

Heilungsvorgänge gequetschter Wurzelspitzen

BOHUMIL NĚMEC*

Eingegangen am 6. Dezember 1962

Abstrakt. Wurzelspitzen von *Pisum sativum* wurden zwischen zwei konvergenten Gläsern gequetscht und der weiteren Entwicklung überlassen. Schon nach 48 Stunden waren alle um das Plerom herum entstandenen Risse durch kallos vergrößerte Perikambiumzellen dort, wo das Perikambium differenziert war, gefüllt. Soweit das Plerom in Verbindung mit der Initialzone verbunden blieb, wuchs es gleichmässig mit dem Periblem weiter. Wurde es jedoch von den Initialen abgerissen, so hörte es auf zu wachsen. Wenn die Spitze des Pleroms abgerissen wurde, differenzierte sie sich nicht weiter, sondern verblieb als schwach wucherndes Gewebehöckerchen ohne Differenzierung. Die grösste prospektive Potenz besitzt das Plerom, die geringste das Periblem. Sofern das Plerom mit der Initialzone in Verbindung bleibt, beginnt die Spitze am dritten oder vierten Tage normal weiter zu wachsen, wurde es jedoch beim Quetschen von den Initialen abgerissen, so entstehen an der Keimwurzel Seitenwurzeln. Zur völligen Isolierung lebender Zellen und ihre Mischung kommt es in den gequetschten Wurzelspitzen nicht.

Die meristematische Wurzelspitze ist ein gut geeignetes Material zur Untersuchung der Restitutions und Heilungsprozesse, über die ich eine umfangreiche Arbeit (NĚMEC 1904) veröffentlicht habe. In derselben fehlen jedoch Mitteilungen über Kernübertritte, welche bei der Verwundung vor sich gehen können und über Differenzierung sowie prospektive Potenz einzelner Gewebekomplexe, worüber ich in der nachfolgenden Abhandlung einige neue Berichte bringe. Die Wurzelspitzen wurden durch Quetschung verwundet, deren Folgen bisher wenig untersucht worden sind.

Material und Methodik

Vor mehreren Jahren habe ich Wurzelspitzen von *Pisum sativum* L. und *Vicia faba* L. zwischen zwei Gläsern gequetscht, zunächst um mich zu überzeugen, ob dadurch Kernübertritte zu erzielen sind. Um die Quetschung einigermassen regulieren zu können, habe ich einen kleinen Apparat konstruiert, der es ermöglichte den Druck durch eine feine Schraube herzustellen. Obwohl die Folgen der Quetschung im Inneren der Wurzelspitzen recht verschieden waren, konnten sie doch in einige Gruppen verteilt werden.

Die Wurzelspitzen wurden sofort fixiert, oder 48 Stunden in Sägespänen wachsen gelassen und nachher in Pikrin- Eisessig- Schwefelsäure (NĚMEC et cons. 1961) fixiert, in Parakarmin durchgefärbt und in Paraffin geschnitten. Wie die Aufnahmen einiger hier reproduzierter Schnitte beweisen, hat sich diese Methode gut bewährt. Im vorigen Jahre wurden die Schnittserien nochmals durchmustert um ein Bild der Art und Weise zu geben, wie die Heilung der in den

* Adresse: Na Václavce 7, Praha-Smíchov

Wurzelspitzen zerstörten Gewebe vor sich gegangen ist. Denn die Spitzen wiesen schon während dieser 48 Stunden Wachstum, Krümmungsfähigkeit und Heilung auf. Nach weiteren 48 Stunden wuchsen einige der gequetschten Wurzeln schon normal weiter, an Wurzeln, welche schwach oder gar nicht wuchsen, erschienen am fünften Tage Seitenwurzeln.

