

Anlage und Entwicklung mixoploider Seitenwurzeln

BOHUMIL NĚMEC*

Eingegangen am 8. September 1961

Základ a vývoj mixoploidních postranních kořenů

Chloralizujeme-li klíční kořen bobu (*Vicia faba* L.) několikrát po sobě, vznikne v zevní vrstvě pleromu a ve vnitřní periblemu mnoho polyploidních buněk, které tvoří nepravidelnou mozaiku, z níž vznikne transversální meristem postranních mixoploidních kořenů. Na vzniku každé z nich účastní se několik, průměrně asi 30 buněk, a jejich činností probíhá kořenem vedle diploidních ještě několik polyploidních provazců nebo sektorů. Iniciály postranních kořenů mohou působit dvoustranně jako kambium nebo jednostranně, oddělující buňky buď jen pro čepičku nebo jen pro vlastní kořen. Na založení postranních kořenů se v chloralizovaných hlavních kořenech může účastnit několik vrstev buněčných. Během vývoje mixoploidních kořenů může být některá vrstva iniciál nahrazena vrstvou s ní sousedící, čímž může být zastaven průběh některého provazce nebo sektoru ve vrcholu kořenovém. Diploidní a mixoploidní tkáň může se jevit na příčném průřezu kořenem velmi nepravidelně rozdělenou. Přesto mohou mít mixoploidní kořeny zevní tvar v celku normální, nepravidelnosti vznikají vylučováním polyploidních žebér z dalšího vývoje kořenů nebo u plemen eutelických a amorfních. V kořenech, v nichž jsou polyploidní buňky v menšině, působí jako cizí elementy a jsou povolna rozmanitým způsobem z dalšího vývoje vrcholu vylučovány. V kořenu se děje jakési samočistění, které může vést k jeho diploidisaci; je však pravděpodobno, že ve vrcholech, které se skládají z velké většiny buněk polyploidních, může probíhat pochod opačný vedoucí k úplné jejich polyploidisaci.

Zusammenfassung

Wenn wir eine Keimwurzel der Puffbohne (*Vicia faba* L.) mehreremale nacheinander chloralisieren, entsteht in der Aussenschicht des Pleroms und in der Innenschicht des Periblems eine grosse Anzahl polyploider Zellen, die ein unregelmässiges Mosaik bilden, aus welchem ein transversales Meristem mixoploider Seitenwurzeln entsteht. An der Entstehung einer jeden von ihnen beteiligen sich durchschnittlich ungefähr dreissig Zellen und als Folge ihrer Tätigkeit durch-

* Adresse: Na Václavce 7, Praha-Smíchov.

laufen die Wurzel neben diploiden noch einige polyploide Stränge oder Sektoren. Die Initialen der Seitenwurzeln können zweiseitig wie ein Kambium wirksam sein oder einseitig Zellen nur für die Wurzelhaube oder nur für die eigentliche Wurzel abteilen. An der Anlage von Seitenwurzeln können sich in chloralisierten Hauptwurzeln mehrere Zellschichten beteiligen. Im Laufe der Entwicklung mixoploider Wurzeln kann manche Schicht von Initialen durch eine benachbarte Schicht ersetzt werden, wodurch der weitere Verlauf des einen oder anderen Stranges oder Sektors im Wurzelscheitel eingestellt werden kann. Diploides und mixoploides Gewebe kann sich im Wurzelquerschnitt sehr unregelmässig verteilt äussern. Dennoch können mixoploide Wurzeln eine im ganzen normale äussere Form besitzen; die Unregelmässigkeiten entstehen durch die Ausschaltung polyploider Rippen aus der weiteren Entwicklung der Wurzel oder bei eutelischen und amorphen Stämmen. In Wurzeln, in denen polyploide Zellen in der Minderzahl sind, wirken sie als fremde Elemente und werden auf verschiedene Weise aus der weiteren Entwicklung des Scheitels ausgeschlossen. In den Wurzeln geht eine Art Selbstreinigung vor sich, die zu ihrer Diploidisierung führen kann; es ist aber wahrscheinlich, dass in den Scheiteln, die sich grösstenteils aus polyploiden Zellen zusammensetzen, ein umgekehrter Vorgang vor sich gehen kann, der zu ihrer völligen Polyploidisierung führt.

