Helianthus annuus*, dagegen erst in zweiter Linie die Leguminosen *Vicia*, *Pisum* usw., sowie die Cucurbitaceen. Bemerkt sei noch, daß schon Prantl wie Lopriore zu ihren Versuchen die gleichen Pflanzen verwandten.

Bevor ich auf die Tatsachen selbst eingehe, möge kurz die angewandte Untersuchungsmethode dargelegt werden. Die Versuchsobjekte, eben die Keimpflanzen der oben angegebenen Arten, wurden bei konstanter Temperatur (meist $+23^{\circ}$ C.) in feuchten Sägespänen, Wasser oder feuchter Luft kultiviert. Später wurden auch die gut wachsenden Luftwurzeln von Araceen in den Kulturhäusern des Leipziger Botanischen Gartens zum Vergleich herangezogen.

Die einzelnen Stadien der Regeneration unterzog ich zur näheren Orientierung zuerst an Freihandschnitten, welche die Hauptphasen recht gut erkennen lassen, einer Durchsicht. Später aber griff ich zur Mikrotomtechnik, da mir bald klar wurde, daß eine Kenntnisnahme der genauen anatomischen Verhältnisse, wie sie ja eine klare Einsicht in den Verlauf dieser Regulation verlangt, nur auf diese Weise erreicht werden konnte. Die Vorbereitung der Objekte für dieselbe ist genügend bekannt, sodaß ich sie nicht näher anzugeben brauche. Erwähnt sei, daß die Fixierung in Flemmingschem Gemisch geschah. Außerdem möchte ich besonders hervorheben, daß man hier, wo es in erster Linie auf die gute Erhaltung der Lage der dünnen Zellwände ankommt, die Entwässerung der fixierten Präparate sehr allmählich und vorsichtig bewirken muß.

Zuerst untersuchte ich diese meist $7\frac{1}{2}\mu$ starken Mikrotomschnitte nach vorsichtigem Auswaschen in verdünntem Glycerin, da ich annahm, daß die geringe durch Osmiumsäure hervorgerufene Schwärzung bereits zum Erkennen der Strukturen genügen würde. Da die Schnitte aber in wenigen Tagen hierin zu durchsichtig wurden, so nahm ich später stets eine starke Überfärbung mit Kongorot vor, das durch allmählichen Zusatz von Glycerin wieder soweit ausgezogen wurde, daß nur die Zellwände schwach gefärbt blieben. So wurde ein vorzügliches Bild erhalten, in welchem jegliche Verzerrung der Wände vermieden war. Endlich wurden noch einige Präparate nach dem Flemmingschen Dreifarbenverfahren behandelt und in Kanadabalsam eingeschlossen. Selbst diese erwiesen sich bei fortwährender vorsichtiger Behandlung als brauchbar.

Soviel über das bei der mikroskopischen Untersuchung technisch Bemerkenswerte. Im folgenden will ich zuerst die Regeneration des Vegetationspunktes dekapitierter Wurzeln besprechen.

A. Spitzenregeneration.

1. Direkte Regeneration.

Trägt man bei einer Keimwurzel von *Zea Mays* die Spitze ungefähr bis zu der Stelle ab, wo sich auf dem Querschnitt die beiden Hauptgewebepartien des Wurzelkörpers bei der Betrachtung mit bloßem Auge gerade scharf von einander abzuheben beginnen — diese Stelle liegt ungefähr $\frac{3}{4}$ mm von der Spitze der Haube entfernt —, so streckt sich die Wurzel am ersten Tage, wie schon

Sachs¹⁾ zeigte, mit fast normaler Schnelligkeit weiter. Starke Nutationen, wie Sachs dieselben angibt, konnte ich in Übereinstimmung mit Prantl²⁾ bei vertikal gestellten Wurzeln nicht beobachten. Es treten diese Nutationen nur bei stärkerer Dekapitation auf, wo keine direkte Regeneration mehr eintritt (vergl. p. 113).

Nach Ablauf dieses ersten Tages ist kaum eine nennenswerte Veränderung im stehengebliebenen Stumpfe bemerkbar. Der Zentralzylinder hat sich etwas gegen die Rinde vorgeschoben, sodaß die Schnittfläche abgerundet erscheint. Gelegentlich bemerkt man eine geringe Schiefziehung der Querwände der inneren Rindenzellreihen. Von einer Hypertrophie der an den Wundrand grenzenden intakten Zellen ist noch nichts zu sehen.

Weiterhin aber im Laufe des zweiten Tages ändert sich das Bild wesentlich, obwohl auch jetzt noch die Streckung der Wurzel weiter andauert, wenn auch nur halb so stark, wie am ersten Tage. Äußerlich wird die Veränderung schon dadurch sichtbar, daß sich die Wundfläche in der Mitte weiter hervorwölbt. Bedingt ist diese Hervorwölbung durch eine stärkere Streckung des Zentralzylinders gegenüber der Rinde. Infolge dieser ungleichen Streckung werden die Querwände der Rindenzellreihen — besonders in nächster Nähe der Wundfläche — größtenteils schräg gezogen und zwar derart, daß, da hier immer die innere Wand eines Zellzuges mehr vorgeschoben ist, auch die Querwände nach der Mitte der Wundfläche geneigt sind (Fig. 1*b*, Taf. I).

In derartig gezerzten Zellen — und zwar in nächster Nähe der Wundfläche — treten nun Längswände senkrecht zur unteren Zellwand auf, die durch die eben beschriebene Schiefstellung dieser Querwände meist zur Mittelachse der Wurzel geneigt erscheinen. Die hierdurch entstandenen Zellen bilden hauptsächlich die neue Epidermis; doch geht dieser Vorgang bei weitem nicht so regelmäßig vor sich, wie dies in der Prantlschen³⁾ Darstellung erscheint. Es weisen vielmehr auch die umliegenden Zellen häufig Längsteilungen auf; und es sind dann jene Zellen, die bestimmt sind, die neue Epidermis zu bilden, lediglich an ihren sich bald verdickenden Außenwänden kenntlich (Fig. 1*b* bei E, Taf. I).

1) Sachs, Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeit. d. Botan. Inst. in Würzburg 1874, Bd. I, p. 434. Vergl. auch F. Czapek, Unters. über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Botan. 1895, Bd. XXVII, p. 246. Wiesner, Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien 1884, Bd. 89, p. 223, und Molisch, Ber. Botan. Ges. 1883, Bd. I, p. 362 usw.

2) l. c., p. 548.

3) l. c., p. 551.

Alle außerhalb dieser neuen Epidermis liegenden Zellen, sowie diejenigen des Zentralzylinders, welche der Wundfläche benachbart sind, strecken sich jetzt stärker in die Länge und erhalten so ein hypertrophisches Aussehen. Sie bilden eine Hülle, die ich provisorische Wurzelhaube nennen will. In dieser beginnt oft schon nach Ablauf des zweiten Tages die für die Wurzelhauben typische Stärkeablagerung. Die derartig hypertrophischen Zellen teilen sich gelegentlich noch, besonders die sich durch ihre Größe stark abhebenden Gefäßzellen-Initialen. In letzteren nehmen diese Teilungen oft einen völlig regellosen Charakter an¹⁾.

Soweit nun stimmen meine Beobachtungen mit denen von Prantl in den Hauptpunkten überein und können fast genügend an Freihandschnitten studiert werden. Um die weiteren Verhältnisse aber verfolgen zu können, mußte, wie schon angedeutet, zu Mikrotomschnitten übergegangen werden, die es ermöglichten, auf Medianschnitten einzelne Zellreihen eine Strecke weit verfolgen zu können. Wie wir späterhin sehen werden, beruht die teilweise falsche Deutung der weiteren Stadien des Regenerationsverlaufes bei Prantl lediglich auf der Tatsache, daß er auf seinen Schnitten die Zusammengehörigkeit der einzelnen Zellen nicht mehr genügend feststellen konnte.

So ist es erklärlich, daß er die äußeren hypertrophischen Gewebepartien als Callus — im Anschluß an gleichwertige Bildungen an Wundflächen von Stengeln — bezeichnet, in welchem die Eigentümlichkeit der verschiedenen Systeme nicht mehr ausgesprochen ist.

Ganz abgesehen davon, daß man fast bis zur Bildung des neuen Meristems die Zugehörigkeit dieser Calluszellen zu den betreffenden Zellzügen noch ermitteln kann (Fig. 1 b, Taf. I) und wir außerdem allgemein als Callus nur Wucherungen parenchymatischer zartwandiger Zellen in meist regellosem Verbande zu bezeichnen pflegen²⁾, wäre vielleicht prinzipiell hiergegen nichts einzuwenden, wenn es sich nur um die Bezeichnung jener hypertrophischen Zellen handelte, welche außerhalb der neuen Epidermis usw. liegen. Aus

1) Ich will nicht unerwähnt lassen, daß die zuletzt besprochenen hypertrophischen Gefäßzellen-Initialen gelegentlich mehrere Kerne von verschiedener Größe und Form enthielten. Dieses abnorme Verhalten ließ sich nur in den erwähnten Zellen der provisorischen Wurzelhaube feststellen, sowie bei der partiellen Regeneration in den hypertrophierten Zellen des Zentralzylinders (vgl. p. 114); es beschränkte sich also nur auf Zellen, welche in der Folge entweder abgestoßen oder aus dem übrigen Gewebeverband auf andere Weise ausgeschaltet wurden.

2) Vergl. z. B. Küster, l. c., p. 135.

den weiteren Ausführungen Prantls geht aber hervor, daß er mit diesem Namen auch die durch regelmäßige Querteilungen sich streckenden, an die provisorische Wurzelhaube grenzenden Teile der Zellzüge bezeichnet, die ihre typischen Eigenschaften nicht im geringsten eingebüßt haben.

Es handelt sich also hier nicht nur um die Bezeichnung, sondern um eine Verkenning der Tatsachen, über die Prantl mit einer allgemeinen Bezeichnung hinweggeht. Wie unklar ihm diese Dinge waren, geht daraus hervor, daß er den Ursprung des weiteren Zuwachses der Wurzel in die Nähe der Callusgrenze verlegt, „einer idealen Fläche, in welcher der Callus an den differenzierten älteren Wurzelkörper angrenzt,“ die aber, wie er selbst zugibt, keineswegs scharf begrenzt ist. Eine solche Wachstumszone entsteht in der Tat nicht, sondern die Zellen strecken resp. teilen sich nur soweit, wie sie es in der normalen Wurzel auch getan hätten. Möglicherweise sah Prantl in der Zone der kurz vor der Bildung des neuen Meristems auftretenden, vorbereitenden Teilungen den Ort des Zellennachschubes, was aber aus der nur drei Längsreihen umfassenden Zeichnung (l. c. Fig. 2) nicht hervorgeht.

Die Verhältnisse, wie sie sich an den dekapitierten Wurzeln im Laufe des zweiten Tages darbieten, sind tatsächlich viel übersichtlicher, als aus Prantls Darstellung hervorgeht. Die bisher schwach gebogene Wundfläche wird in der Folge durch stärkeres Hervorwachsen des Zentralzylinders noch stärker herausgewölbt, sodaß sie die Gestalt einer Halbkugel annimmt (Fig. 1 a, Taf. I). Sowohl hierdurch, wie durch Längsteilungen der inneren Rindenzellreihen (Fig. 1 b bei c, Taf. I) wird die neu geschaffene Epidermis weiter nach außen gedrängt.

Schon im Laufe dieses zweiten Tages treten im Perikambium, das sich jetzt durch stärkere Plasmaanhäufung von den übrigen Geweben abhebt, Längsteilungen auf, die oft gleichzeitig durch den ganzen unteren Teil des Zellzuges gehen, bisweilen aber nur einzelne Zellen berühren.

Bei diesem Vorgang, der als erstes Stadium der eigentlichen regenerativen Tätigkeit von großer Bedeutung ist, muß ich jedoch etwas länger verweilen. Was zuerst die Bezeichnung „Perikambium“ anbetrifft, so möchte ich, obwohl kaum ein Mißverständnis anzunehmen ist, dazu bemerken, daß ich darunter wie

1) l. c., p. 550.

seinerzeit Nägeli¹⁾ und die meisten späteren Autoren²⁾ jene Zone meristematischen Gewebes verstehe, die sich zwischen Rinde und Fibrovasalkörper befindet und den Ursprungsort der Nebenwurzelbildung darstellt.

Es ist bekannt, daß selbst bei Wurzeltypen mit relativ starker Abgrenzung der Gewebe sich diese, wenn man nicht Gelegenheit hat, sie direkt von ihren Initialen an zu verfolgen, recht schwer von einander unterscheiden lassen. Eine Unterscheidung jedoch war hier besonders notwendig, sofern man mit Sicherheit die aktionsfähige Zellreihe mit dem Perikambium identifizieren wollte. Erreicht wurde dies einerseits durch ein Verfolgen der Zellzüge basalwärts, wo die Differenzierung stärker hervortritt; andererseits aber durch die Kontrolle der von lebenden Wurzeln gefertigten Freihandschnitte, die durch die luftführenden Intercellularen der Rinde sowohl, wie durch den lückenlosen Verband des äußeren Fibrovasalkörpers eine bessere Unterscheidung ermöglichten, als die durchsichtigen Mikrotomschnitte. Jedenfalls war so durch steten Vergleich beider Präparationsarten ein Sichergehen gewährleistet.

Übrigens ist es auch verständlich, daß gerade das Perikambium hier die aktionsfähige Zone ist, da sie lange Zeit hindurch embryonal bleibt und daher von ihr Wachstumsleistungen (Reproduktionen) ausgehen können.