Ergebnisse

Am einfachsten waren die Verhältnisse in Wurzelspitzen von *Pisum sativum*, deren parenchymatische perikambiale Zellschicht wohl mit einigen Nachbarzellen zusammen zerdrückt waren, wobei jedoch das Plerom mit dem Scheitelmeristem verbunden blieb (Taf. 1). Der jüngste Abschnitt des Pleroms weist recht wenig Zellteilungen auf. In einer weiteren Entfernung vom Initialmeristem erfuhren die inneren Perikambialzellen mehrere tangentielle Teilungen, an denen sich aber auch die inneren Periblemzellen beteiligen konnten. In noch weiter entfernten Teilen der Wurzelspitze vergrösserten sich die Perikambialzellen (SCHUEP 1926) kallusartig und man konnte deutlich erkennen, dass das Kallusgewebe, welches den Riss im Gewebe erfüllte, vom Plerom stammte. Die kallusartigen Zellen teilten sich in dieser vom Initialgewebe schon ziemlich entfernten Zone der Wurzelspitze nicht mehr. Die Substanz aus den zerdrückten Zellen ist homogen, färbt sich diffus mit Parakarmin und wird durch die kallusartigen Zellen an die Periblemschichten angedrückt. Die Kolumella der Wurzelhaube enthält noch einen Rest der Statolithenstärke.

Der auf Tafel 2 reproduzierte Längsschnitt zeigt rechts einen zwischen dem Plerom und Periblem verlaufenden Riss, zu dem sich noch ein zweiter, im Plerom verlaufender gesellt. Dieser ist von grossen kallosen Zellen erfüllt und erscheint völlig geheilt. Der jüngste Teil des Pleroms weist unregelmässige Zellteilungen auf und ist durch kallose Zellen vom weiteren Abschnitt des Pleroms abgetrennt. Die Risse auf der linken Seite des Pleroms sind schon verheilt. Ziemlich weit in der Initialzone beginnen sich Perikambialzellen zu teilen oder sich kallos zu vergrössern. Die Kolumella der Wurzelhaube enthält noch einige Stärkekörner.

Weiter gibt es zerquetschte Wurzelspitzen, deren Plerom an seinem Ende sowie an seinen Seiten vom umgebenden Meristem abgerissen wurde (Taf. 3 und 4). Das Plerom bleibt in diesem Fall im Längenwachstum hinter jenem des Periblems bedeutend zurück. Das Gewebe des Pleroms behält an seinem Ende das meristematische Aussehen, einige Zellen können sich unregelmässig teilen, aber es entsteht hier kein Kallus. In einer weiteren Zone beginnt das Perikambium sich kallusartig zu entwickeln und füllt schliesslich den Riss, welcher durch die Quetschung entstanden ist, völlig aus (Tafel 3). In den von der Spitze am weitesten entfernten Zonen kann es noch ungefüllte Lücken im Pleromkallus geben (Tafel 4). In der mittleren Zone konnte der Riss schon völlig geheilt sein (Tafel 4, rechte Hälfte der Wurzel). Am wenigsten teilen sich hier die Zellen des meristematischen Pleromkegels. Das kallusartige Gewebe wächst vom Perikambium oder von den Schichten des Pleroms aus, wenn in demselben ein Riss entsteht (Tafel 2, 4). Zu intensiver Zellteilung werden im Perikambium Zellen besonders im Xylemsektor angeregt, wo sonst Seitenwurzeln angelegt werden. Da können sich auch Zellen der inneren Periblemschichten an der Teilung beteiligen.

Kernübertritte konnten besonders im meristematischen Teile der Wurzelspitzen beobachtet werden. Die Kernteilungen gingen mitotisch vor sich. Selten kamen noch verschmelzende Kerne vor, welche amitotische Teilung vortäuschen konnten.

Die Kolumellazellen der Wurzelhaube enthielten in Wurzeln mit abgetrenntem Pleromkegel (Tafel 3 u. 4) keine Statolithenstärke mehr. Vier oder fünf Tage nach der Quetschung begannen bei den meisten Wurzeln die Spitzen intensiv zu wachsen. Wo das nicht geschah, begannen an den Wurzeln endogen angelegte Seitenwurzeln zu wachsen.

