

Experimentelle Modifikationen des Leitungssystems bei beginnender Wurzelbildung an Sprossstecklingen von Pappeln

A. LUX

Botanisches Institut der Slowakischen Akademie der Wissenschaften, Bratislava*

Eingegangen am 9. September 1970

Experimental Modifications of the Vascular Arrangement During the Initial Development of Roots on Poplar Shoot Cuttings

Abstract. In rooting poplar shoot cuttings of identical morphogenetic characteristics at the same time, the author succeeded to evoke differences in the radial arrangement of the vascular system by different environment influences. More favourable rooting conditions in the greenhouse, when comparing with the less favourable field conditions, caused root formation with a higher number of alternating xylem and phloem poles. The representants observed (I 214, *Populus deltoides* var. *monilifera*, *P. pyramidalis*) did not react in the same way on the different environment. The hybrid I 214 was the most sensible.

It was also possible to induce differences by indoleacetic acid (IAA) exogenous application. Not only the number of the roots formed increased in a highly significant manner in the cuttings influenced by IAA, but also the number of poles in the radial vascular bundles of the induced roots was higher in a highly significant way.

From the results given above it can be deduced that external conditions affecting activation of dormant root primordia in poplars influence also the pattern of vascular tissue differentiation in formed roots.

Den Faktoren, die die Bewurzelung beeinflussen, wird schon der praktischen Bedeutung dieser Frage wegen bedeutende Aufmerksamkeit geschenkt. Von neueren Literaturübersichten widmete sich dieser Problematik auf breiter Basis beispielsweise DORE (1965). Wir finden aber auch in seiner Arbeit keine Anmerkungen darüber, dass der Einfluss eines der angeführten Faktoren auch im Zusammenhang mit der Differenzierung der entstehenden Beiwurzeln, mit ihrem inneren Aufbau studiert worden wäre.

In den ersten Arbeiten, die wir der angeführten Frage widmeten, konzentrierten wir uns auf das Studium der Qualität von Sprossstecklingen. Es zeigte sich, dass beim Klon *Populus deltoides* var. *monilifera* die Anzahl der Pole des radialen Leitbündels in sprossbürtigen Beiwurzeln nicht konstant ist. Die Art der Differenzierung des Leitungssystems ist durch den lokalen und zeitlichen Charakter des Materials gekennzeichnet. Die durch den lo-

* Adresse: Dúbravská 26, Bratislava, Tschechoslowakei.

kalen Charakter des Materials (Stecklinge aus dem Wipfel, aus der Mitte oder der Basis des einjährigen Triebes) bedingten Unterschiede manifestierten sich durch eine Erhöhung der Pole in basipetalem Sinne. Die durch den zeitlichen Charakter des Materials (Stecklinge von einjährigen Bäumchen bzw. von erwachsenen Bäumen) bedingten Unterschiede machten sich durch eine markante Herabsetzung der Anzahl der Pole bei dem physiologisch erwachsenen Material geltend (LUX und LUXOVÁ 1967).

Im allgemeinen weit mehr bearbeitet als die Beziehung des morphogenetischen Charakters des Materials zu seiner Bewurzelungsfähigkeit sind die Wirkungen von Aussenfaktoren auf die Bewurzelung. Mit dem Einfluss einiger dieser Faktoren auf die Histogenese der entstehenden Beiwurzeln befasst sich die vorgelegte Arbeit.

Material und Methoden

Als Versuchsobjekt diente durch Klonbildung vermehrtes Material des schnell wachsenden Hybriden I 214, von *Populus deltoides* var. *monilifera* sowie von *P. pyramidalis*. Die etwa 18 cm langen Stecklinge, die von den Sprossmitten ruhender nicht verzweigter einjähriger Bäumchen gewonnen wurden, wurden bis zum Beginn der Versuche in Sand in einem kalten dunklen Raum gehalten.

