

Dichotomie der mixoploiden Wurzelspitzen

BOHUMIL NĚMEC*

Eingegangen am 8. Jänner 1964

Abstrakt. Einige durch Chloralhydratbehandlung erzielte mixoploide Wurzelspitzen von *Vicia faba* verzweigen sich dichotomisch und es hat sich herausgestellt, dass die Dichotomie in jenen Wurzeln vor sich geht, welche einen polyploiden axialen Strang, der bis in das Transversalmeristem hineinragt, enthalten. Zu beiden Seiten dieses Streifens differenziert sich durch entsprechend orientierte Zellteilungen je ein neues Transversalmeristem. Wenn der polyploide Streifen nicht axial verläuft, so spaltet sich die Wurzelspitze in einen stärkeren weiter wachsenden und einen schwächeren, meist sein weiteres Wachstum einstellenden Teil. Da sich die polyploiden meristematischen Zellen in einem diploiden Gewebe als fremde Elemente verhalten können, was sich in den häufig vorkommenden Chorisen äussert, so kann die Dichotomie der mixoploiden Wurzelspitzen durch eine Schwächung der normalen Korrelationen zwischen den Initialzellen erklärt werden, ähnlich wie wenn die Wurzelspitze durch einen medianen Längsschnitt angeschnitten wäre. Da werden, wie seinerzeit LOPRIORE (1896) gezeigt hat, die beiden Hälften der Wurzelspitze restituiert und wachsen als zwei selbständige Wurzeln weiter. Verläuft der Einschnitt nicht median, so stellt der schwächere Teil der Wurzelspitze sein Wachstum früher oder später meist ein. Normal dichotomisch sich verzweigende Wurzeln tun das ohne auslösende Wirkung polyploider, axial verlaufender Zellstreifen.

Unter Dichotomie versteht man eine gabelige Verzweigung von Pflanzenorganen in zwei wenigstens anfangs gleich gestaltete und gleich grosse Teile. Sie erscheint regelmässig bei bestimmten Algen, Lebermoosen und bei einigen Gefässpflanzen (Lycopodiaceen, Farnen, *Isoetes*, *Abies*). Wurzeln teilen sich dichotomisch zuweilen bei Pflanzen, deren Stämme sich nur monopodial verzweigen, z. B. bei den Cycadeen und einigen Koniferen. Aber das geschieht nur in Wurzeln, welche symbiotische Mikroorganismen beherbergen, wie das bei den eben genannten Gymnospermen der Fall ist. Die sogenn. Korallenwurzeln der Cycadeen, welche ans Licht wachsen, enthalten Cyanophyzeen (*Anabaena*) und verzweigen sich dichotomisch (Fig. 2). Wenn zu sterilen Kulturen einiger Koniferen Heteroauxin zugesetzt wird, so beginnen sich die Wurzelspitzen dichotomisch zu verzweigen. Die Bakterienknöllchen der *Elaeagnus*-Wurzeln teilen sich ebenfalls dichotomisch. Wahrscheinlich wird bei den Cycadeen und bei *Elaeagnus* die Dichotomie durch Heteroauxin, welches die Symbionten ausscheiden, ausgelöst.

* Adresse: Na Václavce 7, Praha-Smíchov

Die Stamm- und Wurzelspitzen der Gefäßpflanzen werden entweder von je einer einzigen Terminalzelle oder von einer Gruppe von Initialzellen eingenommen, welche meistens dauernd teilungsfähig bleiben. Sehr einfach geht die Dichotomie bei der braunen Alge *Dictyota* vor sich, deren jede Thallusschleife eine einzige Terminalzelle besitzt. Dieselbe teilt sich median in zwei gleich grosse Tochterzellen (NĚMEC 1930, Fig. 234), deren jede zum Ausgang eines Seitenzweiges wird. Aber schon unter den Algen gibt es Gattungen, die eine Terminalzelle besitzen, welche jedoch zur Anlage des Seitenzweiges eine kleine Tochterzelle aus ihrem Inhalte ausschneidet (*Stypocaulon*, NĚMEC 1924).