Material und Methodik

Um frühzeitig und in genügend grosser Anzahl mixoploide Seitenwurzeln zu erhalten, wurden Keimwurzeln von *Vicia faba* mehrmals nacheinander chloralisiert und hierauf dekapiert, worauf an ihnen zahlreiche Seitenwurzeln in Erscheinung traten, so dass nach fünf oder sechs Tagen bereits genügend Material zur Verfügung stand. Die ersten Seitenwurzeln brachen an den verdickten Teilen der Keimwurzeln hervor, im Verlaufe der weiteren Tage konnten jedoch auch an nicht verdickten Teilen Seitenwurzeln beobachtet werden. Den etwa zwei bis vier Zentimeter langen Seitenwurzeln wurden die Spitzen abgeschnitten, fixiert und zu Schnitten verarbeitet.

Ergebnisse und Diskussion

Durch Chloralisierung wird die Streckung der Wurzeln gehemmt, demgegenüber aber in den äusseren Zellen des Pleroms und den inneren des Periblems tangentielle Teilung hervorgerufen (NĚMEC 1961); es erscheinen in diesen Zellschichten zahlreiche polyploide Zellen (Tafel 1) und dieses mixoploide Gewebe gibt weiterhin den ersten mixoploiden Wurzeln ihren Ursprung.

Auch unter normalen Umständen ist bei den Fabaceen das Perikambium mehrschichtig (GUTTENBERG 1940), aber die Seitenwurzeln entstehen aus einer einzigen und zwar aus der äussersten Zellschicht des Perikambiums. In chloralisierten Seitenwurzeln von *Vicia faba* ist das jedoch nicht immer der Fall, wenn nämlich an der Anlage der Seitenwurzeln mehrere Zellschichten teilnehmen.

Das normale Urmeristem der Faba-Wurzeln besteht aus mehreren trans-

versal angeordneten Zellen, die man passend als Transversalmeristem bezeichnen kann. Es ist gut, einen medianen Längsschnitt durch eine Keimwurzel, wie er auf Tafel 3 reproduziert ist, zu ziehen. Einige Zellreihen verlaufen durch denselben einerseits in die Columella, andererseits in das Plerom.

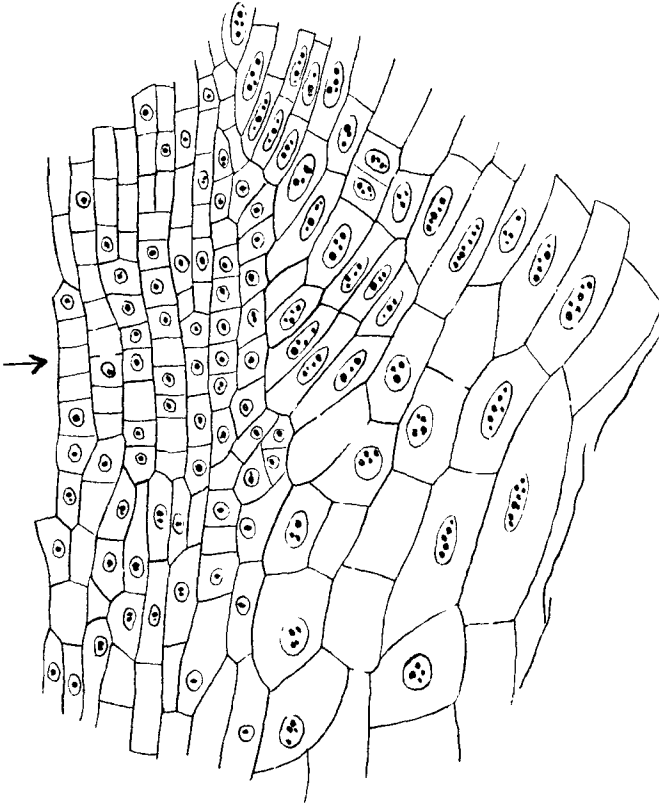


Fig. 1. Aus dem Längsschnitt durch eine mixoploide Seitenwurzel von *Vicia faba* im Bereiche des Transversalmeristems, dessen Lage durch einen Pfeil angegeben ist. Dasselbe ist mehrschichtig, aber ohne Grenze zwischen den Initialen für den Wurzelkörper und die Wurzelhaube.