Im Rahmen des ersten Versuches wurde die Wirkung des gesamten Komplexes der Aussenbedingungen in zweierlei Milieu untersucht: im Gewächshaus und in Feldbedingungen. Der Versuch wurde Anfang April angelegt. Im Gewächshaus wurde als Medium mittelmässig grober Kieselsand verwendet, die Temperatur betrug 25° C bei automatischer Betauung. In den Feldversuchen stand uns lehmig-sandiger Boden zur Verfügung. Der Versuch wurde nicht künstlich bewässert. In beiden Varianten wurden von allen drei Vertretern je 10 Stecklinge verwendet. Das Material wurde nach einem Monat ausgewertet. Die gebildeten Beiwurzeln wurden in anatomischer Hinsicht analysiert und zwar von jeder Variante je 100 Stück. Es wurden Handschnitte quer durch den basalen Teil der Beiwurzeln ausgewertet, als Kriterium diente die Anzahl der Pole der radialen Gefässbündel. Für die Fotodokumentation wurden Paraffinschnitte anfertigt, die Objekte waren teils mit Safranin, teils mit Haematoxylin nach Heidenhain gefärbt.

Beim zweiten Versuch gingen wir aus den bekannten Wirkungen der exogen applizierten β -Indolylessigsäure (IES) aus, die die Bewurzelung stimuliert. Ihr Einfluss auf das Wachstum und die Differenzierung der Wurzelanlagen wurde beim Klon I 214 beobachtet. Der Versuch wurde Anfang Mai angelegt. Es wurde eine wässrige IES-Lösung (alkoholische Konzentrat in Wasser) der Konzentration 200 ppm verwendet (SCANDALIOS 1964). In diese Lösung wurden ganze Stecklinge (15 Stück) für die Dauer von einer Stunde getaucht. Unmittelbar darauf wurden sie in Gefässe in eine befeuchtete Mischung von Torf, Boden und Sand gelegt. Parallel wurde auch die Kontrollvariante angelegt. Die Gefässe wurden im Dunkeln bei 25° C gehalten. Der Versuch wurde nach 14 Tagen ausgewertet. Es wurde die Anzahl der auf dem Steckling gebildeten Beiwurzeln sowie ihre Verteilung entlang des Stecklings und die Anzahl der Pole der radialen Gefässbündel im basalen Teil der Beiwurzeln ausgewertet. In jeder Variante wurden je 200 Beiwurzeln analysiert.

Ergebnisse

Im ersten Versuch wirkten auf die Stecklinge gleichen morphogenen Charakters in der gleichen Zeit zwei abweichende Komplexe von Aussenfaktoren ein. Sie waren durch abweichende Feuchtigkeit, abweichende Temperatur und abweichendes Bewurzelungsmedium charakterisiert. Die Wirkung der abweichenden Aussenfaktoren zeigte sich in der Differenzierung der wachsenden Beiwurzeln bei allen drei Vertretern (Tab. 1, Abb. 1). Die günstigeren Bedingungen im Gewächshaus bedingten die Bildung von Beiwurzeln mit einer höheren Durchschnittsanzahl und mit einer grösseren Varianzbreite der Pole. Die Reaktion der einzelnen Vertreter auf die unterschiedlichen Umweltbedingungen war spezifisch: am empfindlichsten reagierte der Hybrid I 214, bei welchem der Unterschied in der durchschnittlichen Anzahl der Pole zwischen der Variante im Gewächshaus und in den Feldbedingungen hoch bedeutsam war.

Trotzdem wies dieser Hybrid auch in den weniger günstigen Feldbedingungen eine höhere Anzahl der Pole als die zwei anderen Arten auf. Statistisch gesichert war auch der Unterschied bei der Art *P. deltooides* var. *monilifera* (Abb. 3A). Eine ähnliche Tendenz, wenn auch statistisch nicht bedeutsam, konnte auch beim dritten Vertreter *P. pyramidalis* beobachtet werden. Insgesamt unterschieden sich die einzelnen Vertreter so markant, dass unter günstigen Bewurzelungsbedingungen die gegenseitigen Unterschiede hoch signifikant waren.