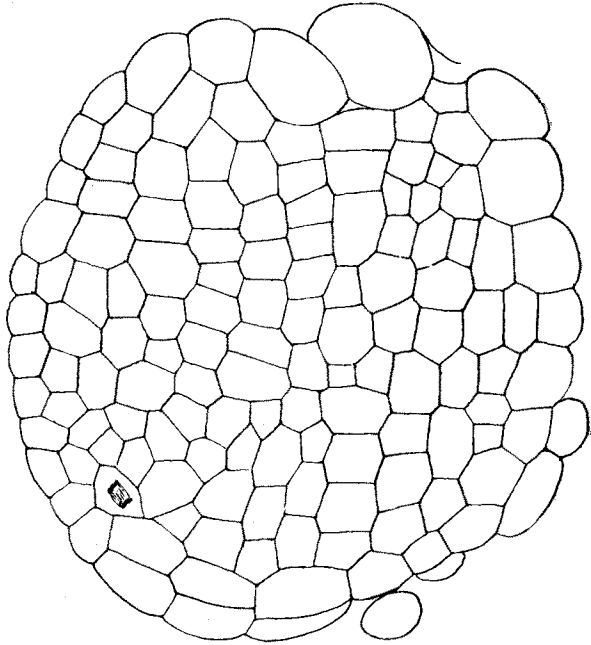


Abb. 5 Durch Quetschung der Wurzel von *Pisum sativum* isolierte Pleromspitze. Zwei Tage nach der Verwundung fixiert.

In einigen Wurzeln wurde der Pleromkegel von den Initialzellen sowie vom Plerom abgetrennt. Es entstand ein rundlicher Zellklumpen, in welchem seltene Mitosen zu finden waren, an der Peripherie begannen sich einige Zellen kallusartig zu vergrössern (Abb. 5).

Diskussion

In den meisten vielzelligen Pflanzen differenzieren sich einzelne Zellen oder ganze Zellenkomplexe zu spezieller Funktion, was für gewöhnlich auch mit einer speziellen Wachstumsart und Struktur verbunden ist. Die Differenzierung wird standhafter, je höher der systematische Rang der betreffenden Pflanze ist. Den höchsten Grad der Differenzierung erreichen die Gewebe bei den dikotylen Holzpflanzen. Wenn die Initialen der Stengel, Wurzeln ev. auch der Blätter anfangs totipotent sind, so verlieren sie häufig ihre Totipotenz während der Differenzierung und vermögen an der Wundheilung, Regeneration oder Reproduktion nicht mehr teilzunehmen. Die Differenzierung kann einzelne Zellen (z.B. Raphidenzellen) oder einzelne Zellreihen und Schichten oder mehrschichtige Komplexe betreffen (LOPRIORE 1896). Bei den meisten Gefäßpflanzen verliert die Epidermis und die Primärrinde, ausgenommen

einige Bezirke, die Fähigkeit zu organogener, ja sogar auch zur Heilungstätigkeit, dieselbe bleibt meist auf das durch die Endodermis umgrenzte Gewebe beschränkt. Diese Verhältnisse und Fähigkeiten lassen sich nur durch Versuche ergründen. Besonders wichtig sind Regenerationsversuche sowie Kulturen einzelner Pflanzenteile oder Gewebe, schliesslich auch Kulturen einzelner Zellen. Ich verweise auf meine im Jahre 1904 veröffentlichten Studien über die Regeneration. Kulturen einzelner Wurzelteile sowie einzelner Gewebe hat mit gutem Erfolg REINHARD (1954) unternommen. Über die Resultate seiner Versuche berichtet er zusammenfassend Folgendes:

Explantate aus der Initialzone sowie aus dem ihr anliegenden Haubengewebe ergaben unregelmässig wuchernde Gewebehöcker ohne weitere Differenzierungen. Die Haubenzellen wurden abgestossen. Zweitens wurden Gewebestücke in Kultur genommen, welche die Initialen der Wurzel sowie die 0,1—0,2 mm dahinter gelegenen Zellen enthielten. Die Zellen strecken sich. Der Entwicklungsgang dieser Explantate besteht wesentlich in einer Auflösung des normalen Gefüges am Vegetationspunkt, und im Auswachsen der Zellen zu einem mehr oder weniger kallusartigen Gewebe. Einige Kulturen stellen in diesem Stadium ihre Entwicklung ein, in anderen bilden jedoch die Explantate neue, normale Seitenwurzeln. Weiter wurden Gewebestücke kultiviert, welche der Zone der partiellen Regeneration (0,5—0,7 mm hinter der Spitze) entnommen wurden und nur Pleromgewebe enthielten. Diese Gewebestücke wuchsen nach allen Richtungen geschwulstartig zu unregelmässigen Gewebekomplexen aus. Ihre peripheren Zellen waren gross und plasmaarm. Zellgewebe, welches nur Pleromzellen enthielt, lieferte normal differenzierte Wurzelrinde und bildete zahlreiche Wurzelhaare.