Nach diesem Exkurs kehre ich wieder zur Schilderung des weiteren Regenerationsverlaufes zurück. — Hier werden jetzt fast gleichzeitig mit jenen besprochenen Längsteilungen im Perikambium auch Bogenteilungen in diesem bemerkbar, welche aus einigen Zellen der inneren Reihe Sektoren herauschneiden, deren Winkel nach innen zeigt (Fig. 1*b* bei a, Taf. I). Diese gebogenen Wände treten ungefähr in der 6. bis 12. Zelle vom Wundrande aus auf und scheinen von großer Bedeutung für die nun folgenden Vorgänge zu sein.

Wie bereits erwähnt, haben die früh an ihren großen, breiten Zellen kenntlichen Anlagen der Gefäßstränge reichliche Querteilungen nahe dem Wundrand erfahren, wozu noch in den äußersten hypertrophischen Zellen unregelmäßige Teilungen hinzukamen. Jetzt ent-

1) Nägeli und Leitgeb, Entstehung und Wachstum der Wurzel, in Nägeli, Beitr. z. wiss. Botan. 1863, H. 4, p. 84.

2) Vgl. zB. van Tieghem, Ann. d. Sc. Nat. Bot. Sér. V, Bd. XIII (1870—71), p. 30 ff.; Janczewski, Ann. d. Sc. Nat. Bot. Sér. V, Bd. XX (1874), p. 162; Reinke in Hanstein. Bot. Abh., Bd. I (1871), H. 3, p. 5.

stehen im Anschluß resp. gleichzeitig mit den geschilderten Vorgängen im Perikambium — und zwar in gleicher Höhe wie die besagten Bogenteilungen — weitere Querteilungen in den zur Bildung von Gefäßen bestimmten Zellen, zu denen sich oft noch Längsteilungen gesellen (Fig. 1*b* bei *b*, Taf. I).

Dies sind die Vorgänge, welche sich im Laufe und zum Schluß des zweiten Tages nach der Verwundung abspielen. Bevor ich auf den weiteren Verlauf der Regeneration eingehe, möchte ich nochmals auf die soeben geschilderten Teilungen im Perikambium hinweisen. Sie sind nicht allein von großer Bedeutung für die folgende Meristembildung, sondern scheinen überhaupt entscheidend für das Zustandekommen des Regenerationsprozesses zu sein, was ich noch durch einige experimentelle Beweise darlegen zu können hoffe.

Endlich zu Anfang des dritten Tages beginnen die zwischen Perikambium und den Gefäßzellen-Initialen liegenden sehr plasmareichen Pleromzellen ebenfalls zu lebhafterer Teilungstätigkeit überzugehen. Im Anschluß nämlich an die geschilderten Teilungen des Perikambiums einerseits und der Gefäßzellen-Initialen andererseits entstehen in diesen schmalen, länglichen Zellen eine Reihe neuer Wände, wodurch das bisherige Bild plötzlich geändert wird.

Während die im Laufe des zweiten Tages beobachteten Teilungen keine wesentliche Änderung des Gesamtbildes hervorriefen, erhält durch den zuletzt erwähnten Vorgang dasselbe ein vollkommen anderes Aussehen. Durch die vielen Teilungen auf einer Linie im äußeren Plerom, zu welchen noch als Fortsetzung solche im inneren Plerom hinzukommen, entsteht ein Zug meristematischer Zellen quer durch den Stumpf der dekapitierten Wurzel, der schon oberflächlich an dem dichter gelagerten Plasma erkennbar ist. Diese meristematische Zone setzt sich direkt an die durch die Bogenteilungen des Perikambiums gebildeten Zellen an, und zwar derart, daß die neu entstehenden Wände, da sie gegen die Mittelachse geneigt sind, dieselbe Richtung wie die Bogenwände haben (Fig. 1*b* bei *d*, Taf. I). Hierdurch wird eine bogige Anordnung der neuen Zellreihen erreicht, und somit der erste Schritt zur Bildung des neuen Vegetationspunktes getan. Bemerkt sei noch, daß schon Prantl¹⁾ die „bogige Anordnung“ der Zellreihen des neuen Scheitels auf Schrägstellung der neu angelegten Wände zurückführte, doch waren ihm, wie schon hervorgehoben, die maßgebenden Vorgänge im Perikambium unbekannt.

1) l. c., p. 552.

Alle außerhalb dieses neuen Meristems, sowie der neuen Epidermis liegenden Zellen bilden nur eine provisorische Wurzelhaube, werden also bald abgestoßen.

Dies Stadium, welches sich meist nach 60 Stunden dem Beobachter darbietet, ist gleichzeitig das letzte vor Zustandekommen der Regeneration. Denn die weiteren Differenzierungen, welche zur Bildung der Initialen der verschiedenen Gewebearten führen, erfolgen so schnell, daß sie im einzelnen nicht leicht erkennbar sind. Bereits am Ende des dritten Tages unterscheidet sich die Wurzel kaum von einer nicht dekapitiert gewesenen; höchstens vielleicht durch die Wurzelhaube (die provisorische ist inzwischen abgeworfen), welche noch etwas kleiner, als im normalen Zustand ist.

Wir sahen also im vorhergehenden, um dies nochmals kurz zu rekapitulieren, einen Regenerationsvorgang, bei dem, ohne dazwischentretende Callusbildung, die neue Wurzelspitze direkt aus den Geweben des Pleroms gebildet wurde. Ich nenne sie im Gegensatz zu einer später zu schildernden Modifikation die direkte Regeneration.

Obige Schilderung bezieht sich in erster Linie auf die Vorgänge in den Wurzeln von *Zea Mays*, sowie auf die übrigen angeführten Monokotylen. Ähnlich übersichtlich verhält sich die Sachlage bei *Helianthus*. Weniger übersichtlich gestaltet sich dagegen dieser Prozeß bei den Leguminosen (*Vicia Faba*, *Pisum* usw.) und den Cucurbitaceen infolge der nicht scharfen Abgrenzung der Gewebepartien am Scheitel. Bei letzteren sind deshalb die einzelnen Regenerationsstadien weniger gut zu erkennen. Jedenfalls wird auch hier stets der Vorgang von den oben charakterisierten Teilungen im Perikambium eingeleitet, und ist, da schon die den Zentralzylinder durchquerende meristematische Zone den früheren Zustand herstellt, die Regeneration meist 12 Stunden früher wie bei *Zea*, also nach $2\frac{1}{2}$ Tagen, vollendet. Auch ist die provisorische Wurzelhaube hier bei weitem mächtiger und wird nicht wie bei *Zea* usw. nach Bildung des neuen Meristems ganz abgestoßen, sondern geht direkt in die normale über.

Von den Zwiebelgewächsen wurden die in Wasser kultivierten Wurzeln von *Allium Cepa* untersucht. Diese ergaben ebenfalls eine vollkommene Regeneration, die sich in der Art ihres Verlaufes eng an *Zea* anschließt. Es ist hier jedoch zu bemerken, daß die Wurzeln von *Allium* nur bei sehr geringer Dekapitation imstande

sind zu regenerieren. Auch sind dieselben sehr empfindlich, und geht daher stets ein Teil derselben infolge der Verwundung zugrunde, im Gegensatz zu den Wurzeln der anderen besprochenen Keimpflanzen, welche sehr widerstandsfähig sind.

Schließlich boten unter den Monokotylen noch die Luftwurzeln einer Reihe Araceen gute Studienobjekte, unter ihnen besonders diejenigen von *Philodendron Dayanum* und *Anthurium Andreanum*. Infolge ihres für Luftwurzeln immerhin schnellen Wachstums (sie regenerierten meist in vier Tagen) und ihrer Widerstandsfähigkeit waren sie besonders gut zu einer Anzahl der später zu besprechenden Versuche geeignet.

Endlich ist noch zu erwähnen, daß an Keimwurzeln von *Pinus Pinea* ebenfalls Regeneration beobachtet wurde, doch nur dann, wenn außer dem Meristem sehr wenig hinweggenommen wurde. Die Art der Regeneration ist relativ einfach und schließt sich eng an die der Leguminosen an. Es bildet sich nach den typischen Teilungen im Perikambium quer durch den Zentralzylinder eine meristematische Zone, aus der ein neuer Vegetationspunkt hervorgeht. Allerdings verstreichen dann noch einige Tage, ehe die Wurzelhaube in ihrem ganzen Umfang wieder ersetzt ist.

Leider war es auch mir, wie früher schon Prantl¹⁾, nicht möglich, eine Regeneration der Wurzeln von Gefäßkryptogamen mit dreiseitiger Scheitelzelle zu erzielen. Ebensowenig konnte eine solche der Wurzeln von *Pistia*, *Lemna*, *Trianca* usw., welche die bekannten lockeren Hauben besitzen, beobachtet werden. Ich muß es dahingestellt sein lassen, ob das Ausbleiben der Regeneration von der mangelnden Widerstandsfähigkeit der Wurzeln oder wirklich von dem Nichtvorhandensein der Regenerationsfähigkeit abhing.

2. Partielle Regeneration.

Während im vorhergehenden eine direkte Regeneration beschrieben wurde, treffen wir in etwas weiterer Entfernung vom Scheitel eine zweite Art des Ersatzes, bei der es zwar ebenfalls noch zur vollkommenen Restituierung der Spitze kommt, aber nur unter Beteiligung der Perikambialzone und des angrenzenden Fibrovasalkörpers. Im Gegensatz zur direkten Regeneration, die zwar auch im Perikambium ihren Anfang nimmt, später jedoch unter Beteiligung aller Gewebe des Zentralzylinders verläuft, bezeichne

1) l. c., p. 559.

ich diese nur aus einem Teil der Wundfläche resultierende Regenerationsart als partielle. Diese dürfte identisch mit der von Prantl¹⁾ prokambial genannten sein, da er bei derselben als Ausgangspunkt der Gewebebildung ebenfalls den Fibrovasalkörper bezeichnet. Ebenso beruht das von ihm angegebene Auftreten von zwei Vegetationspunkten, wie ich unten schildern werde, auf partieller Regeneration. Übrigens sind in den Untersuchungen Prantls die Vorgänge nicht näher beschrieben.

Man erhält diese Art der Regeneration, wenn man an Wurzeln z. B. von *Zea* die Spitze (incl. Haube) ungefähr $\frac{3}{4}$ —1 mm weit abträgt. Es streckt sich in diesem Falle die Wurzel viel weniger in die Länge, wie bei der direkten Regeneration und hört später damit ganz auf. Auch zeigen hier die Wurzeln jene von Sachs²⁾ beschriebenen Nutationen, die Prantl für seine prokambiale Regeneration ebenfalls angibt. Charakterisiert ist sie am zweiten Tage durch eine ringwallförmige Bildung, die sich dort aus der Wundfläche erhebt, wo die äußeren Partien des Fibrovasalkörpers liegen. Bedingt ist diese Art der Regeneration stets, wie dies Prantl³⁾ bereits mutmaßte, durch das Erlöschen der Bildungsfähigkeit der inneren Partien des Zentralzylinders.

Die bei der partiellen Regeneration sich abspielenden anatomischen Vorgänge sind ungefähr folgende. Wie die direkte Regeneration, so beginnt auch die partielle im Laufe des zweiten Tages mit der Bildung einer neuen Epidermis, die aber in anderer Weise vor sich geht. Es strecken sich nämlich nicht alle Rindenzellstränge annähernd gleichmäßig in die Länge, sondern die Epidermis sowohl, wie die äußeren drei bis vier Zellstränge bleiben in diesem Falle stark im Wachstum zurück (Fig. 2, Taf. I). Hierdurch entsteht eine weit auseinandergezogene Wundfläche in der Rinde, die hauptsächlich von den Längswänden der Rindenzellen begrenzt wird. Die Rindenzellen bilden nach reichlichen Querteilungen und Verdickung der äußeren Zellwand die neue Epidermis. Der Unterschied zwischen dieser Epidermis und derjenigen der direkten Regenerationsart liegt auf der Hand. Während bei letzterer nur die Querwände die neuen Außenwände abgeben, sind es bei der partiellen Regeneration neben den Querwänden auch die Längswände, wodurch diese neue Epidermis ein unregelmäßiges treppenartiges

1) l. c., p. 554.

2) l. c., p. 434.

3) l. c., p. 555.

Aussehen erhält (Fig. 2, Taf. I). Erst allmählich wird durch die Teilungstätigkeit der inneren Rinde die Epidermis auch hier nach außen gedrängt, doch behält sie stets ihre unregelmäßige Form.

Fast gleichzeitig beginnen auch die Längsteilungen im Perikambium aufzutreten, zu denen sich hier noch solche der inneren Rindenzellreihen gesellen, wie oben bereits angedeutet wurde. Wieder entstehen in der Perikambialzone, welche in diesem Falle gelegentlich mehrere Längsteilungen erfährt, die typischen Bogenteilungen, unter deren, fast möchte ich sagen, dirigierendem Einfluß die Zellen des äußeren Zentralzylinders ihre Teilungen wieder aufnehmen. Bis zu welcher Entfernung vom Perikambium diese Teilungen im Innern des Pleroms auftreten, hängt von der Lage des Schnittes ab. Es können die in der Anlage vorhandenen Gefäßstränge noch von ihnen ergriffen werden, und bildet dann dieser Modus ein Übergangsstadium zur direkten Regeneration. Zumeist liegen diese Gefäßanlagen aber schon außerhalb dieser Ringwallbildung und gehen nach Streckung und teilweiser Hypertrophie gleich den Zellen des inneren Pleroms in ein Dauergewebe über¹⁾.