Die Ergebnisse des zweiten Versuches drückten den Einfluss von exogen applizierter IES auf die Bewurzelung und auf die Differenzierung der Beiwurzeln beim Hybriden I 214 aus. Das Austreiben der Knospen wurde bei der Variante mit IES markant inhibiert, demgegenüber war die Anzahl der gebildeten Beiwurzeln in hoch bedeutsamer Weise erhöht (Tab. 2). Die Erhöhung der Anzahl der Beiwurzeln wurde durch ihre erhöhte Distribution, vor allem am oberen Teil des Stecklings,

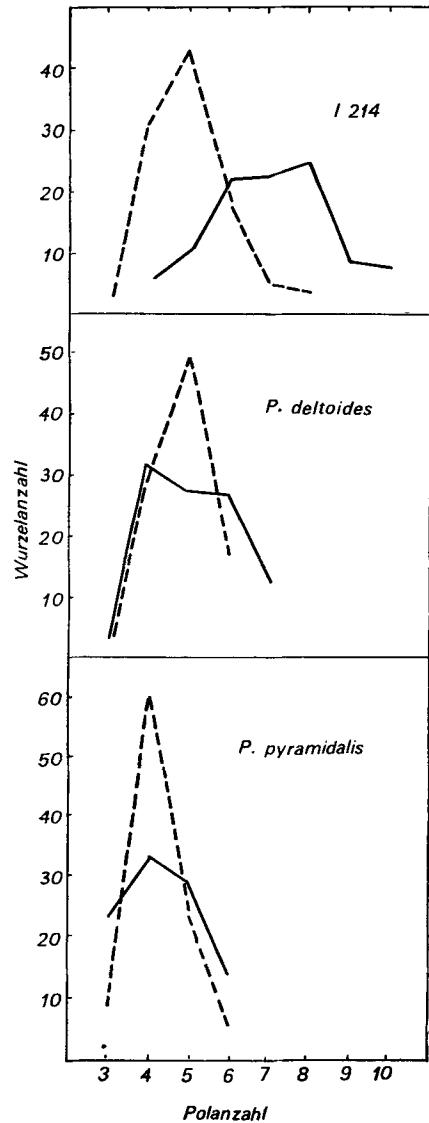


Abb. 1. Graphische Veranschaulichung der Polanzahl in Beiwurzeln, die an Sprossstecklingen in zweierlei Milieu gewachsen sind. Unterbrochene Linie — Feldbedingungen; volle Linie — Gewächshaus.

bedingt (Abb. 2). Gleichzeitig konnten auch Unterschiede im Innenbau der Wurzeln beobachtet werden. Bei der beeinflussten Variante war die Durchschnittszahl der Protoxylem- und Protophloempole im radialen Leitbündel hoch bedeutsam höher als bei der Kontrolle (Tab. 3). Die Wurzeln waren

TABLE 1

Polanzahl	Gewächshaus $\bar{x} \pm s$	Feldbedingungen $\bar{x} \pm s$	t
I 214	7.05 ± 1.53	5.03 ± 1.00	11.13
<i>P. deltoides</i> var. <i>monilifera</i>	5.12 ± 1.08	4.79 ± 0.74	2.51
<i>P. pyramidalis</i>	4.34 ± 0.99	4.28 ± 0.71	0.49

t-Werte: P 0.05 = 1.97 $n = 100$
P 0.01 = 2.60

TABLE 2

Variante	Wurzelanzahl pro Steckling $\bar{x} \pm s$	t
+IAA	58.8 ± 5.67	10.21
-IAA	34.5 ± 7.29	

t-Werte: P 0.01 = 2.76 $n = 15$

TABLE 3

Variante	Polanzahl $\bar{x} \pm s$	t
+IAA	5.64 ± 0.82	8.34
-IAA	5.00 ± 0.70	

t-Werte: P 0.01 = 2.59 $n = 200$

dicker, was aber nicht nur mit der natürlichen Vergrößerung des Durchschnittes des Leitzylinders infolge der vergrößerten Polanzahl zusammenhängt. Es wurde auch die Anzahl der Rindenschichten erhöht, sodass diese Region bei der beeinflussten Variante im Vergleich zu der Kontrolle bedeutend breiter war. Bei der Kontrolle wurde in einem einzigen, bei der Variante mit IES in sechs Fällen Bistolie, d. i. die Bildung von zwei selbst-

ständigen Zentralzylindern im gemeinsamen Rindenparenchym beobachtet (Abb. 3B, C). Diese Wurzeln wurden bei der Bewertung durch andere ersetzt, sodass die Anzahl der Fälle von $n = 200$ für die statistische Bearbeitung erhalten blieb.