Bei den Jungermanniazeen, die sich scheinbar dichotomisch verzweigen, teilt sich die Terminalzelle nicht in zwei gleich grosse Tochterzellen, welche die Anlage von zwei Gabelzweigen wären, sondern die Terminalzelle für einen scheinbaren Gabelzweig entsteht durch Teilung eines aus der Terminalzelle stammenden Segmentes (NĚMEC 1906 Fig. 2, 3; 1930 Fig. 286). Wenn auch zuweilen beide Terminalzellen, d. h. die ursprüngliche und die aus einem Segment entstandene in ihrem weiteren Entwicklungsgang gleich gestalteten Stämmchen Ursprung geben, so handelt es sich dennoch um keine wirkliche Dichotomie, sondern um eine monopodiale Verzweigung (NĚMEC 1906).

In Organen, welche an ihrem Scheitel mehrere Initialzellen enthalten, beginnt die Dichotomie dadurch, dass sich die medianen Initialen zu teilen aufhören und es organisieren sich zwei neue Initialgruppen. Da handelt es sich um eine wirkliche Dichotomie (NĚMEC 1923, 1930, p. 391 ff, 1938). Die Tatsache, dass durch Zusatz von Heteroauxin zu Koniferenwurzeln ihre Dichotomie aufgelöst werden kann, beweist, dass auch äussere Einflüsse eine Gabelung der Wurzelspitzen verursachen können.

Ein medianer Längseinschnitt in die Wurzelspitze verursacht, wenn er wirklich median geführt wurde, eine Seitenregeneration der beiden Hälften und dadurch eine scheinbare Dichotomie. Jedoch bewirken schon ziemlich kleine Abweichungen des Einschnittes von der Mediane, dass der stärkere Teil viel mächtiger wächst als der schwächere, welcher dann früher oder später sein Wachstum ganz einstellen kann.

Dichotomie mixoploider Wurzelspitzen

In meinen vorherigen Mitteilungen über mixoploide Wurzelspitzen (NĚMEC 1961, 2, 3) habe ich nachweisen können, dass sich polyploide Zellen in einer Gemeinschaft von diploiden Zellen vielfach wie fremde Elemente betragen können. Sie werden häufig aus dem Verbande der diploiden meristematischen Zellen ausgeschieden und dies kann zur Diploidisierung der mixoploiden Wurzelspitzen führen. Am leichtesten können polyploide Zellstreifen oder Stränge ausgeschieden werden, welche sich an der Peripherie der Wurzelspitze befinden (NĚMEC 1961 Textfig. 3, Taf. Fig. 2, 10). Manchmal werden samt polyploiden auch einige mit ihnen vermengte diploiden Zellen ausgeschieden, jedoch bilden die polyploiden Zellen im ausgeschiedenen Gewebe die Mehrzahl.

Diese Beobachtungen brachten mich zur Frage, wie sich mixoploide Wurzelspitzen verhalten werden, in deren Mediane durch die Initialengruppe eine Schicht oder ein Strang von polyploiden Zellen verlaufen würde. Da sich die

polyploiden Zellen wie fremde Elemente verhalten können, so wäre es nicht ausgeschlossen, dass sie zu einer Gabelung der Wurzel Anlass geben könnten und zwar als Folge einer Abschwächung der physiologischen Beziehungen aller meristematischen Zellen der Initialengruppe. In der Tat konnte ich mehrere Fälle feststellen, in denen ein Streifen von polyploiden median gelegenen Zellen zur Gabelung der mixoploiden Wurzelspitze Anlass gab.

Wenn mehrere Seitenwurzeln z. B. nach der Dekapitation dicht neben einander angelegt werden, so können fasziierte Wurzeln entstehen, die sich später in mehrere selbständige Wurzeln trennen können. Dies kann jedoch ohne jedwede Mitwirkung von polyploiden median verlaufenden Zellschichten geschehen. Solche Fälle darf man nicht als Gabelung betrachten. Zur Untersuchung darf man nur selbständig entstandene Seitenwurzeln nehmen, die vielleicht ein wenig dicker sind, oder man muss mit einem Zufall rechnen und unter zahlreichen Wurzelspitzen irgendwelche zu finden trachten, welche sich im Stadium einer Gabelung infolge ihrer Mixoploidie befinden. Dies kann sowohl an Längs- als auch an Querschnitten geschehen, wobei bei Längsschnitten nur ein glücklicher Zufall entscheidet, ob die sich neu organisierenden Vegetationspunkte in eine Schnittebene zu liegen kommen. Meistens gelingt es nicht, aber zuweilen doch (Fig. 3, 4).