Diese verschiedene Reaktionsfähigkeit der Gefäßstränge hängt natürlich davon ab, wo der betreffende Schnitt geführt wurde. Je weiter er vom Vegetationspunkt entfernt war, desto mehr nimmt die Regenerationsfähigkeit der Gefäßstränge ab, und wir stehen zuletzt vor dem Fall, wo eben nur jene dem Perikambium benachbarten vier bis fünf Pleromreihen zur meristematischen Tätigkeit zurückkehren, wie dies die Fig. 2 u. 3a, Taf. I darstellen.

Wie verläuft nun in der Folge die weitere Ausgestaltung dieses oben geschilderten Ringwalles? — Hier wollen wir erst den einfachsten Fall, den, wo gerade das innere Plerom seine Tätigkeit eingestellt hat, ins Auge fassen. Naturgemäß wächst dieser Ringwall durch Quer- und Längsteilungen der beteiligten Zellzüge an Höhe und Breite. Da die aktionsfähigen Zellen fast ausschließlich auf der Innenseite des Perikambiums liegen, nimmt auch, wie leicht ersichtlich, die Breite des Ringwalles in der Hauptsache nach Innen zu. Hierdurch wird natürlich auf Schließung der Lücke hingearbeitet, die durch Sistierung der Teilungstätigkeit der Zellen des inneren Zentralzylinders entstand, und dieser Effekt in der Tat auch bald, meist schon am dritten Tage, erreicht. Der so ent-

1) Diesen extremen Fall veranschaulicht Fig. 2, Taf. I. Die auf der Innenseite des Ringwalles gelegenen Zellen bei *i* haben bereits ihre Teilungen eingestellt und beginnen zu hypertrophieren.

standene Vegetationspunkt unterscheidet sich kaum von dem durch direkte Regeneration gebildeten. Die erwähnte Lücke wird derart von den benachbarten Geweben geschlossen, daß später im fertigen Wurzelzylinder an der betreffenden Stelle nur eine geringe Andeutung von dem stattgehabten Vorgang vorhanden ist. Wie sehr übrigens eine vollkommene Schließung derartiger Lücken durch den Regenerationsverlauf erzielt wird, soll später noch experimentell bewiesen werden.

Gehen wir jetzt zu jenem Modus der partiellen Regeneration über, bei dem auch die Gefäßanlagen ihre Teilungstätigkeit eingestellt haben, so tritt uns hier ein Ringwall entgegen, an dessen Bildung außer dem Perikambium nur ein geringer Teil des Zentralzylinders beteiligt ist (Fig. 2 u. 3*b*, Taf. I). Auch die Endodermis pflegt in den meisten Fällen aktiv in diesen Prozeß einzugreifen. In der Folge kann nun die Tätigkeit dieses Ringwalles denselben Effekt wie oben haben, d. h. es wird auch hier die vorhandene, durch Aussetzen der Teilungstätigkeit des mittleren Pleroms entstandene Lücke geschlossen. Andererseits können sich, und das ist wohl der interessanteste Vorgang, durch die verschieden starke Aktivität der am Ringwall beteiligten Zellstränge einige Zentren stärksten Wachstums auf demselben bilden. Indem diese nun allmählich die Oberhand gewinnen, kommt es zur Bildung von mehreren, meist zwei Vegetationspunkten. Diese letzteren ergeben in der Folge entweder wirklich getrennte Wurzelspitzen, oder können auch, jedoch nur im Anfangsstadium, wieder verschmelzen. Übrigens scheint die Wurzel stets auf eine derartige Verschmelzung dieser Anlagen hinzuwirken, eine Tatsache, die später noch eingehender experimentell dargelegt werden soll.

Natürlich muß jene zuletzt geschilderte Bildung von mehreren Vegetationspunkten als Grenze der Regenerationsmöglichkeit angesehen werden, da sie bereits durch das Zurückbleiben der Bildungstätigkeit einiger Stellen jenes Ringwalles bedingt ist. So ist denn auch bei weiterem Abtragen von Querschnitten, d. h. bei Entfernung von mehr als 1 mm von der Spitze, keine echte Regeneration mehr möglich. Dagegen findet, wie bereits Prantl¹⁾ feststellte, durch Neubildung von Nebenwurzeln ein Ersatz der Hauptwurzel statt, der unter Umständen ein ähnliches Endbild liefern kann, wie die Regeneration.

1) l. c., p. 555.

3. Reproduktion.

In diesem Falle streckt sich die Wurzel nur noch am ersten Tage und zwar um 3—5 cm, je nachdem mehr oder weniger von der wachstumsfähigen Zone hinweggenommen wurde. Es kommt aber in der Folge nicht, wie Prantl¹⁾ angibt, zu einer Callusbildung des Rindengewebes. Vielmehr wölben sich aus rein mechanischen Gründen, nämlich durch die etwas stärkere Streckungstätigkeit der Rinde und des Perikambiums gegenüber dem Zentralzylinder, diese beiden Schichten über letzteren bis fast zur Schließung der Wundfläche.

Aus den an die Wundfläche grenzenden Teilen des Perikambiums brechen nun sehr schnell — in wenigen Tagen — Nebenwurzeln hervor. Dieselben erscheinen nicht nur, wie Prantl angibt, an der Längsoberfläche der Wurzel, sondern mindestens ebenso häufig an der Wundfläche infolge der geschilderten Umwölbung des Perikambiums. Eilt eine von diesen Wurzeln besonders stark in der Entwicklung voran, so erhalten wir den schon oben erwähnten, fast vollkommenen Ersatz der Hauptwurzel. Sonst kann auch ein Büschel von mehreren Wurzeln an der Schnittfläche hervorbrechen und dann äußerlich dem Bild der partiellen Regeneration mit mehreren Vegetationspunkten ähneln. Natürlich sind derartige Vorkommnisse anatomisch stets durch den Ansatz der betreffenden Wurzel an die Hauptwurzel klar zu unterscheiden.

Nimmt man endlich, dies möge hier nur kurz angedeutet sein, noch mehr, d. h. über 2—3 mm von der Spitze hinweg, so findet keine Überwallung des Stumpfes mehr statt. Je nach der Entfernung des Schnittes vom Scheitel und des hierdurch bedingten Zustandes der Nebenwurzelanlagen kann durch korrelative Beeinflussung dieser ein mehr oder weniger vollkommener Ersatz der Hauptwurzel erfolgen²⁾. Wie sich dies jedoch im einzelnen verhält, liegt außerhalb des Rahmens dieser Studien, und ist also an dieser Stelle nicht zu diskutieren.

4. Experimentelles.

Bei den oben beschriebenen Regenerationsvorgängen war es möglich, auf Grund der durch die mikroskopische Untersuchung festgestellten Tatsachen auf den Grad der Beteiligung der einzelnen

1) l. c., p. 555.

2) Vergl. auch Pfeffer, Physiologie Bd. II, 1901, p. 207.

Gewebe zu schließen. Es ergab sich dort das Resultat, daß jedwede Neubildung der Wurzelspitze selbst dort, wo noch alle Gewebe des Zentralzylinders an ihr mitarbeiten, von dem Perikambium aus resp. direkt unter dem Einfluß der in ihm auftretenden Teilungen vor sich geht.

Dem gegenüber könnte man nun einwenden, daß lediglich aus dem anatomischen Bilde die überwiegende Notwendigkeit gerade dieser Gewebeschicht nicht gefolgert werden könne. Ferner sind die einzelnen Phasen des Regenerationsverlaufes zu sehr ineinander geschachtelt, und es ist daher ohne weiteres nicht möglich, zu entscheiden, was das Primäre oder Sekundäre dieses Vorganges sei.

Es kam also darauf an, experimentell festzustellen, ob die regeneratorische Fähigkeit des jugendlichen Pleroms, die ja, wie die Tatsachen der direkten Regeneration zeigen, vorhanden ist, beim Fehlen des Perikambiums von der Pflanze nicht ausgenutzt werden kann. Bei Bejahung dieser Frage war auch gleichzeitig erwiesen, daß die Anwesenheit des Perikambiums für die Auslösung des Regenerationsprozesses unbedingt erforderlich ist.

Gleichzeitig wurde noch untersucht, welchen Einfluß das Fehlen der nicht direkt notwendigen Gewebearten auf den normalen Verlauf der Regeneration ausübt. — Ich nehme diese letzteren Versuche vorweg.

Zu diesem Zwecke wurden zuerst an dekapitierten Wurzeln von *Zea* und *Vicia Faba* mit feiner Nadel resp. feinem Skalpell Gewebepartien an der Schnittfläche verletzt oder entfernt, und die so behandelten Objekte in Sägespänen weiter kultiviert. Hierbei ergaben sich folgende Tatsachen.

Zerstörte man in der angegebenen Weise das Plerom, welches sich auf der Schnittfläche scharf abhebt, ohne das Perikambium zu verletzen — es ist dies naturgemäß nur durch Stehenlassen der äußeren Schichten des Pleroms möglich —, so streckt sich die Wurzel, jedoch verlangsamt, weiter. Am zweiten Tage beginnt, wie bei der partiellen Regeneration, die Bildung eines Ringwalles, der sich, wie früher geschildert, weiter entwickelt und zum Ersatz der Spitze führt.

Ein besonders gutes Objekt für diese Operationen sind wegen ihrer Dicke die schon angeführten Luftwurzeln einiger Araceen, besonders diejenigen von *Anthurium Andreanum* und *Philodendron Dayanum*. Hier war es möglich, mittels scharf abgebrochener, sehr dünnwandiger Glaskapillaren, welche beim Einstoßen gedreht wurden,

größere oder kleinere Teile des Pleroms zu exstirpieren. Der Erfolg war derselbe, wie bei den Wurzeln der Keimpflanzen.

Partielle Verletzung des Perikambiums führt zur Anlage einzelner Vegetationspunkte; ein Vorgang, der große Ähnlichkeit mit dem gleichen Fall der partiellen Regeneration hat. Er veranlaßte mich hauptsächlich, dieses Auftreten mehrerer Vegetationspunkte auf die Sistierung des Wachstums einiger Stellen der Perikambialzone, also auf Kontinuitätsstörung — hier durch Erlöschen ihrer Regenerationsfähigkeit bedingt — zurückzuführen. Die eingehendere anatomische Untersuchung bestätigte, wie schon gesagt, diese Annahme.

Bevor ich zur weiteren Besprechung der Operationen übergehe, welche zur Lösung der Frage nach der Gewebeteilung angestellt wurden, möchte ich noch einmal auf eine Tatsache der partiellen Regeneration zurückkommen. Diese konnte bei der Behandlung der anatomischen Details nur kurz gestreift werden, weil es zu ihrer Klärung einiger experimenteller Eingriffe bedurfte. Es handelt sich um die Erscheinung, daß trotz der nur partiellen Tätigkeit des Pleroms und sogar gelegentlicher Bildung getrennter Wachstumszentren im Ringwall eine einheitliche Wurzelspitze gebildet wird.

Zu der Interpretation dieser Tatsache konnte jedoch erst geschritten werden, sobald entweder festgestellt war, ob, wie infolge der mikroskopischen Befunde angenommen wurde, die Kontinuität der Wundfläche wirklich dauernd unterbrochen wird oder aber, was experimentell feststellbar ist, ob sich, wenn künstlich eine dauernde Unterbrechung der Kontinuität geschaffen wird, auch dann dieselben Tatsachen wie bei der partiellen Regeneration ergeben würden.

Ich bemühte mich also, die Wiederherstellung der Kontinuität der Wundfläche künstlich zu verhindern, was leicht auf folgende Weise erreicht wurde. In das freiliegende Plerom der dekapitierten Wurzeln wurde ein wenige mm langer Glasfaden gestoßen, so daß er aus der Schnittfläche noch 1 mm weit hervorragte. Oft wurden bei diesem Experiment Teile der Perikambialzone mit verletzt, so daß auch hier eine dauernde Unterbrechung stattfand. Wieder ging in diesem Fall die Ringwallbildung vor sich, wölbte sich über die Glasspitze empor, schloß sich über ihr zusammen und schließlich war spätestens nach vier Tagen in fast allen Fällen eine einheitliche Wurzelspitze gebildet. Der Glasfaden lag im Innern des Zentralzylinders eingebettet.

Es hatten sich also trotz der Hindernisse die getrennt regenerierenden Gewebepartien vereinigt und so eine Bestätigung unserer obigen Voraussetzung erbracht.

Soweit die Tatsachen über dies eigenartige Zusammenwachsen, das übrigens auch Lopriore¹⁾ bei künstlich zusammengebogenen, vordem gespaltenen Wurzelspitzen beobachtet hatte. Wie ist nun dieser Vorgang zu interpretieren? Meines Erachtens beruht derselbe auf der Eigenschaft des Perikambiums, nach Freilegung stärker auszuwachsen als die benachbarten, ebenfalls sehr streckungsfähigen Gewebepartien des äußeren Pleroms. Die hierdurch bewirkte Hemmung des Perikambiums auf der Innenseite (die Rinde kommt hier nicht in Betracht, da ihr Wachstum, wie ich schon sagte, nur ein passives ist) bewirkt natürlich eine Einwölbung nach Innen und hiermit sind auch die notwendigen Bedingungen gegeben. Alles übrige, wie das Ausfüllen der Hohlräume durch Zellwucherungen, Umwachsen der Hindernisse (Glasstäbchen) ist erklärlich und auch für andere Objekte bekannt.