Diskussion

Auf Grund des Studiums der Qualität von Sprosstecklingen bei der Bewurzelung von Pappeln stellten wir fest, dass die Eigenschaften des Materials, die die Aktivierung ruhender Wurzelanlagen stimulieren, auch deren Differenzierung beeinflussen (LUX und LUXOVÁ 1967). Bei der Pappel sind nämlich die Wurzelprimordien meristematischen Charakters und zu ihrer Differenzierung kommt es erst beim Auswachsen.

Gleiche Beziehungen erhielten wir, wenn wir mit vom Standpunkt des zeitlichen und lokalen Charakters gleichen Material arbeiteten, aber unterschiedliche Umweltbedingungen (Feuchtigkeit, Temperatur, Bewurzelungsmedium) applizierten. Auch in diesem Falle wurde die Bewurzelungsfähigkeit durch eine abweichende Qualität der Vaskularisierung der induzierten Wurzeln begleitet.

Wie bekannt, wird die Bewurzelung durch die Anwesenheit wachstumsregulierender Substanzen in hohen Konzentrationen gefördert (THIMANN 1937). Über den positiven Einfluss der IES auf die Produktion von sprossbürtigen Beiwurzeln bei der Pappel finden wir Angaben in der Arbeit von SHAPIRO (1957). Dieser positive Einfluss zeigte sich auch in unseren Versuchen, in denen wir zwischen Variante mit IES und ohne IES statistisch signifikante Unterschiede erhielten. Demgegenüber verzeichnete SCANDALIOS (1964) bei der gleichen Art der Applikation von IES bei *P. nigra* var. *italica* eine erhöhte Wurzelbildung, die aber statistisch nicht bedeutsam war. Die angeführten Unterschiede könnten durch die Beobachtung von NANDA *et al.* (1968) erklärt werden, die feststellen konnten, dass bei genügender Produktion von endogenem Wuchsstoff in Pappelstecklingen die exogene Wuchsstoffapplikation eine supraoptimale Erhöhung seines Niveaus bedingt, die dann eine Inhibition der Bewurzelung zur Folge hat.

Im Zusammenhang mit der Beeinflussung der Differenzierung wachsender Wurzeln ist die Arbeit von SAMANTARAI und SINHA (1957) bemerkenswert, die nach Wuchsstoffapplikation eine Erhöhung der Polanzahl des radialen Gefässbündels in Beiwurzeln beobachteten, die sich auf Blättern verschiedener Arten gebildet hatten. Dem Studium der Funktion von Wuchsstoff bei der vaskularen Differenzierung von Wurzeln widmete sich speziell TORREY (1957). Er arbeitete mit Erbsenwurzeln *in vitro*. Bei einer Konzentration von 5×10^{-6} M IES im Medium stieg die Anzahl der Pole von den ursprünglichen drei auf sechs an. Nach Übertragung der Kulturen in ein Medium ohne Wuchsstoff kehrten die Wurzeln stufenweise zu der ursprünglichen Polanzahl zurück. Die Ergebnisse von TORREY stimmen gut mit den Verhältnissen überein, die wir in unserem Material gefunden haben. Bei der durch IES beeinflussten Variante wurden sprossbürtige Beiwurzeln mit einer bedeutsam höheren Polanzahl als bei der nicht behandelten Kontrolle gebildet. Eine interessante Erscheinung ist die Bildung bistelischer Wurzeln, die beim behandelten Material sechsmal häufiger als bei der Kontrolle war. Den Ursachen der Bistelie werden wir eine eigene Studie widmen.

Auf Grund unserer Ergebnisse mit exogen applizierter IES ist es möglich auf Mechanismen zu schliessen, die die Modifizierung der Gefässbündelanordnung in sprossbürtigen Wurzeln unter natürlichen Bedingungen verursachen. Durch die Interaktion des bewurzelten Materials mit den Umweltbedingungen ist die Manifestierung des endogen zugänglichen Wuchsstoffes bedingt, der einen bedeutenden Faktor, einerseits bei der Aktivierung ruhender Wurzelanlagen, andererseits bei deren Differenzierung darstellt. Das Niveau des zugänglichen Wuchsstoffes ist veränderlich. Es ist vom Charakter der Interaktion abhängig, wie beispielsweise die Arbeiten von TURECKAJA und KOF (1965), weiter von KEFELI und TURECKAJA (1965), VIETEZ und PEÑA (1968) und anderen Verfassern beweisen.

