

ÜBER REGENERATIONSVORGÄNGE AN VEGETATIONSPUNKTEN VON *TRADESCANTIA GUIANENSIS*¹.

Von

LJUBA MIRSKAJA.

Mit 7 Textabbildungen.

(Eingegangen am 6. Februar 1929.)

Daß die Wurzeln ein Restitutionsvermögen besitzen, ist schon seit langem bekannt (SIMON², LOPRIORE³, STINGL⁴, NĚMEC⁵) und wird auch allgemein als Tatsache angesehen. Die Restitutionsfähigkeit der Sproßspitze im Sinne KÜSTER⁶ ist dagegen, trotz der bis jetzt veröffentlichten Arbeiten, noch immer strittig. Dies hat darin seinen Grund, daß noch immer keine Einigkeit in der Definition der Begriffe Regeneration und Restitution herrscht, auch vielleicht in der Tatsache, daß die klare Feststellung dieses Vorganges der Wiederherstellung beim Sproßvegetationspunkt auf Schwierigkeiten stößt.

Nach KÜSTER⁶ ist Restitution diejenige Form der Regeneration, welche die Wirkungen des Traumas völlig aufhebt und den verletzten Organismus in allen Beziehungen zu dem Status quo ante zurückbringt. Durch sie wird der verwundete Organismus wieder ad integrum restituiert.

Unter Restitution der Gewebe sind nach KÜSTER die Fälle einzureihen, in welchen nicht die verletzten Zellen selbst ausgeheilt werden, sondern intakte Zellen aus der Nachbarschaft der verwundeten durch Wachstum und Teilung den Ersatz bewirken.

Echte Regeneration oder Restitution ist also nur jener Vorgang zu nennen, wo die neugebildeten Teile an der Amputationsstelle entstehen und in allen wesentlichen Punkten den abgenommenen Teilen gleichen.

¹ Ein Auszug dieser Arbeit erscheint unter dem Titel: Mitteilungen aus der Biologischen Versuchsanstalt der Akademie der Wissenschaften in Wien (Botanische Abteilung, Vorstand L. PORTHEIM). Über Regenerationsvorgänge an Vegetationspunkten von *Tradescantia guianensis* von LJUBA MIRSKAJA. Vorläufige Mitteilung im Akademischen Anzeiger 1929, Nr 4.

² SIMON, S.: Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. Jb. f. wiss. Bot. 40, 103 (1904).

³ LOPRIORE, G.: Regeneration von Wurzeln und Stämmen infolge traumatischer Einwirkungen. Wiss. Erg d. internat. Kongresses in Wien 1905, S. 242.

⁴ STINGL, G.: Untersuchungen über Doppelbildung und Regeneration bei Wurzeln. Österr. bot. Z. 1905, Nr 6/7.

⁵ NĚMEC, B.: Studien über die Regeneration. Berlin 1906.

⁶ KÜSTER, E.: Pathologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl., S. 156, 168.

Die Versuche von LOPRIORE¹ mit *Helianthus*, *Acer*, *Vitis*, *Ampelopsis* u. a. sollen zeigen, daß bei der Dekapitation und Längsspaltung der Sproßspitzen die Wiederherstellung des abgetrennten Teiles im oben erwähnten Sinne vor sich geht. REUBER² berichtet über Regeneration dekapitierter Stammspitzen von *Populus nigra*. KARZEL³ untersuchte die seitliche Restitutionsfähigkeit der Gewebe der Stammspitze, um die Angaben LOPRIORES zu ergänzen, und fand sie auch bestätigt. Die Arbeit von LINSBAUER⁴: „Studien über die Regeneration des Sproßvegetationspunktes“ behandelt kritisch die bisher veröffentlichten Fälle von Regeneration der Stammspitzen und zieht den Schluß, daß alle bisherigen Angaben nicht beweisend genug seien, um aus ihnen beim Sproßvegetationspunkt auf Restitution im Sinne KÜSTERS zu schließen, weil die Angaben über die Durchführung der Untersuchungen nicht genügend genau sind, und weil in den meisten Fällen die histologischen Untersuchungen fehlen. Wenn sie auch mitunter vorgenommen wurden, so geschah dies erst einige Monate nach der Operation. Zu dieser Zeit ist es nicht mehr möglich, mit Sicherheit festzustellen, ob tatsächlich Restitution vorliegt.

LINSBAUER berichtet über die von ihm angestellten Versuche mit Einstich, Spaltung und Amputation der Sproßspitzen an verschiedenen Pflanzen (Keimlinge von *Phaseolus coccineus*, *Helianthus annuus* u. a.). Sein Ergebnis ist: Es gibt keine Restitution des Stammvegetationspunktes, sie erfolgt niemals direkt wie bei der Wurzelspitze, sondern es ist eine Scheinrestitution, welche durch Umdifferenzierung des restlichen Meristems und Bildung eines „Ersatzvegetationspunktes“ vor sich geht. Jede Wunde im Bereiche des Stammscheitels wird durch einen Kallus verschlossen, dessen Ausbildung im Bereiche des äußeren Urmeristems am spätesten einsetzt. Nicht das ganze Meristem der Vegetationsspitze besitzt Regenerationsfähigkeit, sondern nur der Teil oberhalb der jüngsten Blattanlagen, welchen LINSBAUER als Archimeristem bezeichnet.

Es scheint mir bei dieser Sachlage nicht überflüssig, über ein Ergebnis zu berichten, das ich an einer monokotylen Pflanze, *Tradescantia guianensis*, beobachtet habe, und das vielleicht zur Klärung der aufgeworfenen Frage beitragen kann. Alle bisherigen Untersuchungen, mit Ausnahme der Beobachtungen LINSBAUERS an *Polygonatum*-Rhizomen und

¹ LOPRIORE, G.: Regeneration von Wurzeln und Stämmen infolge traumatischer Einwirkungen. Wiss. Erg. d. internat. Kongresses in Wien 1905, S. 242.