Ich verlasse jetzt diese Betrachtung und wende mich wieder den Versuchen über die Beteiligung der verschiedenen Gewebe an der Regeneration zu. Wir sahen also, daß der Zentralzylinder kein für das Zustandekommen der Regeneration erforderliches Gewebe ist; wie verhält es sich nun mit der Rinde? — Auch diese ist von nebensächlicher Bedeutung, wie wir bereits bei der partiellen Regeneration sahen, wo eigentlich nur ihre inneren Schichten bei der Epidermisbildung beteiligt waren, während die äußeren mehr passiv mitwirkten. Experimentell läßt sich die Frage durch Abschälen der an die Schnittfläche grenzenden Partien der Rinde beweisen, was aber ziemlich mühsam ist. Ein besseres Resultat ergab folgende Versuchsanstellung, welche sich auch für die bereits genannten Operationen als praktischer erwies.

Spaltet man an Wurzeln zweiseitig gleichmäßige Rindenlappen hinweg, so wachsen dieselben, wie bereits Sachs²⁾ zeigte, bei vertikaler Stellung gerade weiter. Nun kann man noch weiter gehen und selbst das Perikambium zweiseitig entfernen. Man erhält dann eine kaum 1 mm starke Mittellamelle, die sich in einem dampfgesättigten Raum ebenfalls noch gut, ohne besondere Nutationen streckt und nach der Dekapitation in normaler Weise regeneriert. Auf derartig behandelten Wurzeln treten natürlich die einzelnen Gewebepartien scharf hervor, und es ist dann leicht, dieselben an der durch Dekapitation geschaffenen Schnittfläche nach Wunsch (event. unter dem Mikroskop) herauszupräparieren.

1) l. c., p. 235.

2) l. c., p. 436.

Trennt man nun von solchen Präparaten beiderseits die Rinde mit einem Skalpell ab — wohlgemerkt ohne das Perikambium zu verletzen, was das Belassen von ungefähr drei Rindenreihen an demselben erfordert — so regeneriert die Wurzelspitze ebenfalls vollkommen normal. (Die hierbei einsetzende, durch die Spaltung bedingte Flankenregeneration ist hier als nebensächlich zu übergehen; sie wird im nächsten Abschnitt eingehend erörtert.) Noch lange beobachtet man an der regenerierten Lamelle die beiden anhängenden Rindenlappen, die sich kaum gestreckt haben, da sie allein nicht wachstumsfähig sind, während die Spitze unverändert ihr Wachstum fortsetzt.

Natürlich gelingt auch auf derartig behandelten Lamellen besonders gut eine beliebig weitgehende Zerstörung des Pleroms. So beobachtete ich Fälle, wo nur noch vier an das Perikambium grenzende Zellreihen des Pleroms übrig waren (was unter dem Mikroskop festgestellt werden konnte), und doch eine Regeneration erfolgte; gewiß ein sprechendes Beispiel für die Bedeutung des Perikambiums. Nur kommt es seltener zur Verschmelzung der beiden Vegetationszentren, die hier ja völlig getrennt sind. Dies ist wohl nur dann der Fall, wenn sich die regenerierenden Spitzen infolge von Nutationen oder anderen Ursachen stark gegen einander pressen.

Nachdem sich im vorhergehenden das Vorhandensein des Pleroms wie der Rinde nicht als unbedingt erforderlich für das Zustandekommen des Regenerationsprozesses erwiesen hatte, mußte ein letzter Versuch, zur Klärung der Hauptfrage dieses Abschnitts, in der Beseitigung des Perikambiums bestehen. Hierbei mußte sich zeigen, ob in der Tat die Möglichkeit einer Regeneration an das Vorhandensein des Perikambiums gebunden sei, ob also das Plerom trotz sonstiger regenerativer Fähigkeit allein für sich keinen Ersatz zu leisten vermag.

Entfernt man mit großer Vorsicht das Perikambium, ohne zu viel von den benachbarten Gewebepartien zu verletzen (in jedem Fall gehen einige Reihen der Rinde und des Pleroms zugrunde), so tritt nie mehr eine Regeneration ein! Wohl erfuhr das so behandelte Plerom zuerst noch eine geringe Längsstreckung, doch war damit auch seine Teilungstätigkeit beendet und seine Gewebe gingen in den Dauerzustand über. Es entwickelte sich dann oft nach einigen Tagen, weiter oben an dem noch unverletzten Teil des Perikambiums, eine Seitenwurzelanlage, die, wie an anderer

Stelle bereits geschildert, die Hauptwurzel ersetzte, aber auch in späteren Stadien stets ihren Ursprung erkennen ließ.

Wir stehen also hier vor der sehr bedeutsamen Tatsache, daß die regeneratorsche Fähigkeit des Pleroms nur bei Anwesenheit des Perikambiums von der Wurzel verwertet werden kann.

B. Regeneration an gespaltenen Wurzeln.

Während im vorhergehenden die Regenerationen berücksichtigt wurden, welche beim Entfernen der ganzen Wurzelspitze eintraten, komme ich jetzt zur Besprechung des mehr oder weniger vollkommenen Ersatzes der durch Spaltung beseitigten einen Längshälfte der Wurzel. Diese seitliche Regeneration ist insofern von großer Bedeutung, da sie ein sehr klares Bild von der Tätigkeit der einzelnen Gewebearten in verschiedener Entfernung vom Scheitel gibt. Sie gestattet so eine Vervollständigung, sowie Prüfung unserer bei der Dekapitation gemachten Befunde. Auch diese seitliche Regeneration wurde bereits von Prantl¹⁾ studiert, doch liegen von diesem Autor nur Angaben über den unter Beteiligung aller Gewebe entstehenden Ersatz nahe der Spitze vor. Der basalwärts allmählich ausklingenden Bildungsfähigkeit der Gewebe und den dadurch geschaffenen Modifikationen des Ersatzes schenkte dieser Autor keine weitere Beachtung.

Diese Lücke sollte eine größere Arbeit Lopriores²⁾ ausfüllen, in welcher die Regeneration gespaltenener Wurzeln an den Vertretern der Haupttypen eingehend geschildert wurde. Leider richtete dieser Autor sein Augenmerk in erster Linie auf jene bei weniger vollkommener Regeneration resultierenden Abnormitäten in der Anordnung der Gewebe. Dagegen schenkte er gerade den Anfangsstadien des Regenerationsprozesses weniger Beachtung. Auch stellen seine schönen Abbildungen von *Zea Mays*, die er, wenn ich recht verstehe, teilweise als Stadien des fortschreitenden Regenerationsverlaufes auffaßt, bereits Endprodukte desselben dar. Dieselben hätten, was aus der vorgeschrittenen Differenzierung der Gewebe klar hervorgeht, nie einen vollkommenen Ersatz ergeben.

Im folgenden sollen nun die topographischen Eigentümlichkeiten der neugebildeten Gewebe, wie zB. die Umlagerung der Gefäße,

1) l. c., p. 556.

2) G. Lopriore, Über die Regeneration gespaltenener Wurzeln. Nova Acta d. Leopoldin. Academ. 1896, Bd. 66, p. 211.

die Lopriore¹⁾ beschreibt, außer Acht gelassen werden, da sie in keinem direkten Zusammenhang mit den prinzipiellen Fragen dieser Arbeit stehen. Das Schwergewicht liegt demnach auch hier wieder — dies möchte ich nochmals betonen — auf der Klarlegung des Regenerationsvorganges, wie er durch die verschiedene Aktivität der Gewebe bedingt ist, sowie auf der Präzisierung der einzelnen Phasen des Regenerationsverlaufes.

Spaltet man Keimwurzeln von *Zea Mays* von der Spitze aus genau median ungefähr 1 cm weit, so wachsen, wie schon Sachs²⁾ feststellte, die Spalthälften allerdings unter starker Verzögerung, sowie häufigen Krümmungen weiter. Es ergeben sich dann in geringer Entfernung vom Vegetationspunkt an der Schnittfläche zwei Arten der Regeneration, eine vollkommene und eine unvollkommene. Dagegen findet in größerer Entfernung von demselben nur eine oberflächliche Vernarbung der Wundfläche statt.

Betrachten wir zunächst die vollkommene Regeneration. Sie findet naturgemäß vor allem in den rein meristematischen Teilen der Wurzelspitze statt. Sie beginnt mit tangentialen Teilungen, die parallel zur Schnittfläche auftreten und zwar gleichzeitig auf der ganzen Linie, so daß hier, wo noch keine Spur von Differenzierung vorhanden ist, nach Abstoßung der Zellreste in zwei bis drei Tagen die Regeneration vollendet ist.

Dann setzt diese Regenerationsart auch an dem Teil der Längsschnittfläche ein, der etwas oberhalb des Vegetationspunktes liegt, etwa dort, wo bei Dekapitation eine direkte Regeneration eintreten würde. Ebenfalls finden hier parallel zur Wundfläche Längsteilungen in den angrenzenden Zellen statt, und zwar im Plerom etwas stärker wie in der Rinde, so daß die Mitte des Wundrandes hervorgewölbt wird. Dadurch werden auch die freien Enden des Perikambiums und der Endodermis etwas nach Innen gezogen. Eine neue, allerdings etwas unregelmäßige Epidermis hat sich übrigens nach Abstoßung der Zellreste durch Verdickung der jeweiligen Außenwände der betreffenden Zellen des Wundrandes sehr schnell gebildet.

In der Folge beginnen Perikambium wie Endodermis eine lebhafte Teilungstätigkeit zu entwickeln; hierin schließen sich ihnen die Nachbarschichten beiderseits an. Die beiden erstgenannten

1) l. c., p. 222 f.

2) l. c., p. 434.

Schichten pflegen zuerst eine tangential, dann eine Reihe radialer Längsteilungen auszuführen. Doch konnte nicht festgestellt werden, ob die Teilungen des Perikambiums auch hier das Primäre dieses Prozesses seien, da sie zu plötzlich erfolgten. Durch diese Teilungsvorgänge, zu welchen noch völlig regellose Zellteilungen in den dicht an der Wundfläche gelegenen jugendlichen Gefäßzellen hinzukommen, entsteht ein unregelmäßiges Gewebe von z. T. hypertrophischen Zellen, deren Ursprung nicht mehr festzustellen ist. Dasselbe läßt bald Interzellularen zwischen sich erkennen und nimmt ganz den Charakter eines Rindengewebes an¹⁾.

Erst nach Ablauf des zweiten Tages bemerkt man deutlich zwischen den beiden einwärts gebogenen Enden des Perikambiums an der Grenze der hypertrophischen und normalen Zellen eine meristematische Zone auftreten. Aus ihr entstehen zuerst nach außen hin eine Reihe größerer weitlumiger Zellen, die ebenfalls zur Rinde übergehen, welche letztere dann in der Bildung einer Endodermis ihren Abschluß findet. Dann ersetzt dies Meristem den fehlenden Teil des Perikambiums und Pleroms. Endlich wird auch durch lebhaft Teilungen der an der Wundfläche gelegenen, alten Rindenzellen die gelegentlich dort etwas eingefaltete neue Epidermis ausgewölbt, so daß die fertig regenerierte Wurzel bis auf die meist etwas ovale Querschnittsform ganz normal erscheint.

So kann denn in der Nähe des Scheitels unter Mitarbeit sämtlicher Gewebearten ein vollkommener Ersatz der entfernten Wurzelhälfte geleistet werden; dagegen kommt es in größerer Entfernung von demselben nicht mehr zu einem solchen. In diesem Fall wölben sich die innere Rinde, das Perikambium, sowie die äußeren Schichten des Zentralzylinders mehr oder weniger hervor, je nach der Teilungstätigkeit der an der Wundfläche gelegenen Zellen dieser Gewebe. Naturgemäß beteiligen sich desto mehr Gewebe an diesem Prozesse, je näher die betreffende Stelle des Wundrandes dem Scheitel liegt. Andererseits bleibt dort, wo die Regenerationstätigkeit bereits zu erlöschen beginnt, diese Tätigkeit nur auf das Perikambium und die dasselbe umgebenden Zellstränge beschränkt, analog den bei der partiellen Spitzen-Regeneration ge-

1) Diese soeben geschilderten Vorgänge lassen sich auch an Fig. 4b, Taf. I, welche die unvollkommene Regeneration darstellt, verfolgen. Nur ist in diesem Fall die Rindenburg regelmäßiger, weshalb auch die neue Epidermis meist geradliniger verläuft. Die meristematische Zone würde sich bei x ansetzen.

fundenen Tatsachen. Teilungen gehen auch hier in dem der Wundfläche benachbarten inneren Zentralzylinder vor sich, doch sind dieselben nur imstande, ein neues Rindengewebe mit Epidermis zu erzeugen, dagegen nicht eine neue Endodermis und ein neues Perikambium (Fig. 4b, Taf. I). Es tritt demnach keine Verbindung der freien Enden dieser letzteren ein, und somit kommt eine völlige Ergänzung des Zentralzylinders nicht zustande. Wir erhalten dann Bilder, wie sie Lopriore¹⁾ auf seinen Tafeln gibt, wobei nicht zu vergessen ist, daß diese ausschließlich Endprodukte des Regenerationsprozesses darstellen, was der Autor übersehen zu haben scheint.

Endlich findet in noch größerer Entfernung vom Vegetationspunkt, also in den Partien, die zur Zeit des Schnittes über 1 mm von der Spitze entfernt waren, nur eine oberflächliche Verkorkung der an der Schnittfläche gelegenen Zellen statt, ohne jegliche regenerationsfähige Tätigkeit²⁾.