Literatur

- DORE, J.: Physiology of regeneration in cormophytes. — In: RUHLAND, W. (ed.): Handb. Pflanzenphysiol., Bd. XV/2, Springer-Verlag, Berlin, 1965.
- KEFELI, W. I., TURECKAJA, R. CH.: Učastije fenolnych sojedinenij v ingibirovanii aktivnosti auksinov i v podavlenii rosta pobegov ivy. [Anteil von Phenolverbindungen bei der Inhibierung der Wuchsstoffaktivität und beim Wachstum von Weidensprossen.] — Fiziol. Rast. 12 : 638—645, 1965.
- LUX, A., LUXOVÁ, M.: Development of vascular bundles in poplar roots growing on shoot cuttings of varying quality. — Biológia 22 : 166—171, 1967.
- LUX, A., NIŽŇANSKÝ, G.: Vplyv morfológického charakteru odrezkov *Populus deltoides* var. *monilifera* na ich zakoreňovanie. [Einfluss des morphologischen Charakters von Stecklingen der Art *Populus deltoides* var. *monilifera* auf deren Bewurzelung.] — Biol. Práce 7/11, SAV, Bratislava, pp. 1—68, 1961.
- NANDA, K. K., PUROHIT, A. N., MEHROTRA, K.: Effect of sucrose, auxins und giberellic acid on rooting of stem segments of *Populus nigra* under varying light conditions. — Plant Cell Physiol. 9 : 735—743, 1968.
- SAMANTARAI, B., SINHA, S. K.: Factors concerned in the control of vascular pattern in the induced roots of isolated leaves. — J. Indian bot. Soc. 36 : 1—11, 1957.
- SCANDALIOS, J. G.: Some effects of X-rays on root primordia in the poplar. — Radiation Bot. 4 : 355—359, 1964.
- SHAPIRO, S.: The role of light in the growth of root primordia in the stem of the Lombardy poplar. — In: THIMANN, K. W. (ed.): The Physiology of Forest Trees, Ronald Press Company, New York, pp. 445—467, 1958.
- THIMANN, K. W.: Auxins and the growth of roots. — Amer. J. Bot. 23 : 561—569, 1936.
- TORREY, J. G.: Auxin control of vascular pattern formation in regenerating pea meristems grown *in vitro*. — Amer. J. Bot. 44 : 859—870, 1957.
- TURECKAJA, R. CH., KOF, E. M.: Dinamika izmenenij auksinov i ingibitorov v zelenych i etiolirovanych čerenkoch fasoli v processe korneobrazovanija. [Dynamik der Veränderungen der Wuchsstoffe und der Wuchsstoffinhibitoren bei grünen und etiolierten Bohnenstecklingen während der Wurzelbildung.] — Dokl. Akad. Nauk SSSR 1 : 219—222, 1965.
- VIETEZ, E., PEÑA, J.: Seasonal rhythm of rooting of *Salix atrocinerea* cuttings. — Physiol. Plant. 21 : 544—555, 1968.

A. LUX, Botanický ústav Slovenskej akadémie vied, Bratislava: Experimentálne modifikácie vaskulárneho usporiadania pri počiatočnom vývine koreňov na osových odrezkoch topoľov. — Biol. Plant. 13 : 313—319, 1971.

Pri zakoreňovaní topoľových osových odrezkov rovnakej morfogénnej povahy v rovnakom čase sa vo vznikajúcich koreňoch podarilo vyvolať rozdielnymi vonkajšími podmienkami rozdiely v radiálnom usporiadaní cievných zväzkov. Priaznivejšie podmienky v skleníku v porovnaní s poľným pokusom podmienili tvorbu koreňov s vyšším priemerným počtom alternujúcich pólov xylému a floému. Sledovaní zástupci (I 214, *Populus deltoides* var. *monilifera*, *P. pyramidalis*) nereagovali v tomto smere na rozdielne prostredie rovnako. Najcitlivejší bol kríženec I 214.