In meinen Versuchen kam es nur einigemal zur völligen Trennung der Initialzone vom Nachbargewebe. Dieser Zellenkomplex stellte seine weitere Differenzierung ein wie in Reinhard's Versuchen, einige Zellen der Peripherie vergrösserten sich kallusartig (Textfigur). Im meristematischen Endteil des Pleroms gehen anfangs nur wenig unregelmässige Zellteilungen vor sich (Tafel 1 u. 2). In einer weiteren Entfernung dort, wo beim Quetschen die innere Rindenschicht oder auch eine Perikambialschicht zerrissen wurde, beginnen die Perikambialzellen sich kallusartig zu vergrössern und den durch die Quetschung rings um das Plerom entstandenen Riss zu füllen (Tafel 1, 3). Demgegenüber beteiligt sich das Periblem an der Heilung nicht. Die jüngsten Zonen des Pleromkegels weisen Zellteilungen auf (Tafel 4), aber sie wuchsen nicht kallusartig, wie die Perikambialzellen der älteren Zonen. Während in den älteren Zonen der das Plerom umgebende Riss schon durch kallusartige Zellen gefüllt ist, bleiben in den jüngsten Zonen der Wurzelspitzen leere Räume erhalten (Tafel 1, 3, 4).

Durch das Plerom strömt das Kohlenhydrat offenbar akropetal, welches sich in der Kolumella als Stärke kondensiert. Denn wenn das Plerom von der Initialzone abgerissen wird, so verschwindet in zwei Tagen die Statolithestärke. Gleichzeitig hört jedoch das Plerom zu wachsen auf, obwohl es durch den akropetalen Strom Material genug bekommen kann. Wahrscheinlich steht das Wachstum der jüngsten Zonen des Pleroms in Korrelation mit der Initialzone.