Es liegen demnach am vierten Tage nach der Spaltung an der Längsschnittfläche alle Arten der Regeneration von der vollständigen bis zu den verschiedenen Modifikationen der zuletzt geschilderten unvollständigen vor, und zwar auf eine größere Strecke verteilt. Regenerationsfähig war natürlich die ganze zur Zeit des Schnittes 1 mm lange Spitze analog wie bei der Dekapitation (man kann dies durch Tuschmarken feststellen). Im Verlaufe des weiteren Wachstums wurde diese Strecke stark auseinander gezogen und so kam es, daß Partien, die zuerst noch teilungsfähig waren, später schon an ganz altes Gewebe grenzen, was bereits Prantl³⁾ hervorhob. So ist es zu verstehen, daß jene oberen Teile, die normalerweise ebenfalls noch eine vollständige Regeneration ergeben hätten, durch die Beeinflussung der bereits differenzierten benachbarten Gewebe, diesen Prozeß nur noch unvollständig zustande bringen konnten⁴⁾.

Schließlich haben auch die Befunde der Regeneration an gespaltenen Wurzeln die Tatsachen bestätigt, welche bei derjenigen des ganzen Vegetationspunktes ermittelt wurden. Das Mark ist hier ebenfalls das Gewebe, welches am schnellsten seine Regenerationsfähigkeit verliert; ihm schließen sich allmählich die äußeren Teile der Rinde und der innere Fibrovasalkörper an. Dieser Mangel

1) l. c., Taf. 1, Fig. 2, und Taf. 2, Fig. 1.

2) Vergl. Lopriore, l. c., Taf. 1, Fig. 1.

3) l. c., p. 557.

4) Vergl. auch Pfeffer, Physiologie, Bd. II (1901), p. 209.

kann jedoch nicht wie bei der Spitzenregeneration durch vermehrte Tätigkeit des Perikambiums und der peripheren Teile des Zentralzylinders ausgeglichen werden, sondern es leisten diese Gewebe nur einen unvollständigen Ersatz des fehlenden.

Überhaupt erscheint ein zu eingehender Vergleich zwischen beiden Regenerationsarten nicht angebracht, da die Endprodukte, ihrem Ursprung entsprechend, verschiedener Natur sind. Im letzten Falle handelt es sich hauptsächlich um den Ersatz von Dauerewebe — abgesehen vom fehlenden Teile des Vegetationspunktes —, der in wechselnder Vollkommenheit geleistet werden kann, im übrigen aber für die weitere Existenz des Organes nicht unbedingt erforderlich ist. Dagegen läuft es bei der Spitzenregeneration nur auf die Möglichkeit oder Nichtmöglichkeit der Wiederherstellung des Vegetationspunktes hinaus, von der das weitere Wachstum des betreffenden Organs abhängt.

Zum Schluß will ich noch erwähnen, daß auch die übrigen Versuchspflanzen dasselbe Resultat wie *Zea Mays* ergaben. Es wurden außer den Keimpflanzen von *Vicia Faba* noch die Luftwurzeln der angeführten Araccen sowie ein *Pandanus* untersucht. Bei *Allium cepa* konnte ich nur in wenigen Fällen eine Regeneration beobachten, da der Vegetationspunkt der Mehrzahl der zarten Wurzeln nach der Operation zugrunde ging.

II. Physiologischer Teil.

A. Beeinflussung der Regeneration durch äußere Faktoren.

Bei den bisher geschilderten Regenerationsprozessen befanden sich die betreffenden Pflanzen unter den optimalen Wachstumsbedingungen, was Temperatur, Kulturmedium usw. anbetraf. Zwar wurde schon dort gelegentlich hervorgehoben, daß in Wasser, feuchter Luft oder Sägespänen der Prozeß gleich gut verlaufe, jedoch blieben andere äußere Einflüsse bisher unberücksichtigt.

In der Folge erschien es aber wünschenswert, einmal systematisch festzustellen, wie sich der Regenerationsverlauf unter verschiedenen Außenbedingungen verhielte; und ob vor allem durch dieselben eine Verzögerung resp. völliges Aussetzen erzielt würde. So wurde nacheinander der Einfluß der Lage, Temperatur und der künstlichen Hemmung einer eingehenden Untersuchung unterzogen.

1. Einfluß der Schwerkraft.

Allgemeine Erwägungen ließen es geboten erscheinen, kurz den Einfluß der Schwerkraft auf das Zustandekommen der Regeneration zu ermitteln. Denn einmal spielen die barymorphotischen Reizwirkungen bei der Ausgestaltung des pflanzlichen Organismus so vielfach eine Rolle, daß auch die Ausbildung des Regenerates möglicherweise von diesen beeinflußt sein könnte. Andererseits war es auch denkbar, daß veränderte Einwirkung der Schwerkraft hemmend auf den Regulationsverlauf einwirken würde. — Gehen wir jetzt zu den Versuchen über.

Wurden dekapitierte Keimpflanzen von *Vicia* und *Zea* auf einem Klinostaten in horizontaler Lage gedreht, so daß also die Schwerkraft senkrecht zur Wurzel gerichtet war, so ging die Regeneration normal in drei Tagen vor sich. Es war ein solches Resultat zu erwarten, da auch die normale Wachstumstätigkeit unter diesen Bedingungen keiner Veränderung unterliegt¹⁾.

Andere Ergebnisse waren bei der Inversstellung möglich. Hier konnte einmal, ähnlich den von einigen Autoren¹⁾ für das Längenwachstum gemachten Erfahrungen, eine merkliche Verzögerung des Prozesses eintreten. Dann aber lag auch unseren obigen Erwägungen entsprechend die Vermutung nahe, daß durch sie ein wesentlich verändernder Einfluß auf die Ausgestaltung des Regenerates ausgeübt werde.

Die größte Schwierigkeit der diesbezüglichen Untersuchung lag darin, die Pflanzen derart zu kultivieren, daß sie wohl in inverser Richtung gehalten, dabei aber keinen wachstumhemmenden Nebenumständen ausgesetzt wurden. Dies erreichte ich am besten auf folgende Weise. Die dekapitierten Wurzeln wurden von unten in dünne Glasröhren gesteckt, die an einem Gestell befestigt waren, welches seinerseits wieder in einen weiten, feuchtgehaltenen Glaszylinder gestellt wurde. Die betr. Glasröhren wurden so eng genommen, daß sie den Wurzeln in den späteren Stadien der Regeneration keinen Raum zum Umkrümmen boten. Andererseits durften sie aber auch nicht zu eng sein, damit die wachsenden Wurzeln keiner stärkeren Reibung ausgesetzt waren. Die Grundbedingung für die zu verwendenden Wurzeln war somit eine möglichst gleichmäßige Dicke in allen Zonen, wie sie die Wurzeln von *Zea Mays*

1) Vergl. Pfeffer, l. c., Bd. II, p. 126.

aufweisen. Dagegen waren die Wurzeln von *Vicia Faba*, *Lupinus* usw., die nach der Basis hin an Umfang zunehmen und in einer zylindrischen Glasröhre der dünnen Spitze genügend Raum zum Umkrümmen lassen, für diesen Versuch nicht brauchbar.

Das Resultat dieser Versuche, die in großer Anzahl angestellt wurden, bestand darin, daß die invers gestellten Wurzeln von *Zea* meist normal in drei Tagen regenerierten und nur selten eine geringe Verzögerung der Regulation von 12 Stunden aufwiesen. Auch Luftwurzeln des schon genannten *Philodendron Dayanum* regenerierten in Glasröhren, in welche sie einfach von unten eingeführt wurden, ungefähr in derselben Zeit wie vertikal wachsende.

Was die Gestaltung des Regenerates bei *Zea* anbetrifft, so möge hier noch bemerkt werden, daß der Vegetationspunkt vollkommen normal war. Die Wurzelhaube dagegen wies nicht die bekannte kegelförmige Gestalt auf, sondern bestand nur aus 3—4 Reihen abgeplatteter Zellen, die der Spitze wie eine Kappe aufsaßen. Leider war es nicht möglich, die Entwicklung dieser Haube in der Inversstellung weiter zu beobachten, da die meisten Wurzeln in dieser Lage nach vier Tagen abstarben. Zurückgebracht in die Vertikalstellung nahmen diese Hauben in einem Tage wieder ihre normale Gestalt an.

2. Einfluß der Temperatur.

Es ist selbstverständlich, daß die Temperatur von großer Wichtigkeit für den mehr oder minder schnellen Verlauf der Regeneration ist. Bereits Lopriore¹⁾ gab an, daß die Luftwurzeln im wärmeren Kulturhause schneller regenerierten als im kalten, daß also optimale Wachstumsbedingungen auch für die Regeneration die günstigsten seien.

So fand auch ich, daß Wurzeln von *Zea* und *Vicia* bei einer Temperatur von 14—16° C, bei welcher ich sie anfangs beobachtete, schlechter und unregelmäßiger regenerierten wie bei 22° C im Wärmezimmer. In letzterem wurden sie in der Folge stets kultiviert und es beziehen sich auf diese Temperatur, wenn nicht anderes bemerkt, alle früheren Angaben über die Regenerationsdauer. Diese betrug, wie schon gesagt, drei Tage bis zur vollständigen Restituierung des Vegetationspunktes und konnte auch durch höhere

1) l. c., p. 280.

Temperatur von zB. 32°C , welche bei *Zea* die optimale für das Wachstum ist, kaum abgekürzt werden. Selten waren in diesem Falle die betreffenden Wurzeln nach $2\frac{1}{2}$ Tagen vollkommen regeneriert. Es ist also hieraus zu ersehen, daß der Differenzierungsvorgang — selbst unter günstigsten Wachstumsbedingungen — ein gewisses Zeitminimum beansprucht, unter das er nicht herabgedrückt werden kann.

Andererseits ist es aber möglich, ohne ein Mißlingen der Regulation herbeizuführen, den Vorgang sehr in die Länge zu ziehen. So wurde zB. bei Keimpflanzen von *Lupinus*, die bei einer Temperatur von $+4^{\circ}\text{C}$. im Eisschrank gehalten wurden, erst nach 14 Tagen eine völlige Regeneration beobachtet. Dabei war das Längenwachstum der niedrigen Temperatur entsprechend langsam (3—4 mm pro Tag).

Aber nicht nur starke Verzögerung, sondern sogar vollständige Hemmung kann durch niedrigere Temperatur erreicht werden, ohne daß die betr. Pflanze ihre Regenerationsfähigkeit einzubüßen braucht. So regenerierten Keimpflanzen von *Zea*, die während zwei Tagen ebenfalls bei $+4^{\circ}\text{C}$. gehalten waren und hier eine vollständige Sistierung des Wachstums erfahren hatten, in die gewohnten Bedingungen zurückversetzt, normal in zwei Tagen. Bei einem andern Versuche, wo die Pflanzen drei Tage hindurch im Eisschrank verblieben, starben bei der Hälfte derselben nach dem Warmstellen die Spitzenteile der Wurzeln ab; alle intakt gebliebenen regenerierten wie vorher.

Ich möchte hier noch bemerken, daß die Regenerationsdauer von zwei Tagen nicht kürzer ist als in anderen Fällen, wo der ganze Vorgang drei Tage beansprucht. Denn der eigentliche Regenerationsprozeß dauert, wie bereits an anderer Stelle eingehend erörtert ist, auch nur zwei Tage, da der erste Tag von internen Vorgängen ausgefüllt wird. Dieselben bestehen vermutlich neben dem Wundshock aus jener Kette von Aktionen, deren Endziel die Auslösung der Regulation ist. Diese internen Vorgänge, sowie die Beseitigung des hemmenden Wundshocks können sich demnach auch während der Hemmung abspielen, sodaß nach deren Aufhebung sogleich die Regeneration beginnt.

Übrigens war, wie durch eine Reihe genauer mikroskopischer Untersuchungen festgestellt werden konnte, die Hemmung der Regeneration in diesem Fall eine vollkommene. Es waren nicht die geringsten auf eine Einleitung des Prozesses deutenden Zellteilungen zu bemerken.

3. Ätherwirkung.

In der Voraussetzung, durch Anwendung eines Anästhetikums eine teilweise oder völlige Hemmung des Regenerationsverlaufes herbeiführen zu können und hierdurch weitere Einblicke in das Wesen desselben — besonders seine Beziehungen zum Wachstum — zu gewinnen, stellte ich eine Reihe von Versuchen mit verschiedenen konzentrierten Ätherlösungen an. Durch diese hatte schon Townsend¹⁾ in höherer Konzentration starke Verzögerung des Längenwachstums bei Keimpflanzen erzielt²⁾.

Während die bei niederer Temperatur angestellten Versuche ergaben, daß Wachstum und Regeneration meist in gleicher Intensität nebeneinander herlaufen, lieferten die Versuche in Ätherlösungen andere Resultate.

Bevor ich auf die Versuche selbst eingehe, will ich kurz auf die Technik der Versuchsanstellung hinweisen. Von vornherein war es natürlich geboten, eine möglichst hohe Konzentration der Ätherlösung anzuwenden, um die gewünschten Hemmungen zu erzielen. Die Pflanzen wurden nicht im Dampfraum — wie bei Townsend — sondern in großen 2 l fassenden Wasserkulturgefäßen gehalten, welche mit der betr. Ätherlösung beschickt und von einer nicht zu großen Glocke überdeckt waren. Die relativ große Wassermenge verhinderte bei der unausbleiblichen Verdunstung des Äthers das zu starke Fallen des Konzentrationsgrades. Übrigens wurde z. T. die Mischung täglich erneuert, um diesen Fehler auszuschließen; doch zeigten Vergleiche, daß dies kaum notwendig war.