Ob es sich nur um eine oder um mehrere Schichten von Initialen handelt, ist nicht immer zu entscheiden, es scheint jedoch, dass das letztere der Fall ist. Man sieht es beispielsweise an dem medianen, in Textfigur 1 dargestellten Längsschnitt. Es gibt auch mixoploide Wurzelspitzen, welche für die Columella der Wurzelhaube polyploide, für den Wurzelkörper diploide Initialen besitzen (Textfigur 2). Hier muss das Transversalmeristem wenigstens aus zwei Zellschichten entstanden sein, einer mixoploiden und einer diploiden. Die Grenze zwischen den beiden Schichten ist ganz scharf.

Nicht selten kommen mixoploide Wurzelspitzen vor, welche wie periklinale Chimaeren gebaut sind, wobei das Zentrum entweder diploid oder polyploid,

der Mantel aber umgekehrt ist. Die in Textfigur 3 dargestellte Wurzelspitze besass eine einzige zentrale Zellreihe, die aus der Columella ununterbrochen in den Wurzelkörper verlief und hier durch periklinale Teilungen mehrreihig wurde. Zu beiden Seiten der diploiden Zellreihe verläuft polyploides Gewebe aus dem Wurzelkörper in die Wurzelhaube.

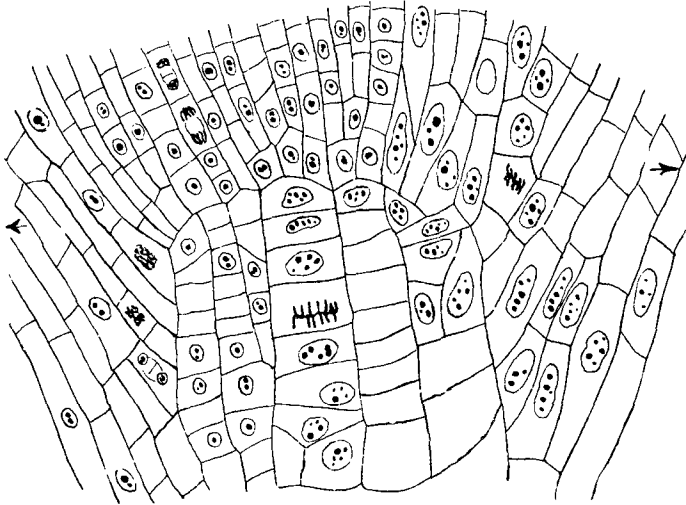


Fig. 2. Aus dem Längsschnitt durch eine mixoploide Seitenwurzel von *Vicia faba* im Bereiche der Grenze zwischen Columella- und Wurzelkörpermeristem. Die Grenze zwischen den beiden Meristemen, deren Lage der Pfeil angibt, ist ganz scharf.

Andere Wurzelspitzen rufen auf dem Längsschnitt den Eindruck einer sektorialen Chimaere hervor. Eine Hälfte der Wurzelspitze besteht aus polyploiden, die andere aus diploiden Zellen und ihre in der Mitte der Spitze verlaufende Grenze kann ganz scharf und gerade sein (Tafel 2), so dass man wirklich von einer sektorialen Chimaere sprechen kann. Aber im diploiden Teil können noch andere polyploide Stränge verlaufen, die der mediane Längsschnitt nicht getroffen hat. Der Bau der Wurzelspitzen kann viel komplizierter sein, als es auf den ersten Blick den Anschein haben kann. Jedenfalls beweisen sowohl Längs- als auch Querschnitte, dass solche Wurzelspitzen wenigstens zweierlei Initialen besessen haben, eine Gruppe für den diploiden, die andere für den polyploiden Teil.

Wenn polyploide Zellstränge die Peripherie der Wurzel einnehmen, werden sie zuweilen durch eine metakutisierte Membran vom übrigen Wurzelgewebe abgetrennt (NĚMEC 1961). Die Trennungsschicht verläuft nicht immer genau an der Grenze zwischen diploiden und polyploiden Zellen, es werden zuweilen zugleich mit den polyploiden auch einige diploide Zellen abgetrennt. In dem abgetrennten Stränge bilden jedoch die polyploiden Zellen immer die Mehrheit. Tafel 1 (unten) stellt einen Querschnitt durch eine Spitze dar, die im diploiden Grundgewebe mehrere polyploide Stränge enthält. An der Peri-

perie besitzt sie einen rippenförmig längs verlaufenden Strang, den die Spitze durch eine von der Peripherie um den Strang herumwachsende meta-kutisierte Zellwand abzutrennen beginnt. Diese Reinigungsvorgänge können schon im Transversalmeristem beginnen und in der Folge dauernd zur Diploidisierung der Spitze führen.