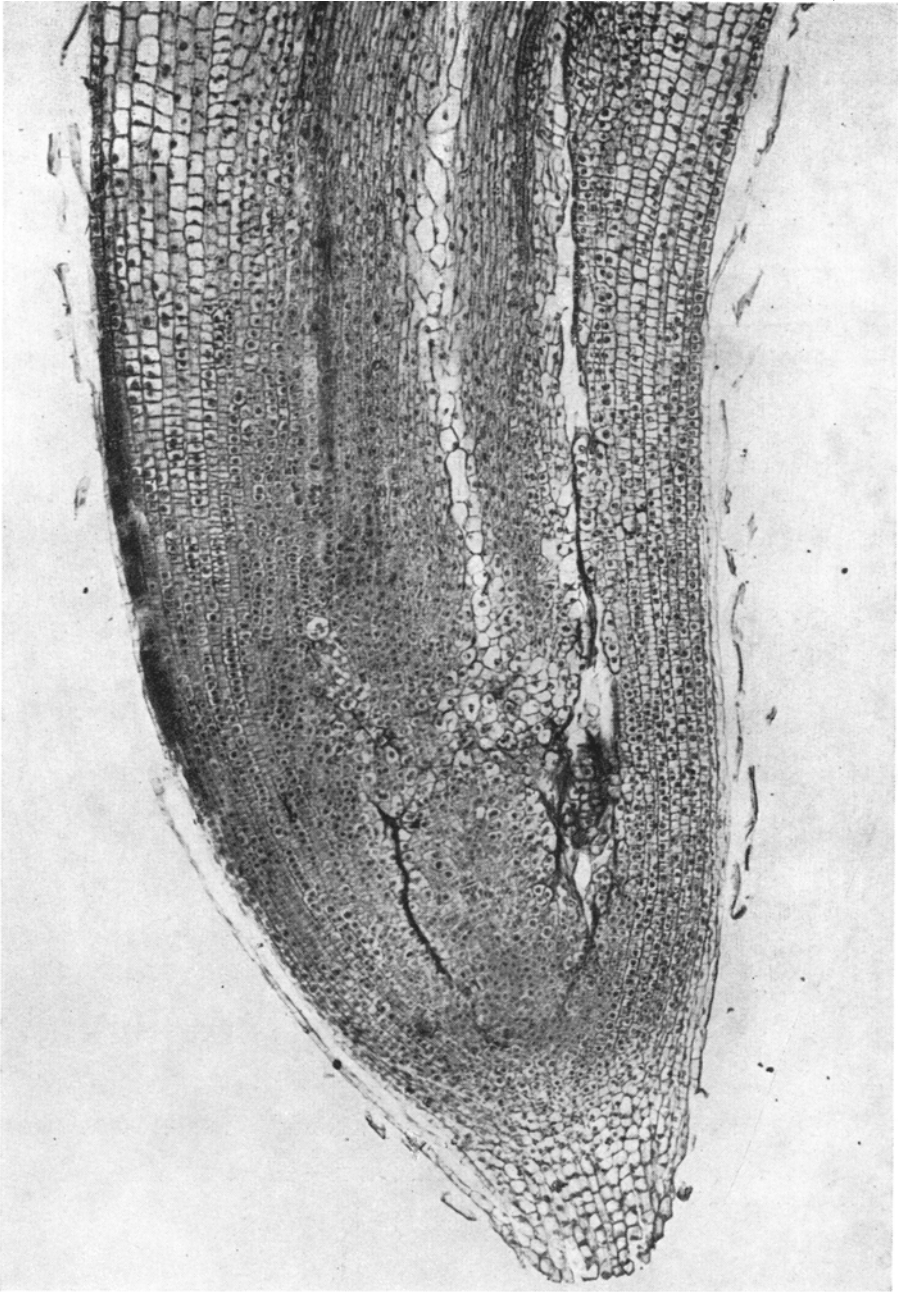
Das Periblem besitzt keine grosse perspektive Potenz. Hingegen kann das

B. NĚMEC
HEILUNGSVORGÄNGE GEQUETSCHTER WURZELSPITZEN



Tafel 1. Medianer Längsschnitt durch eine gequetschte Spitze einer Keimwurzel von *Pisum sativum*. Das Plerom ist mit der Initialzone verbunden geblieben. Der Riss im Gewebe der Spitze ist durch ein Kallusgewebe gefüllt. Zwei Tage nach der Verwundung. 110 : 1.
Foto Dr. A. Lux.