Rozdiely vo vaskulárnom usporiadaní pri počiatočnom vývine koreňov sa podarilo indukovať tiež exogénne aplikovanou kyselinou β -indolyloctovou. U odrezkov, ovplyvnených IAA, nielen že sa v porovnaní s kontrolou vysoko preukazne zvýšil počet vytvorených koreňov. V indukovaných koreňoch sa vysoko preukazne zvýšil počet pólov radiálnych zväzkov cievných.

Zo získaných výsledkov vyplýva, že vonkajšie faktory, podporujúce u topoľov aktivizáciu dormantných koreňových primordií, ovplyvňujú tiež ich diferenciáciu.

A. LUX
WURZELBILDUNG AN SPROSSTECKLINGEN

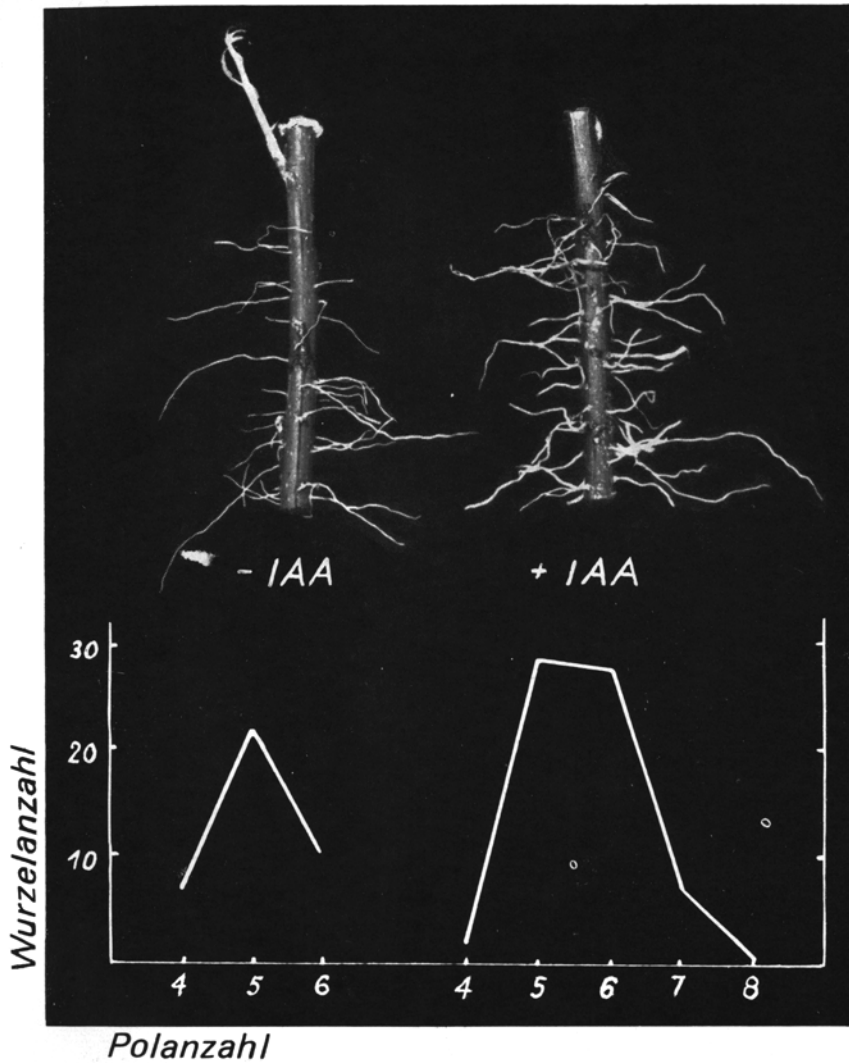


Abb. 2. Bewurzelter Steckling des Pappelhybriden I 214, die Kontrolle (-IAA) und die behandelte Variante (+IAA) repräsentierend, mit der betreffenden graphischen Veranschaulichung der Polanzahl aller am Sprosssteckling gewachsener Beiwurzeln.