Was nun die Versuche anbetrifft, so will ich hier nur erwähnen, daß bei geringem Äthergehalt wie 0,1—0,2% die dekapitierten Keimwurzeln von *Zea* und *Vicia* normal in drei Tagen regenerierten, und zwar unter geringer Wachstumshemmung. Ebenso war durch vorübergehende — einstündige — Einwirkung der stärksten zulässigen Lösung von 1% kein Einfluß auf den Regenerationsverlauf

1) Annals of Botany, 1897, Bd. 11, p. 522.

2) Vor kurzem beobachtete Olufsen (Beih. z. Bot. Zentralbl. 1903, Bd. XV, p. 306) den Einfluß verschieden starker Ätherdosen auf die Wundperidermbildung an Kartoffelknollen. Er erhielt bei vorübergehender Einwirkung des Äthers (nach der Johannsenschen Methode) keine gesteigerte oder sogar eine weniger kräftige Peridermbildung, wie bei den nicht ätherisierten Kontrollknollen. Die Folgerung des Autors hieraus, daß der Wundreiz allgemein durch Anästhetika ausgeschaltet wird, ist jedoch, wie die folgenden Tatsachen der Regeneration in Ätherwasser zeigen, jedenfalls in dieser generellen Fassung nicht haltbar.

wahrzunehmen. Bei dauernder Einwirkung von höheren Konzentrationen machten sich dagegen unter starker Wachstumsabnahme in der Streckungszone starke Anschwellungen bemerkbar, und schließlich begannen, bei Anwendung noch höherer Konzentrationen, die Wurzeln von der Wundfläche an abzusterben. Dies geschah bei *Vicia*, die sehr empfindlich ist, schon bei einem Äthergehalt von 0,5⁰/₁₀, während Wurzeln von *Zea* erst bei 1⁰/₁₀ zugrunde gingen. Die Anschwellung der Streckungszone wird übrigens durch eine gleichmäßige Hypertrophie sämtlicher Gewebezellen — nicht durch Zellvermehrung — hervorgerufen. Die derartig hypertrophisch veränderten Zellen des Rindenparenchyms und der jugendlichen Gefäße enthalten ziemlich allgemein zwei Kerne von normalem Aussehen.

Als Beispiel für die eigenartigen Erfolge bei der Ätherbehandlung will ich mich im folgenden nur an den die Verhältnisse am klarsten zeigenden Fall bei Anwendung möglichst hoher Konzentration halten. Wurden nämlich dekapitierte Wurzeln von *Zea* in $\frac{3}{4}$ 0/10 Ätherwasser kultiviert, so war zuerst die tägliche Streckung eine geringe — höchstens 1 cm — und wurde dann später ganz sistiert. Dagegen regenerierten die Wurzeln meist in drei Tagen — selten mit Verzögerung von einem Tage — allerdings unter Bildung eines etwas unregelmäßigen Vegetationspunktes. Letzterer wuchs dann nicht weiter, sodaß die im Wachstum sehr geförderten zahlreichen Nebenwurzeln ihn bald überragten. Jedoch war dieser Vegetationspunkt völlig lebenskräftig, was die nach viertägigem Aufenthalt in Äthermischung in Wasser übertragenen Wurzeln bewiesen, da sie bald ihr Wachstum wieder aufnahmen.

Wir stehen also hier vor der eigenartigen Tatsache, daß zuerst trotz starker Retardierung des Wachstums die Regeneration in normaler Schnelligkeit verläuft, und daß dann trotz ausgebildeten Vegetationspunktes eine weitere Streckung nicht stattfindet. Jedenfalls ist es schwer, eine Erklärung zu finden für diese einseitige Wachstumshemmung der Hauptwurzel, während doch die Entwicklung der Nebenwurzeln besonders angeregt wird. Daß diese Hemmung der Hauptwurzel nicht durch irgendwelche von den Nebenwurzeln ausgelöste Korrelationen bedingt sein kann, geht aus den Ausführungen eines späteren Abschnittes hervor.

Häufig treten bei der Kultur in $\frac{3}{4}$ 0/10 Ätherwasser Fälle von partieller Regeneration mit mehreren Vegetationspunkten auf, die, in reinem Wasser weiterkultiviert, oft drei bis vier getrennte Spitzen

ergeben. Es ist dies wohl so zu erklären, daß einzelne Zellkomplexe des Ringwalles durch die schädigende Wirkung des Äthers abgetötet wurden und die getrennten Wachstumsherde später infolge der weiteren Hemmung nicht — wie sonst häufig — wieder zusammenwachsen konnten.

Die Regeneration längsgespaltener Wurzeln wurde nur in schwach konzentriertem Ätherwasser beobachtet, wo sie ebenfalls normal verlief. Dagegen trat sie in stärkerem von 0,5 % überhaupt nicht mehr ein.

4. Mechanische Hemmung.

Bereits gelegentlich der Besprechung des Einflusses der Temperatur auf den Verlauf der Regeneration hatte ich hervorgehoben, daß durch starke Erniedrigung derselben bei Keimwurzeln von *Zea Mays* eine vollständige Hemmung des Prozesses gleichzeitig mit einer solchen des Wachstums hervorgerufen werden könne. Hier war es aber nur möglich, die Hemmung bis höchstens zum dritten Tage auszudehnen, weil späterhin die so behandelten Wurzeln abstarben.

Da es aber aus theoretischen Gründen interessant erschien, festzustellen, wie lange Zeit die Gewebe nach der Verwundung regenerationsfähig bleiben, ohne in einen Dauerzustand überzugehen, so wurde die vielfach mit Erfolg benutzte Methode einer mechanischen Hemmung durch Eingipsen zu diesem Zwecke herangezogen.

Pfeffer¹⁾ hat bekanntlich festgestellt, daß Keimwurzeln lange Zeit hindurch im Gips ihre Lebensfähigkeit bewahren. Später fand auch Tittmann²⁾, daß bei *Populus*-Stecklingen das Kambium zwar durch Gipsverband gehindert wird, an der Schnittfläche Kallus zu produzieren, daß es aber diese Fähigkeit nicht einbüßt, sondern sofort nach Entfernung des Hemmnisses seine Tätigkeit beginnt. Selbst nach einer drei bis vier Wochen andauernden Hemmung blieb die Reproduktionsfähigkeit des Kambiums erhalten.

Auch bei meinen Versuchen gelang es, eine völlige Hemmung zu erzielen, ohne die Regenerationsfähigkeit der Gewebe zu beeinträchtigen, wie im folgenden gezeigt werden soll.

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Leipzig 1893, p. 351.

2) Tittmann, Physiol. Unters. üb. Kallusbildung. Jahrb. f. wiss. Bot., 1895, Bd. XXVII, p. 185.

Für die Versuche wurden Keimpflanzen mit ca. 3—5 cm langen Wurzeln benutzt, welche $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ mm weit dekapitiert und dann nach der von Pfeffer¹⁾ angegebenen Manier eingegipst waren. Sie wurden in einer Umhüllung von feuchten Sägespänen bei 19° C. im Wärmezimmer gehalten. Vom vierten Tage an wurden täglich je 6 Stück von ihrer Gipshülle befreit und bei gleicher Temperatur in Sägespänen weiterkultiviert.

Es ergab sich da das Resultat, daß bis zum sechsten Tage alle Pflanzen nach dem Herausnehmen aus ihrem Verbande normal regenerierten. Die Regenerationsdauer betrug auch hier nur zwei Tage. Dies läßt sich wie bei der Kältehemmung wieder dadurch erklären, daß die vorbereitenden internen Regulationsvorgänge usw., die sonst den ersten Tag nach der Dekapitation beanspruchen, sich schon während des Verweilens im Gipsverbande abspielen. — Am siebenten Tage zeigten sich bei *Vicia* nur noch die Hälfte der Pflanzen regenerationsfähig, während bei den anderen Exemplaren ein Teil der Wurzel abgestorben war. Die noch länger in Gips gehaltenen Exemplare gingen fast regelmäßig zugrunde. — Dagegen zeigten sich die Wurzeln von *Zea* widerstandsfähiger. Alle Pflanzen regenerierten normal bis zum achten Tage; dann begannen auch hier bei einem Teil der Pflanzen die Gewebe von der Schnittfläche an abzusterben. Am 14. resp. 15. Tage war nur noch je ein Exemplar an der Spitze unbeschädigt.

Alle Versuchspflanzen behielten ihre Regenerationsfähigkeit, solange die Spitze lebensfähig blieb; eine Umwandlung der regenerationsfähigsten Gewebe in Dauergewebe fand niemals statt. So oft eine Wurzel keine Regeneration ergab, erwiesen sich schon beim Herausnehmen aus dem Gips die der Schnittfläche benachbarten Gewebepartien als abgestorben.

Vorliegende Versuche zeigten also übereinstimmend, daß dekapitierte Wurzeln, solange sie überhaupt lebensfähig bleiben, ihre normale Regenerationsfähigkeit bewahren, daß also die regenerationsfähigsten Gewebe nie eine Umwandlung in Dauergewebe erleiden. Wie der anatomische Befund ergab, war auch die Hemmung eine vollkommene, denn nie wurden die geringsten, die Regeneration vorbereitenden Teilungen aufgefunden.

Auch diese letzte Tatsache war von vornherein nicht unbedingt selbstverständlich. Denn schon Pfeffer²⁾ konnte bei eingegipsten

1) l. c., p. 238 f.

2) l. c., p. 357.

Wurzeln nachträglich sowohl Zellteilungen, wie eine Entwicklung von Nebenwurzelanlagen konstatieren. Da letztere ebenfalls vom Perikambium aus ihren Ursprung nehmen, wäre es immerhin denkbar gewesen, daß dasselbe an der Wundfläche wenigstens die einleitenden Teilungen für die Regeneration aufgenommen hätte.

Die oben erwähnten Nebenwurzelanlagen waren übrigens in den von mir beobachteten Fällen nach acht Tagen nur 2–3 mm von der Wundfläche entfernt. Nach Beseitigung des Gipses kamen dieselben sofort zur Entwicklung und überholten den regenerierenden Stumpf meist am ersten Tage. Diese letztere Erscheinung will ich hier nur einstweilen registrieren, ihre Interpretation dagegen auf den folgenden Abschnitt verschieben.

Schließlich möchte ich noch bemerken, daß die Wurzel selbst bei relativ hoher Außenarbeit noch imstande ist, ihre Spitze zu regenerieren. Dies ergaben Versuche in plastischem Ton von hoher Konsistenz, in dem, wie Pfeffer¹⁾ zeigte, das normale Wachstum von intakten Wurzeln nur mäßig gehemmt wird. Dekapitierte Keimwurzeln von *Vicia* und *Zea*, die in homogene Tonwürfel²⁾ eingelassen waren, regenerierten auch hier normal in drei Tagen, also ohne jegliche Hemmung.

B. Korrelative Beeinflussung der Regeneration durch die Ersatztätigkeit.

Während im vorhergehenden der Einfluß einer Reihe äußerer Faktoren auf die Regeneration besprochen wurde, soll im folgenden durch das Studium des korrelativen Einflusses der Nebenwurzelsbildung auf diesen Vorgang ein weiterer Einblick in das Wesen desselben versucht werden. Die vielfachen korrelativen Reaktionen, die bei störenden Eingriffen in der Pflanze ausgelöst werden, sind ja bekannt und zeigen zur Genüge, wie sehr mit ihnen gerechnet werden muß.

Gerade hier liegt die Vermutung nahe, daß derartige Korrelationen — ausgelöst durch die reiche reproduktive Ersatztätigkeit der Pflanze — gelegentlich dort eine Regeneration unterdrücken, wo die Bedingungen für eine solche günstig zu sein scheinen; ein

1) l. c., p. 326.

2) Nach der Pfefferschen Manier l. c., p. 324 vorbereitet.

Gedanke, den bereits Pfeffer in seiner Physiologie¹⁾ zum Ausdruck gebracht hat.

Denn es ist ja eine auffallende Tatsache, daß bei Pflanzen in so beschränktem Maße echte Regeneration vorkommt, während wir sie bei tierischen Organismen so häufig finden. — Stets hat diese Erscheinung die Biologen beschäftigt. Schon Herbert Spencer weist in seinen Prinzipien der Biologie²⁾ auf sie hin, ohne indessen eine Interpretation derselben zu versuchen. Erst Pfeffer bemühte sich, in der soeben zitierten Weise diese Tatsache verständlich zu machen; hierauf werde ich, wie schon angedeutet, noch eingehend zurückzukommen haben.

Endlich ist noch die Anschauung Goebels³⁾ zu erwähnen. Es glaubt dieser Forscher, daß das seltene Auftreten der Regeneration bei Pflanzen mit dem Vorhandensein der Vegetationspunkte zusammenhängt im Gegensatz zu den Tieren, wo solche fehlen. „Da an diesen neue Organe ohnedies entstehen,“ meint er, „hätte z.B. die Ergänzung eines abgeschnittenen Blattteils keinen Nutzen.“ Durch diese finale Betrachtungsweise wird natürlich die Erscheinung nicht erklärt, wie dies übrigens Goebel neuerdings⁴⁾, einer Äußerung Morgans⁵⁾ gegenüber, garnicht beabsichtigt zu haben angibt. Allerdings ist ihr Wert als Handhabe für eine kausale Fragestellung nicht zu leugnen.

Soviel über die betreffenden Ansichten. Hier kommt es natürlich nicht darauf an, die Seltenheit einer Regeneration bei Pflanzen ganz allgemein zu diskutieren, sondern, wie schon bemerkt, in Anlehnung an die vorherigen Untersuchungen nur jene Fälle, wo die Bedingung in Form eines Komplexes embryonaler Zellen — Kambium — vorhanden zu sein scheint. So wäre es in unserm Spezialfall denkbar, daß bei Entfernung größerer Spitzenteile immer noch eine Regeneration der Wurzel infolge der Tätigkeit des sehr frühzeitig gebildeten Kambiumringes möglich ist, wenn jene reproduktive Bildung von Nebenwurzeln verhindert wird. Denn die Befähigung des Kambiums zu derartigen Leistungen ist wohl genügend bekannt. Ich erinnere hier nur an jene Menge Beispiele⁶⁾ für die Entstehung von Sprossen und Wurzeln aus dem vom Kambium produzierten Kallus.