An Längsschnitten durch mixoploide Wurzelspitzen trifft man auch auf Fälle, bei denen ein polyploider Sektor oder Zellstrang plötzlich aufhört und durch diploide Zellen ersetzt wird. Dies hat mich am meisten zu meiner seinerzeitigen Ansicht verleitet, hier habe vielleicht auch eine Reduktion der Chromosomenzahl stattgefunden (NĚMEC 1904). Ich habe mir das Verschwinden der polyploiden Zellen aus den Wurzelspitzen in dreierlei Weise erklärt. Erstens nahm ich an, dass es sich meistens um Zellen handelte, die hinter dem Transversalmeristem liegen und allmählich aus dem meristematischen Teile der Wurzelspitze in die hintere Streckungs- und Dauerzone übergetreten sind. Zweitens, dass die polyploiden Zellen, auch wenn es eben Initialen waren, infolge ihrer geringen Teilungsfähigkeit nach mehrmaliger Chloralisierung die Funktion der Initialen eingebüßt und an diploide Nachbarzellen abgegeben haben. „Es ist dies deshalb möglich, weil sowohl bei *Pisum sativum* als auch bei *Vicia faba*, mit denen ich gearbeitet habe, der Vegetationspunkt durch ein mehrschichtiges Transversalmeristem gebildet wird, in welchem die Initialen verlegt werden können. Die dritte Möglichkeit wäre die, dass auch in vegetativen Zellen mit doppelwertigen Kernen eine Reduktion ähnlich wie bei der Meiose eintreten könnte und zwar so, dass eine auf die Hälfte reduzierte Chromosomenzahl in einem gewissen Stadium autoregulatorisch gebildet würde“ (l. c. p. 240). Zu diesen drei Möglichkeiten fügte ich später noch zwei weitere hinzu. Erstens die Reduktionsmöglichkeit der Chromosomenzahl durch multipolare Mitosen. Solche Mitosen wurden bereits mehr-

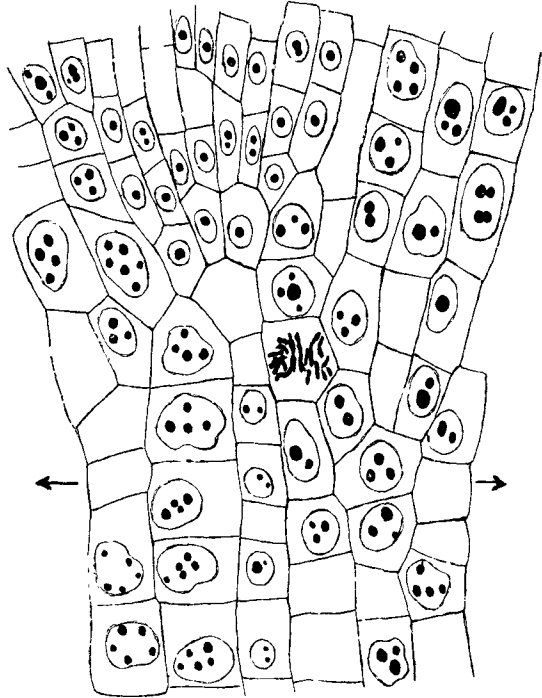


Fig. 3. Aus dem Längsschnitt durch eine mixoploide Seitenwurzel von *Vicia faba*. Die Lage des Transversalmeristems ist durch Pfeile angegeben. Ein diploider Zellstrang verläuft ununterbrochen aus dem Wurzelkörper in die Columella in der Mitte von polyploiden Zellreihen.

beobachtet und auch durch äussere Einflüsse hervorgerufen. Zweiten-

durch Abtrennung polyploider Zellgruppen durch metakutisierte Membranen vom diploiden Gewebe.