Beschreibung einzelner Fälle

An medianen Längsschnitten durch Wurzelspitzen, welche sich zur Gabelung vorbereiten, ist in der Mediane immer ein Strang von polyploiden Zellen zu sehen. Er kann verschieden dick sein, in der Wurzel Fig. 3 ist er einschichtig, in der Wurzel Fig. 1 zweischichtig, in der Spitze Fig. 3 und 5 etwa fünfschichtig. Er verläuft verschieden tief in die Spitze, immer jedoch tiefer als die Initialgruppe der meristematischen Zellen. Zu beiden Seiten des polyploiden Stranges differenziert sich eine selbständige Initialengruppe, durch deren Tätigkeit zwei Plerome entstehen. Sie werden von einander durch ein rindenähnliches Gewebe getrennt. Die Wurzelspitzen, welche in Fig. 4 und 5 dargestellt sind, befanden sich im Anfangsstadium der Gabelung, die oberen Initialengruppen sind deutlicher differenziert als die unteren. An dem in Fig. 1 dargestellten Längsschnitt ist das rechts liegende Plerom schon ganz deutlich samt seiner Initialengruppe differenziert, das links gelegene Plerom wurde nicht genau median getroffen, doch ist es an Nachbarschnitten ebenso deutlich zu sehen, wie das rechts verlaufende.

Am besten sind die beiden Plerome auf dem Schnitte in Fig. 3 zu unterscheiden. Der Schnitt hat beim Glätten einige Längssprünge erlitten. In seinem Zentrum verläuft ein mehrschichtiger Strang von polyploiden Zellen, zu seinen beiden Seiten verläuft je ein Plerom, das in einer selbständigen Initialengruppe endigt. Die Anlage der beiden neuen Wurzelspitzen ist deutlich differenziert.

Es ist natürlich, dass nicht alle polyploiden Stränge genau axial verlaufen. Dann kann es zu einer Spaltung der Wurzelspitze in zwei ungleich mächtige Teile kommen, wie es in Fig. 6 zu sehen ist. Die Wurzelspitze hat sich in zwei ungleich starke Teile gespalten, welche durch einen tief in die Wurzelspitze

reichenden Spalt getrennt sind. Es hat hier eine wirkliche Chorise stattgefunden. Aber die Zellen des schwächeren Teiles hörten schon auf sich zu teilen und erscheinen plasmaarm, höchstwahrscheinlich hätte sich nur der links gelegene stärkere Teil weiter entwickelt. Sollen sich beide ungleich mächtige Teile der gespaltenen Wurzelspitze dauernd weiter entwickeln, so darf der Unterschied zwischen ihnen nur gering sein.

Diskussion der Ergebnisse

Es wurde dargelegt, dass sich in einer mixoploiden Wurzelspitze, welche einen axialen Streifen oder Strang von polyploiden Zellen enthält, zwei neue Initialengruppen differenzieren können, die dann zu einer Gabelung der ursprünglichen Wurzelspitze führen. Die beiden Gabeläste können sich in ihrer Stärke ein wenig unterscheiden. Wenn jedoch der Unterschied bedeutend ist, so kann der schwächere Teil sein weiteres Wachstum einstellen und sich von dem stärkeren abspalten.

Diese Vorgänge erinnern in mancher Hinsicht an Restitutionsvorgänge, welche durch einen medianen Längs-Einschnitt in die Wurzelspitze ausgelöst werden (NĚMEC 1905). Wenn der Einschnitt median geführt wurde, so restituieren sich zwei gleich intensiv wachsende Wurzelspitzen, nach nicht median geführtem Einschnitt wächst nur der stärkere Teil intensiv weiter, der schwächere stellt nach einiger Zeit sein Wachstum ein. Dasselbe geschieht in mixoploiden Wurzeln, welche in der Initialengruppe einen polyploiden Zellstreifen oder Strang enthalten. Verläuft er median, so werden zwei gleich grosse Wurzelspitzen durch Umordnung der Teilungsrichtungen im Transversalmeristem gebildet, ist jedoch der polyploide Streifen nicht median gelegen, so spaltet sich die Wurzelspitze in einen stärkeren, weiter wachsenden und einen schwächeren, nach einiger Zeit sein Wachstum einstellenden Teil (Fig. 6).