B. NĚMEC
HEILUNGSVORGÄNGE GEQUETSCHTER WURZELSPITZEN



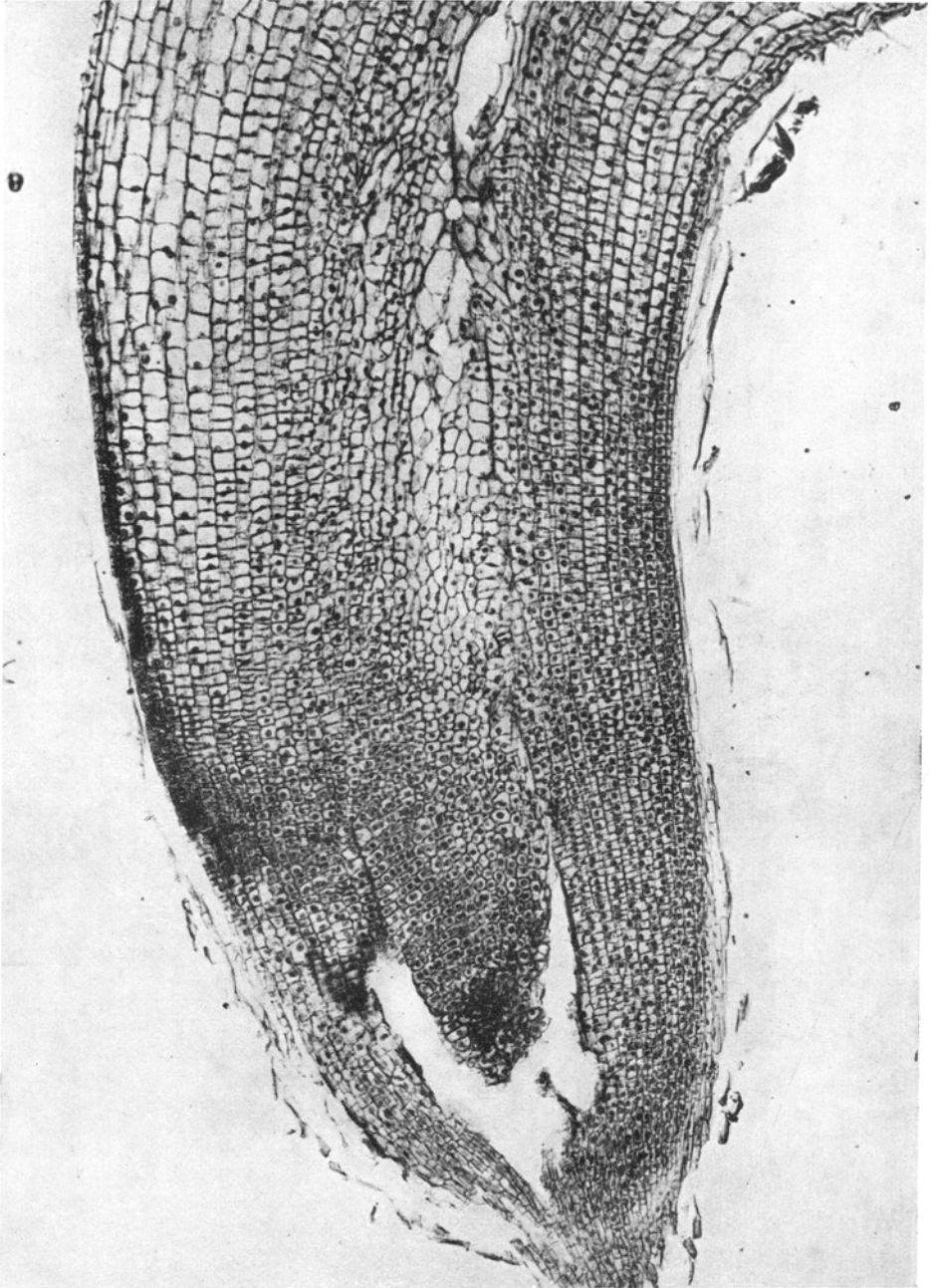
Tafel 2. Medianer Längsschnitt durch eine gequetschte und zwei Tage nachher fixierte Sepizt der Keimwurzel. Das Plerom hängt noch mit der Initialzone zusammen. Der Riss im Plerom ist durch kallusartige Zellen gefüllt. 160 : 1. Foto Dr. A. Lux.

B. NĚMEC
HEILUNGSVORGÄNGE GEQUETSCHTER WURZELSPITZEN



Tafel 3. Längsschnitt durch eine gequetschte und zwei Tage nachher fixierte Keimwurzel. Das Plerom ist von der Initialzone abgerissen und wächst viel langsamer als die peripheren Schichten der Wurzelspitze. 110 : 1. Foto Dr. A. Lux.

B. NĚMEC
HEILUNGSVORGÄNGE GEQUETSCHTER WURZELSPITZEN



Tafel 4. Längsschnitt durch eine gequetschte Wurzelspitze, Das Plerom ist von der Initialzone der Wurzelspitze abgerissen und ist im Wachstum zurückgeblieben. Der Längsriss ist durch Perikambialzellen meist schon geheilt. 160 : 1. Toto Dr. A. Lux.

Plerom, wie REINHARD (1954) bewiesen hat, normal differenzierte Wurzelrinde und Rhizodermis bilden. Es vermag auch Risse, welche in seinem Inneren entstehen, zu heilen (Tafel 2). An der Peripherie des Pleroms beteiligen sich an der Heilung der Quetschwunden durch kallusartiges Auswachsen fast ausschliesslich Zellen der Perikambiumsichten (Tafel 1, 2, 3).