Das Perikambium ist nach mehrfacher Chloralisierung der Keimwurzeln von *Vicia faba* ein Mosaik von verschiedenen hoch polyploiden Zellen (Tafel 1, obere Figur). Das Transversalmeristem der aus einem solchen Mosaik entstehenden Seitenwurzeln kann schon von Anfang an mixoploid sein und man gewahrt dann am Querschnitt durch dieselben neben diploiden auch mehrere polyploide Stränge oder Sektoren (Tafel 4). Vergleicht man Querschnitte durch mehrere solcher Wurzeln, besonders wenn man die Grenzen einzelner polyploider und diploider Bezirke einzeichnet, dann sieht man, dass keine regelmässige Verteilung der verschiedenwertigen Zellen bei der Anlage solcher Wurzeln bevorzugt wurde mit Ausnahme der Tatsache, dass die diploiden Zellen meist an der Peripherie und im Plerom angehäuft sind. Ich verweise dabei auf die Tafel 4. Die polyploiden Zellen sind meist im Periblem vertreten. An der Peripherie werden dieselben wie bereits erwähnt wurde, leicht ausgeschieden, was im Periblem schwer möglich ist. Sonst lässt sich jedoch über die Verteilung der verschieden hoch ploiden Gewebe im Wurzelkörper keine Regel aufstellen.

Wenn man Serien von Mikrotomschnitten durch mixoploide Spitzen verfolgt, bemerkt man, dass in einigen Wurzeln die verschiedenwertigen Zellstränge oder Sektoren kontinuierlich aus dem Wurzelkörper durch das Transversalmeristem bis in die Wurzelhaube verlaufen. Das bedeutet, dass das Meristem auf beiden Seiten gleichwertige Zellen abtrennt, vielleicht darum, weil es einschichtig ist. In anderen Wurzeln ist jedoch die Anordnung der polyploiden Stränge in der Haube anders als im Wurzelkörper. Das beweist, dass für die Haube andere Initialen fungieren, als für den Wurzelkörper, anders ausgedrückt, das Transversalsystem ist hier wenigstens zweischichtig, die Initialen einer Schicht fungieren für die Haube, die anderen für den Wurzelkörper. Auch kann in einem mehrschichtigen Transversalsystem eine Initialschicht durch die benachbarte vertreten werden. So können einige Fälle erklärt werden, bei denen im Wurzelkörper einige polyploide Stränge plötzlich aufhören und von diploiden Zellen abgelöst werden, wie ich das schon im Jahre 1904 für möglich hielt.

LEVAN fand 1938 (nach CLOWES, 1959), dass nach einer Kolchizinierung polyploide Zellen in der Wurzel von *Allium cepa* zufällig und ungleichmässig verteilt waren. LEWIS (1951, nach CLOWES 1959) bestreitet, dass diploide Zellen die polyploiden verdrängen. CLOWES (1959) behauptet, dass die Zahl der Initialen in den Wurzelspitzen bei den Angiospermen immer gross ist und glaubt nicht, dass alle von einer einzigen oder von einigen wenigen stammen, auch wenn sie während des Wurzelwachstums entstanden sind. Er machte Versuche mit operativen Eingriffen in die Wurzelspitze und die Resultate stimmten mit der Voraussetzung eines grossen Promeristems überein. DAVIDSON (1959) benützte X-Strahlen um bei *Vicia faba* Chromosomenaberrationen zu erzielen und verfolgte dann die Bildung von Seitenwurzeln an der bestrahlten Wurzel drei bis vier Wochen nach der Bestrahlung. Eine von den Wurzeln besass fünf verschiedene Chromosomenaberrationen neben normalen Zellen. Es haben also wenigstens 5 verschiedene Zellen an der Bildung der Seitenwurzel teilgenommen, aber es haben dies sicher mehr als 6 getan. CLOWES (1959) spricht die Überzeugung aus, dass bei den Dikotylen keine Wurzelspitze ein ganz stabiles Urmeristem besitzt, wie es wahrscheinlich die Stammspitzen haben. Wenn die Spitze durch Einschnitte oder durch Einführung einer abweichenden Zelle unterbrochen wird, ändert sich die Organisation des Meristems. Die Entwicklung und Veränder-

lichkeit des Wurzelvegetationspunktes wird ausführlich von GUTTENBERG, 1955 und 1955a, sowie von CLOWES 1959 beschrieben und diskutiert.