Diese Beobachtungen bestärken meine Meinung, dass sich in einer mixoploiden Wurzelspitze die polyploiden Zellen der Initialengruppe als fremde Elemente verhalten können, offenbar nur in einem bestimmten Alter der Wurzelspitzen und unter besonderen, mit ihrer Lage in der Spitze zusammenhängenden Umständen. Die polyploiden Zellen stören die physiologische Ganzheit der Wurzelspitze, ähnlich wie das ein median genügend tief geführter Einschnitt tut. In beiden Fällen wird die korrelative Einheit der meristematischen Zellen des Vegetationspunktes (Transversalmeristems) gestört.

Die Frage liegt nahe, ob es bei normaler oder durch symbiotische Organismen verursachter Dichotomie nicht ebenfalls um die Folge der Entstehung von polyploiden Zellen in der Mediane der Wurzelspitzen geht, durch deren Vorhandensein es zur Differenzierung von zwei terminalen Initialengruppen und nachher zur Gabelung der Wurzel käme. Ich habe dichotomisch geteilte oder sich eben verzweigende Wurzelspitzen einiger Cycadeen untersucht (*Zamia robusta* Fig. 2, *Ceratozamia* (NĚMEC 1930 Fig. 207), Bakterienknöllchen an den Wurzeln von *Elaeagnus argentea*). Zwar gibt es wirklich in der Mediane der sich gabelig verzweigenden Wurzelspitzen grosse Zellen, aber ich konnte mich nicht überzeugen, dass es sich um polyploide Zellen handelt, denn sie enthiel-