A. LUX
WURZELBILDUNG AN SPROSSTECKLINGEN

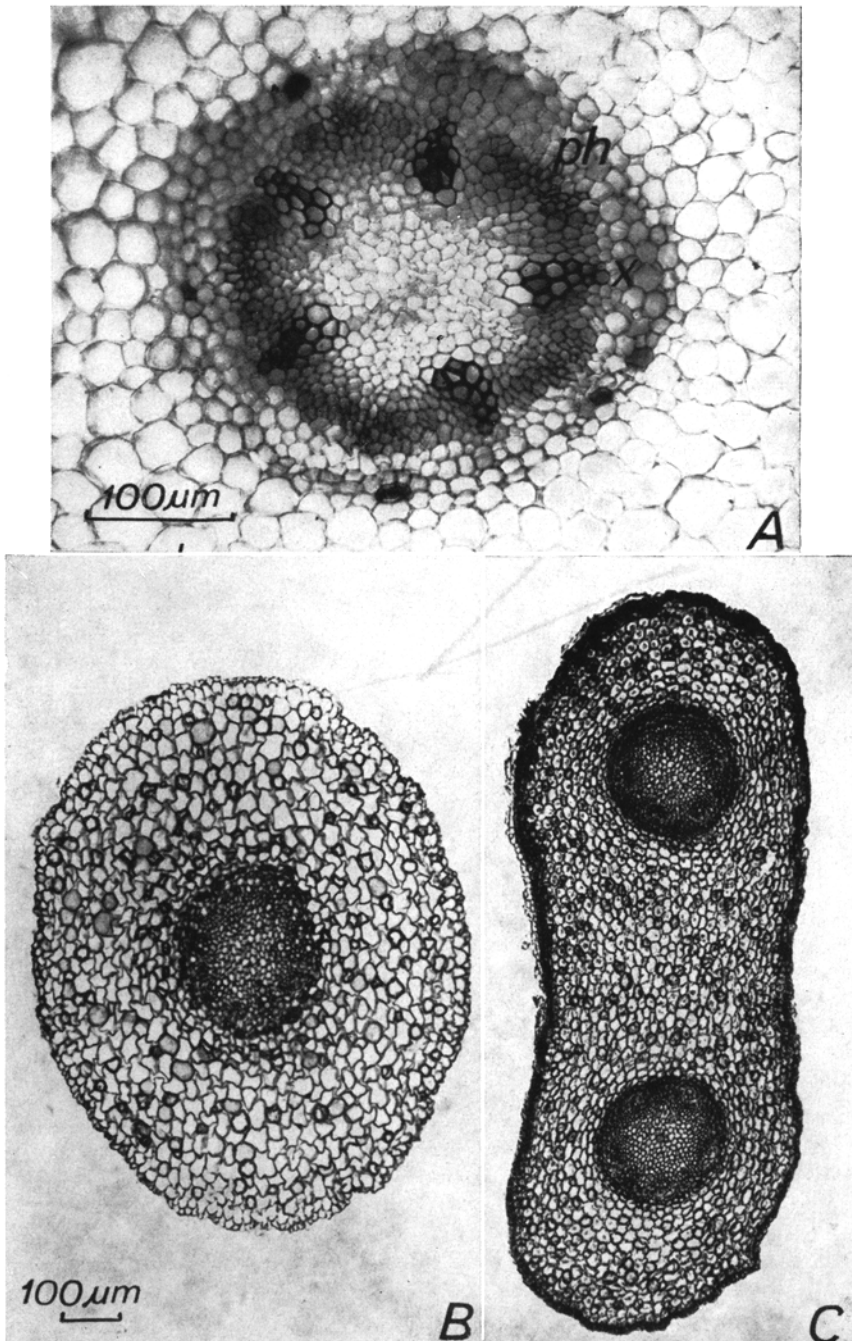


Abb. 3. A: Querschnitt durch den Zentralzylinder bei einer sprossbürtigen Wurzel von *P. deltooides* var. *monilifera* mit einem pentarchen Gefäßbündel. x Xylempol, ph Phloempol. B: Querschnitte durch eine normale und C: bistelische sprossbürtige Wurzel der Pappel I 214.