Zu den fünf oben angeführten Vorgängen, die zur Diploidisierung führen können, kann ein sechster hinzutreten und zwar das Absterben hoch polyploider Zellen (NĚMEC, 1962). Durch alle diese Vorgänge lässt sich erklären, wie es möglich ist, dass Seitenwurzeln, welche ursprünglich neben diploiden mehrere polyploide Zellstränge, Zellkomplexe oder einzelne Zellen enthalten, allmählich ärmer an denselben werden und schliesslich vielleicht rein diploid werden können. Vorläufig kann man sagen, dass dieser oder jener Vorgang gelegentlich realisiert wird, aber es ist nicht daran zu zweifeln, dass jeder spezielle Vorgang auch seine eigene Ursache hat. Dass die Vorgänge zufällig erscheinen, täuscht. Immer macht es den Eindruck, dass die polyploiden Zellen oder Zellverbände in den mixoploiden Spitzen wie fremde Elemente wirken, allerdings nur dort, wo die diploiden Zellen eine grosse Mehrheit darstellen. Bei einer Majorität polyploider Zellen jedoch kann wahrscheinlich umgekehrt eine Ausscheidung der diploiden Zellen erwartet werden. Wahrscheinlich befand sich die in Textfigur 4 dargestellte Wurzelspitze (NĚMEC 1962) auf dem Wege zur völligen Polyploidisierung. Der auf Tafelfigur 4 (NĚMEC 1961) dargestellte Querschnitt durch eine Seitenwurzel zählt im ganzen 556 Zellen, von denen 158 diploid und 398 polyploid sind. Es ist nicht ganz ausgeschlossen, dass diese Wurzelspitze mit der Zeit rein polyploid hätte werden können.

Literatur

- CLOWES, F. A. L.: Root apical meristems in *Fagus silvatica*. — New. Phytol. **49** : 248—268, 1950.
 CLOWES, F. A. L.: Apical meristems of roots. — Biol. Reviews **34** : 501—529, 1959.
 DAVIDSON, D.: A method for estimating mitotic rates in *Vicia* roots after X-radiation. — Brit. Journ. Radiol. N. S. **32** : 612—614, 1959.
 GUTTENBERG, H. v.: Die Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes. — Naturw. Rundsch. **10** : 385—388, 1955.
 GUTTENBERG, H. v., BURMEISTER, J., BROSELL, H. J.: Studien über die Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes der Dikotyledonen. II. — Planta **46** : 179—222, 1955a.
 NĚMEC, B.: Über mixoploide Wurzelspitzen. — Biol. Plant. **3** : 253—264, 1961.
 NĚMEC, B.: Über Restitution der mixoploiden Wurzelspitzen und über die Teilungsfähigkeit polyploider Zellen. — Biol. Plant. **4** : 161—169, 1962.

Богумил Немец (Чехословацкая академия наук)

Образование и развитие миксоплоидных боковых корней

После несколько раз повторяемого воздействия хлоралгидратом на прорастающие корни боба (*Vicia faba* L.) возникает в наружном слое плеромы и внутреннем перилеме много полиплоидных клеток, из которых возникает трансверсальная меристема боковых миксоплоидных корней. В возникновении каждого из них принимает участие несколько, в среднем около 30 клеток, и вследствие их активности присутствуют в корне кроме диплоидных также и несколько полиплоидных тяжей или секторов. Инициалы боковых корней могут делиться или в двух направлениях как камбий или

только в одном, отделяя клетки или только для калиптры или только для собственного корня. В образовании боковых корней в главных конях, на которые воздействовали хлоральгидратом, может принять участие несколько слоев клеток. По ходе развития миксоплоидных корней возможно замещение определенного слоя инициал соседним слоем, вследствие чего возможна остановка образования определенного тяжа или сектора на верхушке корня. Диплоидная и миксоплоидная ткань могут явиться на поперечном срезе корнем весьма неравномерно распределенными. Несмотря на это могут иметь миксоплоидные корни внешнюю форму довольно нормальную, неправильные очертания возникают вследствие исключения полиплоидных ребер из дальнейшего развития корней или у рас эуделических и аморфных.

В корнях, в которых полиплоидные клетки находятся в меньшинстве, действуют последние как чужие элементы и постепенно разным образом исключаются из дальнейшего развития. В корне происходит, следовательно, своего рода «самоочистка», которая может привести к его диплоидизации. Однако, весьма вероятно, что в верхушках, которые построены в преобладающей степени из полиплоидных клеток, может происходить в противоположный процесс, проводящий к их полиплоидизации.