B. NĚMEC
DICHOTOMIE DER MIXOPLOIDEN WURZELSPITZEN

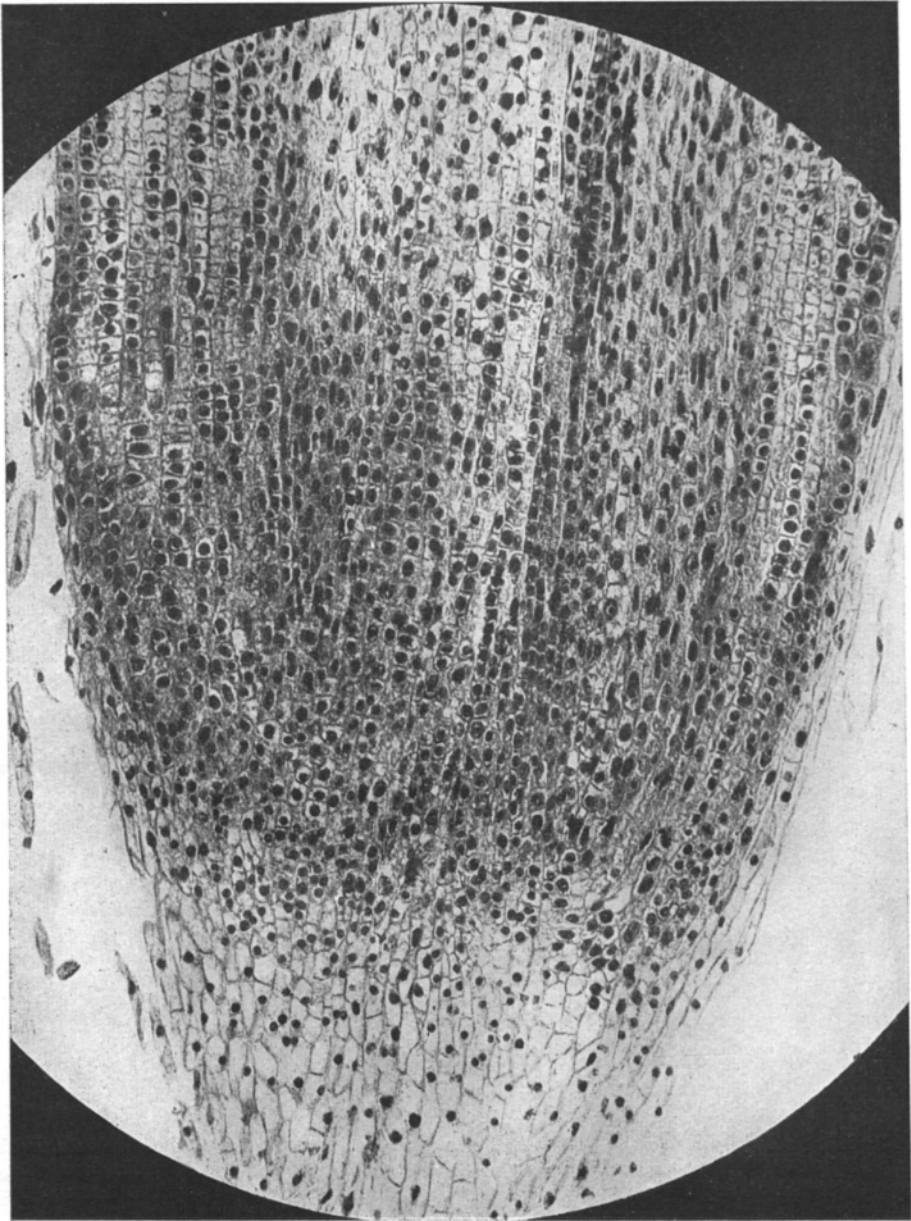


Fig. 1: Längsschnitt durch eine Wurzelspitze von *Vicia faba*, in der sich schon zwei Plerome zu den Seiten eines axialen Stranges von polyploiden Zellen differenziert haben. Nur das rechts gelegene Plerom ist median durchschnitten. 110 : 1. Foto Dr. A. Lux.

B. NĚMEC
DICHOTOMIE DER MIXOPLOIDEN WURZELSPITZEN

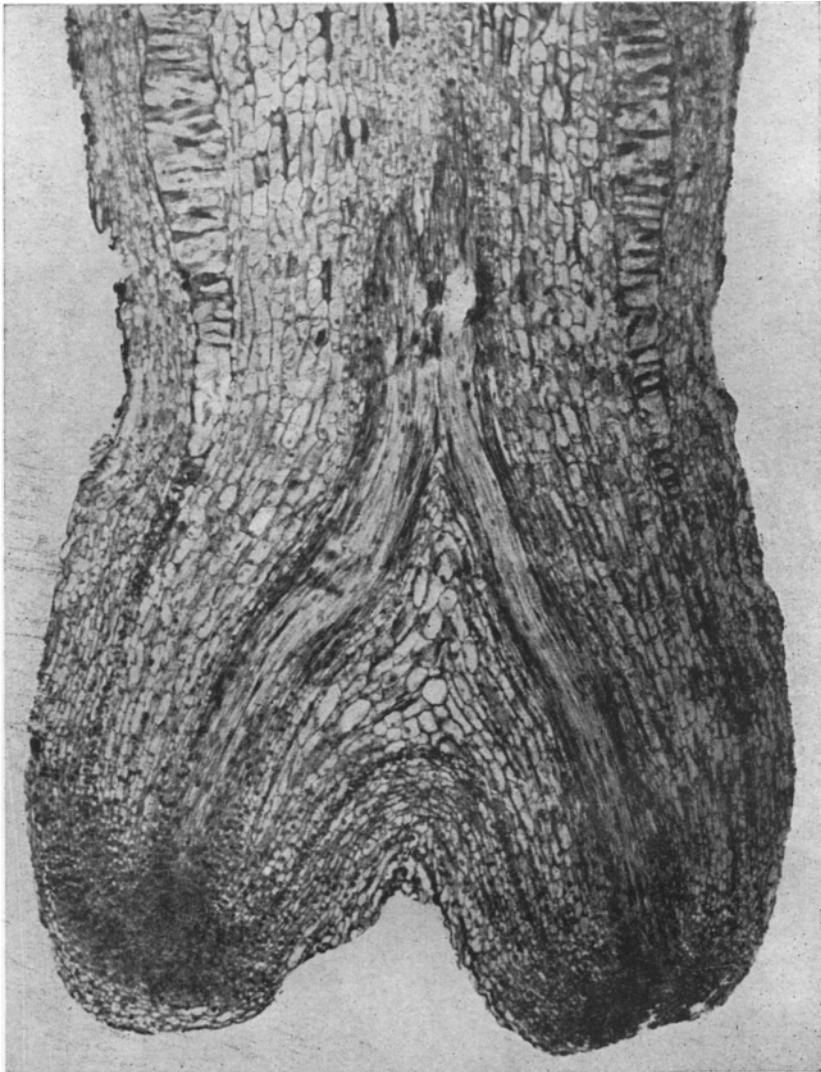


Fig. 2: Längsschnitt durch eine dichotomisch geteilte Korallenwurzel von *Zamia robusta*. In der Rinde ist die *Anabaena* enthaltende Schicht deutlich zu sehen. In der Mediane gibt es einige grosse Parenchymzellen, die jedoch diploide Kerne enthalten. 110 : 1. Foto Dr. A. Lux.