1) 1901, Bd. II, p. 208.

2) Deutsch von B. Vetter, Stuttgart 1876, Bd. I, p. 183.

3) Organographie Jena 1898, p. 37.

4) Biolog. Zentralbl. 1902, Bd. 22, p. 490.

5) Regeneration, New-York 1901, p. 86.

6) Zitiert z.B. bei Vöchting, Organbildung 1878, Bd. I, p. 225; Wiesner, Elementarstruktur 1892, p. 91; Göbel, Organographie 1898, p. 37 u. a. a. O.

Experimentelles.

Eine direkte Entscheidung dieser Frage war experimentell infolge der technischen Schwierigkeiten bisher nicht möglich; eines verunglückten Versuches soll später gedacht werden. Dagegen versprach eine indirekte Inangriffnahme dieses Problems mehr Aussicht auf Erfolg. Eine solche mußte bestehen in dem Studium des Einflusses der geförderten reproduktiven Ersatztätigkeit d. h. Nebenwurzelbildung auf die normale Regeneration. Konnte durch sie eine Hemmung resp. gänzliche Unterdrückung erzielt werden, so war auch gleichzeitig damit der Beweis für die Pfeffersche Interpretation erbracht.

Einen Fingerzeig für die experimentelle Beantwortung dieser Frage gab bereits eine Tatsache, welche im vorhergehenden Abschnitt erwähnt wurde und zwar gelegentlich der Besprechung der durch Eingipsen hervorgerufenen Hemmung der Regeneration. Es hatte sich nämlich hierbei gezeigt, daß die während des Verweilens der Wurzeln in Gips bis nahe an die Wundfläche vorgerückten Nebenwurzelanlagen sich nach dem Entgipsen sehr schnell entwickelten und schon am ersten Tage den schwach wachsenden Stumpf der Hauptwurzel überragten. Trotzdem dieser wohl fraglos der korrelativen Beeinflussung der Nebenwurzeln ausgesetzt war, regenerierte er doch regelmäßig in zwei Tagen und überholte späterhin diese Nebenwurzeln seinerseits wieder im Wachstum.

Obwohl dieser Versuch schon recht überzeugend erschien, mußte doch ein einwandfreierer gefunden werden. Denn es war einerseits diese Beeinflussung doch nur eine vorübergehende. Dann ging auch das Austreiben der Nebenwurzeln gleichzeitig mit der Regeneration vor sich, statt vor ihr einzusetzen und so zur Erzielung einer stärkeren Wirkung beizutragen. Es mußte dieser Prozeß wenigstens so lange gehemmt werden, bis eine ganze Reihe von Nebenwurzeln sich entwickelt hatte, die die Hauptwurzel womöglich an Länge übertrafen. Erst dann konnte eine vollständige Beeinflussung der Regeneration von ihrem Beginn an vermutet werden.

Erreicht wurde dies durch Eingipsen der Streckungszone (ca. 1—1,5 cm) von 4 cm langen dekapitierten Keimwurzeln von *Vicia* und *Zea*. Es war so jedes nachträgliche Längenwachstum verhindert und die Nebenwurzeln entwickelten sich rasch an dem freigebliebenen Teil der Hauptwurzel. Nach acht Tagen hatten sich an jeder Pflanze ungefähr acht bis vierzehn kräftige Seitenwurzeln gebildet, die die eingegipste Hauptwurzel bei *Vicia* um 5 cm, bei

Zea um 3 cm an Länge überragten. Trotzdem regenerierten sämtliche Keimpflanzen nach Entgipsen normal in zwei Tagen, wobei sich die Längendifferenz der Haupt- und Nebenwurzeln wenig zugunsten der ersteren verschob. So ergab also auch dieser Versuch eine exakte Bestätigung der bei der ersten Versuchsanstellung gemachten Beobachtungen.

Nun ist bei dem zuletzt besprochenen Versuche doch noch ein Übelstand vorhanden, der darin besteht, daß die Entfernung der Nebenwurzeln von der Wundfläche 1—1,5 cm beträgt. Man könnte hier einwenden, daß auf solche Entfernung hin eine Reizleitung und folglich auch eine Beeinflussung der Regulation kaum stattfindet. Denn die Nebenwurzelnanlagen bei stärker dekapitierten Wurzeln entstehen stets in ganz geringer Entfernung, höchstens wenige Millimeter von der Wundfläche entfernt. Da wir jedoch ihren Einfluß kennen lernen wollen, käme es daher bei dem betr. Versuch auf Schaffung möglichst analoger Verhältnisse an.

Aber auch dieser Fehler war in der Weise zu umgehen, daß wieder auf die Fähigkeit der Wurzeln in Gips Nebenwurzelnanlagen zu bilden zurückgegriffen wurde. Diese Anlagen rücken, wie ich mich übrigens selbst überzeugen konnte, nach Angabe Pfeffers¹⁾ bis zu einer Entfernung von 4 mm bei *Vicia*, 3 mm bei *Zea* vom Vegetationspunkte vor.

Wurden nun derartige Keimwurzeln, die sieben Tage im Gipsverband gewesen waren, deren Nebenwurzelnanlagen also die größte mögliche Annäherung an die Spitze erreicht hatten, in der gewohnten Weise dekapitiert, so mußte der Regenerationsverlauf vom ersten Augenblick an unter dem Einfluß der sich sogleich rapide entwickelnden Nebenwurzeln stehen. Dieser Einfluß mußte also umso ausschlaggebender sein, da er sich diesmal auch auf den ersten Tag der regenerativen Tätigkeit erstreckte. An ihm spielen sich, wie schon gesagt wurde, vermutlich jene internen Vorgänge ab, die möglicherweise überhaupt bestimmend für das Eintreten der Regulation sind. — Trotzdem verlief auch hier die Regeneration der Hauptwurzel normal in drei Tagen²⁾.

Durch diesen Versuch ist wohl ganz einwandfrei bewiesen, daß durch die reproduktive Ersatztätigkeit eine normale Regeneration

1) Druck- und Arbeitsleistung 1893, p. 357.

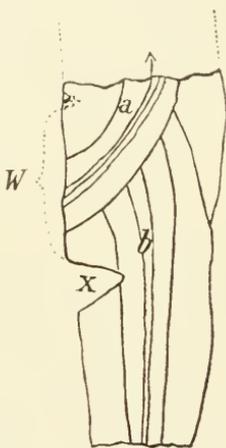
2) Anschließend an obige Tatsachen möchte ich übrigens noch erwähnen, daß auch die Regeneration der Wurzel von *Allium cepa* nicht durch die reichliche Entwicklung der übrigen Nebenwurzeln (1. Ordnung) unterdrückt wird.

der Wurzelspitze nicht unterdrückt werden kann. Allerdings ist damit noch nicht gesagt, daß auch dort, wo es vielleicht zur Realisierung des Regenerationsgeschehens einer größeren Kraftleistung des Organismus bedurfte, ebensowenig ein Hemmnis in der Ersatztätigkeit zu suchen sei.

So konnte es doch nicht umgangen werden, eine direkte Lösung unserer Frage zu erreichen, ein Versuch, der, wie ich schon bemerkte, resultatlos verlief. Trotzdem soll er in Kürze skizziert werden.

Zur Verwendung konnten nur die Wurzeln der Dikotylen kommen, während diejenigen der Monokotylen, welche in der Regel kein sekundäres Dickenwachstum aufweisen¹⁾, also auch kein Kambium bilden, natürlich für den Versuch nicht brauchbar sind. Die Versuchsanstellung mußte darauf hinauszielen, an den Flanken der betr. Wurzeln jegliche Reproduktion zu unterdrücken, während der Wundfläche selbst Raum zur Weiterentwicklung gelassen wurde. Wieder wurde die Methode des Eingipsens angewandt, nur hier mit der Variation, daß beim Gießen der ersten Gipsplatte als Verlängerung der um 2–3 mm dekapierten Wurzeln ein gleich starkes Glasstäbchen eingelegt wurde. Letzteres mußte vor dem gänzlichen Erhärten des Gipses wieder vorsichtig entfernt werden. Es entstand so direkt in der Verlängerung der Wurzel eine Röhre, in welcher diese sowohl bei der noch folgenden geringen Streckung vorstoßen konnte, als auch Platz für etwaige regeneratorische Tätigkeit an der Schnittfläche behielt. Natürlich erhielt diese Platte wieder die bekannte Umhüllung durch eine zweite Gipslage und wurde wie gewöhnlich behandelt.

Derartig vorbereitete Wurzeln von *Vicia Faba* zeigten nach acht bis vierzehn Tagen an der Wundfläche, die bis auf das Perikambium in Dauergewebe übergegangen war, nicht die geringste Spur einer Neubildung²⁾. Sie gingen entweder



Längsschnitt durch die Ansatzstelle einer in einer Gipsröhre entstandenen reproduz. Nebenwurzel von *Vicia Faba*, die die Wundfläche (*W*) beiseite gedrängt hat (Vergr. 10). *a* = Haupt-, *b* = Nebenwurzel. Die Spalte *x* ist durch die starke Biegung entstanden.

1) Vgl. De Bary, Vergl. Anatomie, Leipzig 1877, p. 636.

2) Übrigens ist unter gewissen Bedingungen eine Kallusbildung an der Schnittfläche möglich. Auch kann dieselbe erst dann einsetzen, sobald das sekundäre Dickenwachstum der Wurzel begonnen hat.

allmählich — nach ca. drei Wochen — zugrunde, oder es waren in den meisten Fällen ein oder zwei Seitenwurzelnanlagen ausgewachsen, die nach Beiseitedrängen der Hauptwurzel die Richtung dieser einnahmen.

Entsprang eine solche Wurzel sehr nahe der Wundfläche, so ergaben sich Fälle, die bei oberflächlicher Betrachtung einer Regeneration täuschend ähnlich waren, da die neue Wurzel direkt eine Fortsetzung der Hauptwurzel zu bilden schien. Bei der anatomischen Untersuchung zeigte sich allerdings, wie dies Bild zustande gekommen war. Die junge Nebenwurzel, welche dicht an der Wundfläche inseriert war, hatte diese an ihrer Peripherie durchbrochen und sie dann beiseite gedrängt, sodaß dieselbe später nur als kleine Narbe (II') an der Flanke sichtbar war (vergl. vorstehende Figur).

Es war also auf diese Weise nicht möglich, die Frage zu lösen, warum trotz Vorhandenseins eines Komplexes embryonaler Zellen eine Regeneration nicht eintritt.

III. Ausblick auf den Verlauf der Regeneration.

Greifen wir nun noch einmal auf die Regeneration der dekapitierten Wurzeln im engeren Sinne zurück und betrachten nur den Verlauf derselben — vorläufig mit Außerachtlassung der speziellen anatomischen Verhältnisse — so treten uns einige interessante Tatsachen während desselben entgegen. Es zeigte sich nämlich, daß der Prozeß aus verschiedenen Phasen besteht, die, wenn sie auch je nach der Schnelligkeit des gesamten Regenerationsverlaufes mehr oder weniger verknüpft erschienen, in ihrer Spezifität stets von einander zu trennen sind.

Die erste Phase erstreckt sich meist auf den ersten Tag nach der Dekapitation und erreicht ihr Ende mit der Einleitung des Regenerationsprozesses. Während derselben spielen sich vermutlich eine Reihe jener internen Vorgänge ab, mit denen der Organismus der Pflanze auf gewaltsame äußere Eingriffe zu antworten pflegt. Es kommt hier neben dem Wundshock hauptsächlich die Kette von Aktionen in Betracht, welche zum Endziel die Auslösung der Regulation haben. In Anlehnung an die Nomenklatur anderer Reizvorgänge bezeichne ich daher diese Phase als Reaktionszeit. Ihre Dauer pflegt auch bei sehr differenten Tempera-

turen ziemlich konstant zu bleiben. Ihr Ende erreicht diese Reaktionszeit, wie schon gesagt wurde, mit dem Beginn der neuen Zellteilungen¹⁾, welche die Realisierung des Regenerationsgeschehens einleiten.

Die zweite Phase ist charakterisiert durch die besprochene Längsteilung des Perikambiums. Sie ist von den folgenden Zellteilungsvorgängen getrennt, also als Einzelphase zu betrachten. Ihre unumgängliche Notwendigkeit in diesem ganzen Regenerationsverlauf glaube ich zur Genüge bei der Schilderung der histologischen Details dargelegt zu haben.

Erst nach diesen typischen Längsteilungen, die übrigens nur wenige Stunden beanspruchen, beginnt gleichzeitig mit den beschriebenen Bogenteilungen der Perikambialzone jene rege Teilungstätigkeit im Zentralzylinder, welche dann zur Bildung einer meristematischen Zone und aus dieser in letzter Linie zur Anlage des neuen Vegetationspunktes führt.