Beim Quetschen werden zunächst die dünnen Wände der äusseren Perikambialsichten zerrissen und die betroffenen Zellen sterben ab. So entstehen Risse, welche zunächst dort geheilt werden, wo schon das Perikambium differenziert ist (Tafel 1, 3). Aber durch ergiebigen Druck können die Protoplasten auch ohne Zerreißen der Membranen beschädigt werden. Es können, wie ich mich am Mesokotyl der Zea-Keimlinge überzeugt habe, im Zytoplasma Koagulationen vor sich gehen; wenn es zu Kernübertritten kommt, können ganze Stränge von Zytoplasma koagulieren. Wahrscheinlich werden auch Wurzelspitzen der Erbse durch Quetschung ähnlich beschädigt.

Sofern das Plerom mit den Initialen in Verbindung bleibt, kann die Wurzelspitze nach drei oder vier Tagen weiter wachsen, ist jedoch die Verbindung unterbrochen, so entstehen in verschiedener Entfernung von der Spitze Seitenwurzeln. Nie lösten sich durch den Druck lebende Zellen völlig voneinander, nie entstand eine unregelmässige Mischung von Zellen, wie es z.B. bei Hydra geschehen kann.

Literatur

- LOPRIORE, G.: Über die Regeneration gespaltener Wurzeln. — Nova Acta Acad. Leopold. Bd. 66, 1896.
 NĚMEC, B.: Studien über die Regeneration. — Berlin 1904.
 NĚMEC, B. et cons.: Botanická mikrotechnika. (Botanische Mikrotechnik). — Praha 1961.
 REINHARD, Z.: Beobachtungen an in vitro kultivierten Geweben aus dem Vegetationskegel der Pisum-Wurzel. — Ztschr. f. Bot. 42 : 353—376, 1954.
 SCHUEPP, O.: Meristeme. — Hdb. d. Pflanzenanatomie IV. — Berlin 1926.

B. NĚMEC, Československá akademie věd, Praha: **Pochody hojení v rozmačknutých vrcholech kořenových.** — Biol. Plant. 6 : 73—78, 1964.

Kořenové vrcholy hrachu (*Pisum sativum*) rozmačknuté mezi dvěma sbíhavými sklíčky již během dvou dnů zahojily trhliny ve tkáni obklopující plerom tam, kde bylo diferencováno perikambium. Plerom roste dále, pokud zůstal ve spojení s vrcholovými iniciálami. Byl-li od nich odtržen, přestává růst a byl-li od něho odtržen meristematický jeho konec, vznikne z něho pletivná hruška, která se dále nediferencuje. Plerom má v kořenovém vrcholu největší prospektivní potenci, zvláště jeho perikambium, nejmenší potenci má periblem. Vrchol rozmačknutého kořenu, pokud plerom zůstal ve spojení s iniciálami, počne již třetího nebo čtvrtého dne růst dále. Odtrhl-li se plerom od iniciál, vznikají na nejvzdálenějších částech kořenu postranní kořeny. Rozmačknutím nevzniká směs izolovaných živých buněk.

Б. НЕМЕЦ, Чехословацкая академия наук, Прага: **Процессы заживления в раздавленных корневых верхушках.** — Biol. Plant. 6 : 73—78, 1964.

Корневые верхушки гороха (*Pisum sativum*) раздавленные между двумя стеклами, заживают уже в течение двух дней трещины в ткани, окружающей плерому в тех местах, в которых дифференцирован перикамбий. Плерома растет дальше в том случае, когда сохранилась связь с верхушечными инициалами. В случае, когда от них оторвана, прекращает рост и если от нее оторван ее меристематический конец, то из него возникает комочек ткани, который дальше не дифференцируется. Плерома обладает в кор-

невой верхушке самой перспективной потенцией, особенно ее перикамбий, самой низкой потенцией обладает периблема. Верхушка раздавленного корня в том случае, когда плерома осталась связанной с инициалами, уже третий или четвертый день начинает расти дальше. Оторвана ли плерома от инициал, возникают на самых отдаленных частях корня посторонние корни. Раздавлением не возникает смесь изолированных живых клеток.