B. NĚMEC
DICHOTOMIE DER MIXOPLOIDEN WURZELSPITZEN

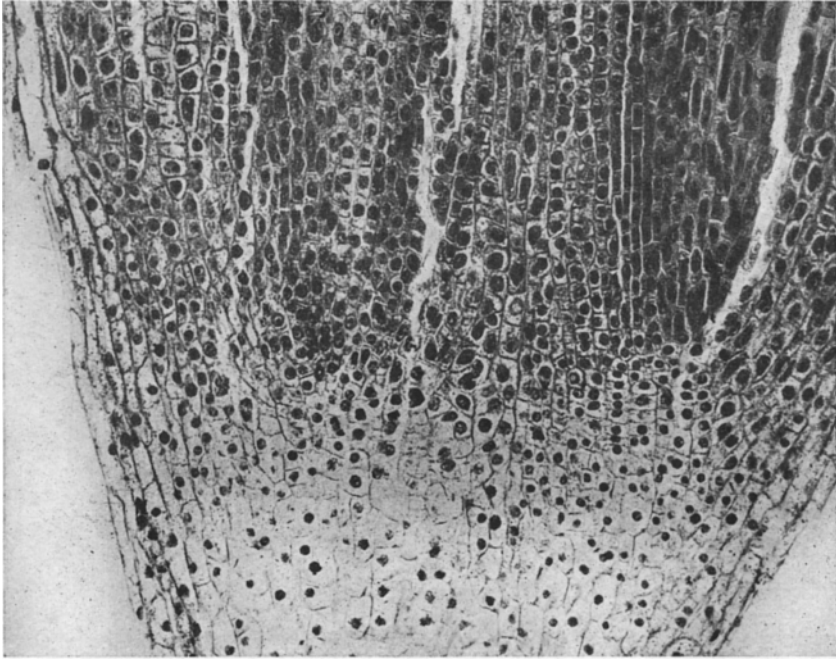


Fig. 3. Längsschnitt durch eine mixoploide Wurzelspitze von *Vicia faba*. In der Mediane verläuft ein Strang von polyploiden Zellen. Zu seinen Seiten zwei neue fertig differenzierte Plerome. Der Schnitt ist beim Glätten ein wenig zerbrochen worden. 140 : 1. Foto Dr. A. Lux.

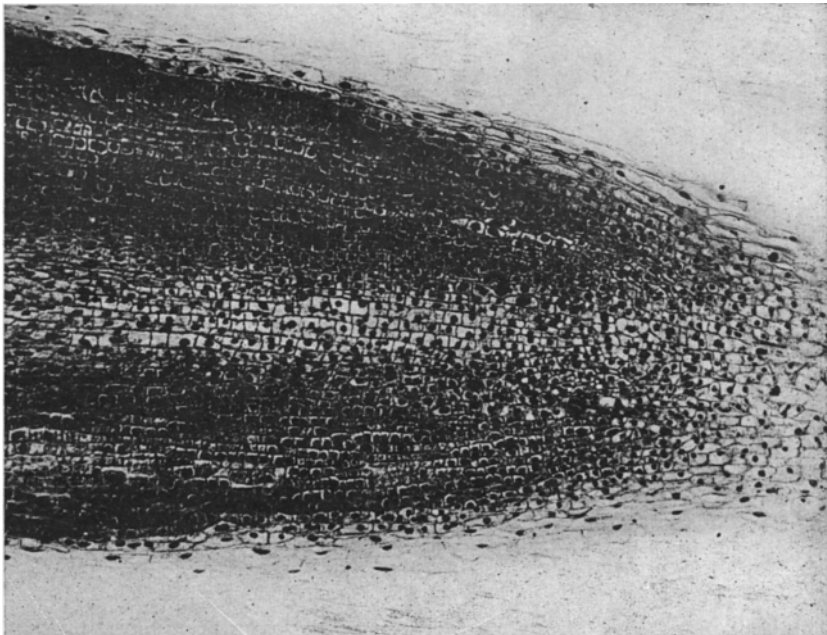


Fig. 4. Längsschnitt durch eine mixoploide Wurzel von *Vicia faba*, die einen medianen Streifen von polyploiden Zellen enthält. In der Wurzel sind schon zwei Plerome differenziert. 90 : 1. Foto Dr. A. Lux.