Diese letzteren Vorgänge sind, wenn auch gelegentlich die Bogenteilungen als das Primäre erscheinen, nicht von einander trennbar, müssen daher als dritte Phase des Regenerationsprozesses — diejenige der definitiven Ausgestaltung — aufgefaßt werden. Dieselbe ist infolge ihrer mannigfachen Differenzierungsvorgänge am meisten von Wachstumsbedingungen abhängig und kann, wenn diese ungünstig sind, wohl sehr in die Länge gezogen werden. Doch findet sie stets ihren Abschluß, sofern die Gesamttätigkeit der Wurzel nicht überhaupt gefährdet wird. Ein Beispiel hierfür war der oben registrierte Regenerationsverlauf der dekapierten Wurzeln von *Lupinus*, welche bei 4° C. kultiviert wurden. In diesem Fall nahm die dritte Phase über zehn Tage in Anspruch.

So läßt sich denn dieser scheinbar sehr verwickelte Regenerationsprozeß in einzelne Abschnitte zerlegen und insofern ein gewisser Einblick in denselben gewinnen. Wenn auch durch diese Analyse nicht jene letzten Differenzierungsvorgänge, welche zur endgültigen Ausgestaltung des Regenerates führen, aufgeheilt sind, so gestattet sie uns wenigstens die Einleitung der Reaktion, sowie die Inaktivierung der nicht mehr meristematischen Gewebe zu verfolgen²⁾.

1) Ich sehe dabei von der fast gleichzeitig beginnenden Epidermisbildung ab, welche mit der eigentlichen Regeneration ja in keinem direkten Zusammenhang steht, sondern lediglich den Abschluß der lebensfähigen Zellen gegen den Wundrand bezweckt.

2) Vorliegender Versuch einer Analyse des Regenerationsprozesses wurde in Anlehnung an einen ähnlichen, von Driesch (Organ. Regulationen, 1901, p. 44 u. f.) für

IV. Zusammenfassung der hauptsächlichsten Ergebnisse.

Übersehen wir zum Schlusse noch einmal die Resultate der vorliegenden Studien, so ergeben sich aus denselben folgende Hauptpunkte:

Wie bereits Prantl feststellte, vermögen die Wurzeln der Phanerogamen bei Dekapitation von $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ mm ihre Spitze in kurzer Zeit vollkommen zu regenerieren. An dieser Regeneration nehmen in nächster Nähe des ehemaligen Vegetationspunktes sämtliche Gewebe des Zentralzylinders teil, während allmählich weiter basalwärts diese Regenerationsfähigkeit des Zentralzylinders von innen nach außen immer mehr abnimmt, bis sie nur auf einige wenige Zellen breite Zone am Perikambium beschränkt bleibt.

So ergeben sich zwei Arten der Regeneration, eine direkte und eine partielle.

Erstere geht, wie schon ihr Name andeutet, direkt aus allen Geweben des Zentralzylinders hervor, welche bis kurz vor einem letzten — zur Neubildung des Vegetationspunktes führenden — Differenzierungsvorgang noch vollkommen ihren Charakter erkennen lassen. Diese Regenerationsart wird nicht, wie Prantl annahm, durch eine dazwischen liegende Kallusbildung vermittelt.

Die Epidermis wird stets aus dem Rindengewebe gebildet.

Die zweite Art der Regeneration, von mir als partiell bezeichnet, da sie nur von einem Teil der Wundfläche aus ihre Entstehung nimmt, ist wohl mit der von Prantl prokambial genannten identisch, war von diesem Autor jedoch noch nicht klar erkannt. Sie geht, wie ich feststellen konnte, stets aus einem Ringwall hervor, welcher durch Auswachsen des Perikambiums sowie der äußeren Schichten des Zentralzylinders mit gelegentlicher Teilnahme der Endodermis gebildet wird. Wir können diesen Ringwall, da in ihm der Charakter der einzelnen Zellzüge bald verwischt wird, wohl als Kallusbildung bezeichnen. In der Folge wird durch

die tierische Regeneration aufgestellten, unternommen. Die von diesem Autor unterschiedenen beiden Hauptphasen, die der Anlage und der Ausgestaltung, konnten dagegen hier nicht beibehalten werden, da eine Anlage im dort gebrauchten Sinne — eine indifferente Masse (Bildungsmaterial), also Kallus bei Pflanzen — hier kaum produziert wird. Bei der partiellen Regeneration, wo eine Kallusbildung in geringem Maße auftritt, kann sie nicht von der Ausgestaltung getrennt werden, da sie direkt in diese übergeht. Dagegen würde diese Einteilung sich für die große Zahl jener Neubildungen als brauchbar erweisen, die erst einer embryonalen Gewebebildung bedürfen, bevor die betr. Organe erzeugt werden können (vergl. Wiesner, Elementarstruktur 1892, p. 98).

Zusammenwachsen desselben auch hier ein einheitlicher Vegetationspunkt gebildet, oder es kommt zur Bildung von mehreren Spitzen.

Mehrere Vegetationspunkte entstehen dann, wenn die Wurzel dort dekapitiert wurde, wo die Regenerationsfähigkeit des Zentralzylinders ihre äußerste Grenze erreicht, es also nur zur Bildung eines sehr schmalen Ringwalles kommt. Bedingt ist diese bisher unaufgeklärte Erscheinung durch Störung der Kontinuität der Perikambialzone, entweder infolge des Erlöschens der Teilungsfähigkeit einzelner Partien derselben, oder durch Absterben einzelner Zellkomplexe infolge mechanischer Eingriffe; eine Tatsache, die experimentell bewiesen werden konnte.

Direkte wie partielle Regeneration werden stets durch eine charakteristische Längsteilung des Perikambiums eingeleitet, welche das Primäre dieses Prozesses darstellt. Erst später folgen in sichtbarer Trennung hiervon die zur Ausgestaltung des Regenerats führenden Differenzierungsvorgänge.

So lassen sich also drei Phasen des Regenerationsverlaufes unterscheiden. Eine Reaktionszeit bis zur Auslösung des Regenerationsgeschehens, die Einleitung desselben durch die Teilungen im Perikambium, und endlich die definitive Ausgestaltung des Regenerats.

Von allen Geweben des Zentralzylinders ist, wie aus dem gesagten hervorgeht, das Perikambium das bei weitem Notwendigste. Durch seine Gegenwart scheint die regeneratorsche Tätigkeit des Pleroms ausgelöst zu werden; natürlich nur insofern noch die Befähigung zu einer solchen vorhanden ist. Wird nämlich das Perikambium künstlich entfernt, so tritt auch in den Fällen, wo sonst das ganze Plerom tätig zu sein pflegte, nie eine Regeneration ein. Es kann also in diesem Falle die doch vorhandene Regenerationsfähigkeit des Pleroms von der Pflanze nicht ausgenutzt werden.

Bei stärkerer Dekapitation der Wurzel um 1—3 mm tritt keine Regeneration mehr ein, sondern es kommt nur zur reproduktiven Nebenwurzelbildung. Entsteht eine einzelne Nebenwurzel sehr nahe der Wundfläche, so kann dieser Ersatz später einer echten Regeneration täuschend ähnlich sehen.

Wie eine Regeneration dekapitierter Wurzeln ist auch eine solche von gespaltenen möglich, führt aber, wie schon Prantl und Lopriore angaben, nur in den dem Vegetationspunkte benachbarten Partien zur vollkommenen Regeneration. Weiter rückwärts dagegen kommt es infolge der zu weit vorgeschrittenen Differenzierung der

Gewebe nur zu einer die neue Epidermis und das Rindengewebe erzeugenden Kallusbildung. — Endlich tritt in noch entfernten Teilen nur eine oberflächliche Verkorkung der Wundränder ein. — Wir sehen also, daß hier bei partieller regenerativer Tätigkeit doch keine vollkommene Regeneration, wie sie sich in gleichen Fällen bei dekapitierten Wurzeln ergibt, eintreten kann.

Was nun die Bedingungen der Regeneration anbetrifft, so konnte festgestellt werden, daß sie mit denen des Wachstums im allgemeinen übereinstimmen, was Temperatur, Kulturmedium usw. anbetrifft. So konnte zB. durch Anwendung von niedriger Temperatur die Regenerationsdauer sehr in die Länge gezogen werden (14 Tage). Dagegen kann dieselbe andererseits auch dann nicht unter eine gewisse Zeitdauer (60 Stunden) herabgedrückt werden, wenn durch weitere Temperatur-Steigerung noch eine starke Zunahme des Wachstums zu erreichen wäre. Eine Ausnahme bildet die Regeneration von *Zea Mays* in $\frac{3}{4}$ % Ätherwasser, wo bei sehr schwachem Wachstum die Dauer derselben fast mit der — der betreffenden Temperatur entsprechenden — normalen Regenerationszeit übereinstimmt.

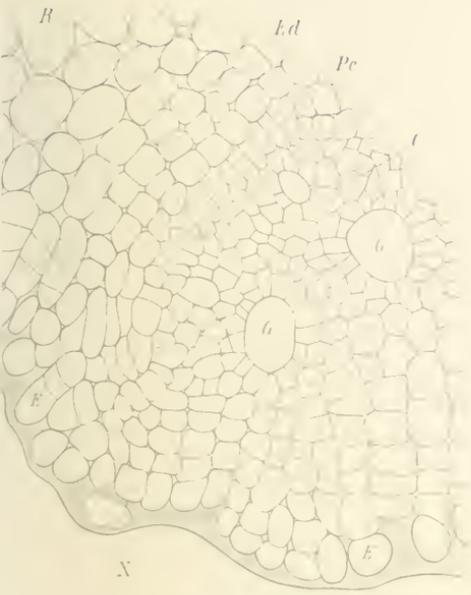
Eine vollkommene mechanische Hemmung der Regeneration durch Gipsverband vernichtet nicht die Regenerationsfähigkeit der Gewebe, sofern die Gesamttätigkeit der Wurzel nicht gestört wird. In keinem Fall erfuhren die an den Wundrand grenzenden Gewebe eine Umwandlung in Dauergewebe.

Auch bei Inversstellung verläuft die Regeneration normal, zuweilen mit geringer Verzögerung. Ebenso ist das Regenerat normal bis auf die etwas abweichende Form der Wurzelhaube.

Von Wichtigkeit ist endlich die Feststellung der Tatsache, daß eine in nächster Nähe der Wundfläche künstlich hervorgerufene starke Nebenwurzelbildung nicht die mindeste Hemmung auf den Verlauf der Regeneration ausübt.

Vorliegende Untersuchungen wurden im Winter 1902/1903 und im Sommer 1903 im Botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Ich möchte es mir auch an dieser Stelle nicht versagen, Herrn Geheimrat Prof. Pfeffer für die vielfachen Anregungen und die stete Unterstützung, welche er mir während des Verlaufes meiner Arbeiten zuteil werden ließ, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen.

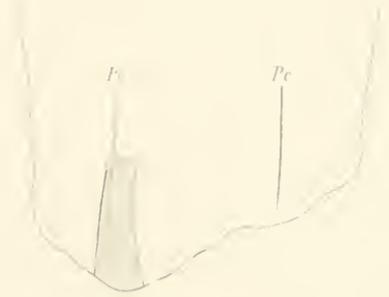
Leipzig, November 1903.



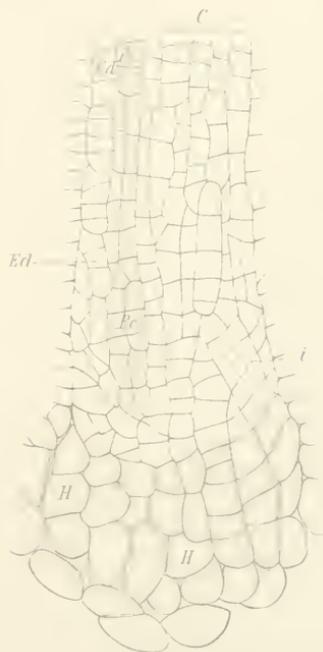
4a



3a



3b



Figuren - Erklärung.

Sämtliche Figuren sind mit dem Abbéschen Zeichenapparat entworfen. Es bedeutet: *C* = Zentralzylinder, *E* = neue Epidermis, *Ed* = Endodermis, *G* = Gefäßzellen-Initialen, *H* = prov. Wurzelhaube, *Pc* = Perikambium, *R* = Rinde.

Tafel I.

Fig. 1a. Längsschnitt durch eine Wurzel von *Zea Mays*. Direkte Regeneration. 2 $\frac{1}{2}$ Tage alt. (Vergr. 42 \times .)

Fig. 1b. Das abgetönte Stück von 1a = 240 \times vergr. *a* = Bogenteilungen, *b* = Längswände in den Gefäßzellen-Initialen, *c* = Längsteilungen in der Rinde, *d* = geneigte Wände, welche die spätere bogige Anordnung der Reihen ergeben.

Fig. 2. Die Hälfte eines Längsschnittes durch eine Wurzel von *Zea Mays*. Partielle Regeneration. 3 Tage alt. (Vergr. 240 \times .) *E* = treppenförmige neue Epidermis, *i* = innere Zellen des Ringwalles, die bereits zu hypertrophieren beginnen.

Fig. 3a. Längsschnitt durch eine Wurzel von *Zea Mays*, ebenfalls partielle Regeneration zeigend, 3 Tage alt (vergr. 42 \times).

Fig. 3b. Das abgetönte Stück von 3a stärker (240 \times) vergrößert. Die Bildung des neuen Vegetationspunktes ist bereits weiter als in Fig. 2 vorgeschritten.

Fig. 4a. Querschnitt durch eine Wurzelhälfte von *Zea Mays*, 2 Tage nach der Spaltung. Dieselbe würde eine unvollkommene Regeneration ergeben (vergr. 42 \times).

Fig. 4b. Das abgetönte Stück von 3a = 240 \times vergr., unten die neue Epidermis, links die alte. Bei *X* würde sich bei vollkommener Regeneration das Meristem ansetzen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Simon S.

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. 103-143](#)