B. NĚMEC
DICHOTOMIE DER MIXOPLOIDEN WURZELSPITZEN

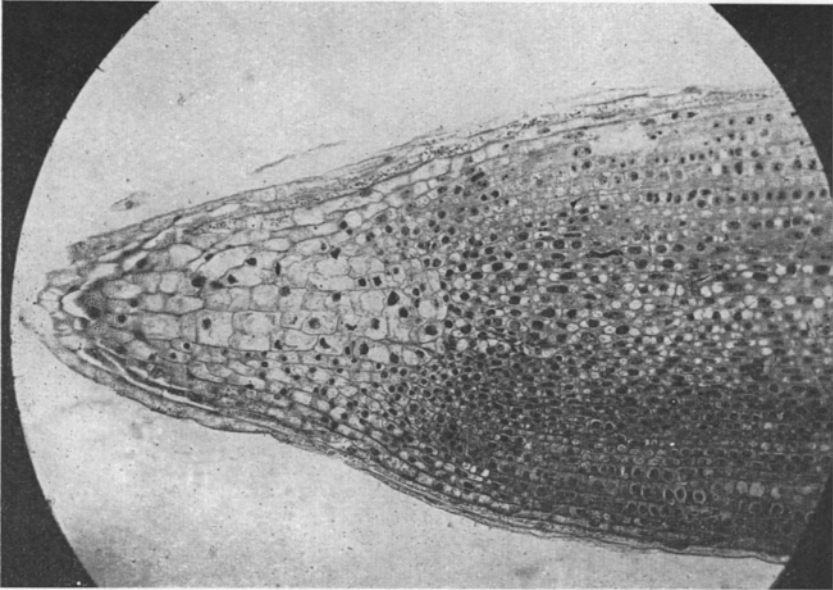


Fig. 5. Ähnlich wie Fig. 4. Der median gelegene keilförmige Strang von polyploiden Zellen ist deutlich zu sehen. Das obere Plerom ist weiter differenziert als das untere. 100 : 1. Foto Dr. A. Lux.

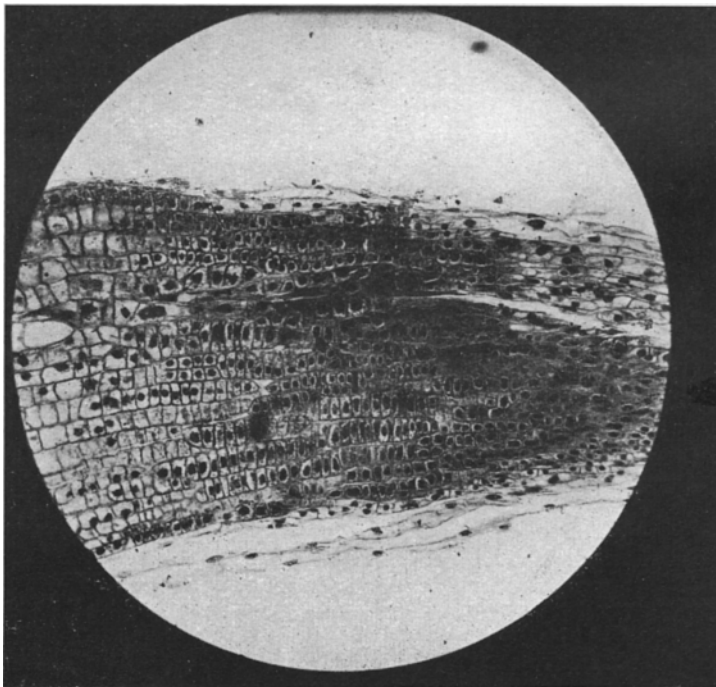


Fig. 6. Längsschnitt durch eine mixoploide Wurzelspitze, die sich in einen stärkeren und einen schwächeren Teil gespalten hat. Die Spalte verläuft durch einen polyploiden Zellstrang. 90 : 1. Foto Dr. A. Lux.

ten gleich grosse Kerne, wie sie in kleineren, wohl diploiden Nachbarzellen zu sehen waren.

Man kann daher die Dichotomie dieser Wurzeln oder Knöllchen nicht auf den Einfluss von polyploiden Zellen zurückführen. Die Dichotomie konnte hier nicht durch eine Korrelationsstörung der Initialzellen verursacht worden sein.

Literatur

- LOPRIORE, G.: Über die Regeneration gespaltener Wurzeln. — Nova Acta d. Leop. Carol. Akademie 56, 1896.
- NĚMEC, B.: Studien über die Regeneration. — Berlin 1905.
- NĚMEC, B.: Die Wachstumsrichtungen einiger Lebermoose. — Flora 96 : 409—450, 1906.
- NĚMEC, B.: Methoden zum Studium der Regeneration der Pflanzen. — Abderhaldens Hdbch d. biol. Arbeitsmeth. XI, 2 : 801—838, 1923.
- NĚMEC, B.: Ueber Regeneration bei *Stypocaulon*. — Mem. Publ. 100th Birthday of Gregor J. Mendel : 329—334, 1924.
- NĚMEC, B.: Nauka o buňce. Anatomie rostlin. [Zellenlehre. Anatomie der Pflanzen.] — Praha 1930.
- NĚMEC, B.: Dichotomie u jedle. [Dichotomie bei den Tannen]. — Příroda 31 : 247—249, 1938.
- NĚMEC, B.: Über mixoploide Wurzelspitzen. — Biol. Plant. 3 : 253—264, 1961.
- NĚMEC, B.: Über die Teilungsfähigkeit polyploider Zellen und die Restitution der mixoploiden Wurzelspitzen. — Biol. Plant. 4 : 161—169, 1962.
- NĚMEC, B.: Anlage und Entwicklung mixoploider Seitenwurzeln. — Biol. Plant. 4 : 261—268, 1962.
- NĚMEC, B.: Die Selbstspaltung der mixoploiden Wurzelspitzen. — Biol. Plant. 5 : 15—18, 1963.

B. NĚMEC, Československá akademie věd, Praha: **Dichotomie mixoploidních vrcholů kořenových.** — Biol. Plant. 7 : 1—6, 1965.

Některé mixoploidní kořeny bobů (*Vicia faba*), získané účinkem chloralhydrátu, se dichotomicky větví. Výzkumem kořenových vrcholů se objevilo, že dichotomie se děje v kořenech, které obsahují v mediáně svého transversálního meristému pruh nebo provazec polyploidních buněk. Po obou jeho stranách se organizují nové iniciály obou kořenových vrcholů. Poněvadž mohou v mixoploidních vrcholech polyploidní buňky působit v meristému jako cizí stavební elementy, lze tuto dichotomii vyložit jako následek přerušení nebo porušení korelace mezi iniciálami původního kořenu. Tato porucha korelace je podobná přerušení korelace způsobené vedením mediálního zářezu do meristému kořenového vrcholu. V některých dichotomicky se větvících kořenech (v tzv. korálovitých kořenech rostlin cykasovitých) a v bakteriových hlízách druhu *Elaeagnus argentea* byly sice nalezeny velké buňky v mediáně ležící, ty však, soudě podle velikosti jader, nebyly polyploidní. Neleží-li polyploidní buňky v mediáně transversálního meristému, může se kořenový vrchol rozštěpit ve dvě nestejně silné části, z nichž jedna roste dále, druhá slabší však svůj růst dříve nebo později zastaví.

Б. НЕМЕЦ, Чехословацкая Академия наук, Прага: **Дихотомия миксопloidных корневых верхушек.** — Biol. Plant. 7 : 1—6, 1965.

Некоторые миксопloidные корни боба (*Vicia faba* L.), полученные в результате воздействия хлоралгидратом, дихотомически разветвляются. В результате изучения корневых верхушек установлено, что дихотомия происходит в корнях, содержащих в медиане их трансверсальной меристемы тяж или полюс полипloidных клеток. По обоим сторонам этой полосы образуются новые инициалы обоих корневых верхушек. Так как в миксопloidных верхушках могут полипloidные клетки действовать в меристеме как чужие строительные элементы, то возможно эту дихотомию объяснить как следствие прекращения или нарушения корреляции между инициалами первичного корня.

Данное нарушение корреляции похоже на нарушение корреляции, вызванное медиан-ным разрезом меристемы корневой верхушки. В некоторых дихотомически разветвляющихся корнях (тнз. коралловидные корни цикасовых растений) и в бактериальных клубеньках вида *Eleagnus argentea*, хотя и найдены большие, находящиеся в медиане клетки, однако, клетки эти, судя по размерам ядра, не полиплоидны. Если полиплоидные клетки находятся не в медиане трансверсальной меристемы, корневая верхушка может расщепиться в две не одинаково сильные части, одна из которых растет дальше, между тем как другая, более слабая, раньше или позже прекращает свой рост.