² REUBER, A.: Experimentelle und analytische Untersuchungen über die organische Regulation von *Populus nigra* nebst Verallgemeinerungen über das Verhalten anderer Pflanzen und Tiere. Arch. f. Entw.mechan. 34, 281 (1912).

³ KARZEL, R.: Untersuchungen über die Regeneration von Sproßspitzen. Jb. f. wiss. Bot. 63, 111 (1924).

⁴ LINSBAUER, K.: Studien über Regeneration des Sproßvegetationspunktes. Denkschr. d. ksl. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. 93, 107 (1925).

der Versuche KARZELS mit *Bowiea volubilis*, beziehen sich auf Sproßspitzen von dikotylen Pflanzen.

Tradescantia guianensis habe ich zu meinen Versuchen aus folgenden Gründen gewählt: Es stehen während des ganzen Jahres Sprosse zur Verfügung, die Pflanze ist, wie bekannt, sehr widerstandsfähig. Der Besitz von Schleimzellen in den Geweben schützt die Wundfläche nach der Operation vor zu rascher Vertrocknung.

Versuche mit der Stengelspitze mußten, da der Vegetationspunkt sehr tief sitzt und von vielen jungen Blättern umgeben ist, daher sehr schwer freizulegen ist, aufgegeben werden. Ich zog nun die Sproßvegetationspunkte der Knospen in den Achseln der jungen Blätter zu den Versuchen heran. Es wurden Achsenteile von *Tradescantia guianensis* mit ein, zwei und drei Nodien von dem oberen Teil der Pflanze abgeschnitten, nachdem es sich herausgestellt hatte, daß an der intakten Pflanze die Versuche zu keinem Ergebnis führten.

Am Nodium sitzt die Knospe, aus der sich die junge Seitenachse bildet, von der Blattscheide des Achsenblattes umgeben. Das Blatt samt der Blattscheide wurde vorsichtig entfernt, dadurch die Knospe freigelegt. Der junge Vegetationspunkt der Achsel-

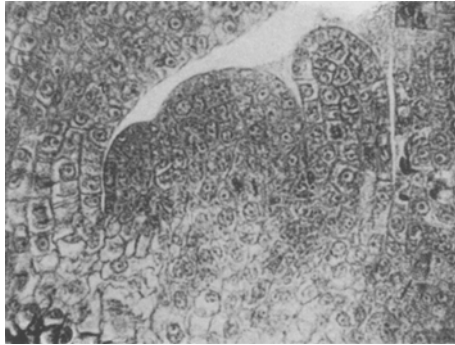


Abb. 1. Medianer Längsschnitt durch eine 4 mm lange Knospe. Der Vegetationspunkt bildet hier eine breite Kuppe. (Präparat gefärbt mit Safranin.)

knospe ist nur von einigen zarten Blättchen umhüllt. Unter dem Binokular ist ohne jede Präparation die Lage dieses Vegetationspunktes zu sehen. Der Vegetationskegel bildet hier eine breite Kuppe (Abb. 1 zeigt den Vegetationspunkt einer 4 mm langen Knospe). Die Knospen wurden der ganzen Länge nach gespalten. Zum Operieren gebrauchte ich speziell fein geschliffene Gilletklingen, die in einem Halter eingeklemmt waren. Die Operationen, welche zu verschiedenen Jahreszeiten ausgeführt wurden, nahm ich immer unter dem Binokular vor. Es gelingt nach einiger Übung, bei einer größeren Anzahl von gespaltenen Knospen den Vegetationspunkt in zwei Teile zu zerlegen. Da die Klinge sehr dünn war, wurden die der Schnittfläche benachbarten Zellen kaum gedrückt, wie aus der Abb. 2 zu ersehen ist. Der Schnitt traf fast immer auch die Stengelachse. Es war nicht erforderlich, Stanniol usw. in die Spalte einzufügen, um die Wiederverwachsung der beiden Teile zu verhindern. Während der ganzen Versuchsführung konnte keine Verwachsung der Spaltprodukte festgestellt werden. Die Achsenteile mit den gespaltenen

Knospen wurden in Glaswannen auf Holzstäben aufgehängt. Der Raum in den Glaswannen, welche im Warmhaus im Lichte zur Aufstellung kamen, war dunstgesättigt. Die Versuchspflanzen wurden täglich mit dem Zerstäuber befeuchtet.

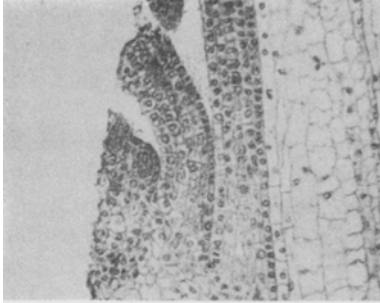


Abb. 2. Teil eines Vegetationspunktes mit einer jüngsten Blattanlage gleich nach der Operation im Längsschnitt. Die der Schnittfläche benachbarten Zellen sind durch die Gilletklinge nicht gedrückt. (Safraninpräparat.)

Nach 2 Tagen konnte man eine Einwärtskrümmung der Spaltprodukte der Knospen in fast allen Fällen beobachten. Nach weiteren 2—3 Tagen ging die Einwärtskrümmung so weit, daß die eine Hälfte die andere im oberen Teil überkreuzte. Das weitere Wachstum geht auf zweierlei Art vor sich: entweder wachsen beide Teile gekreuzt weiter oder sie strecken sich,

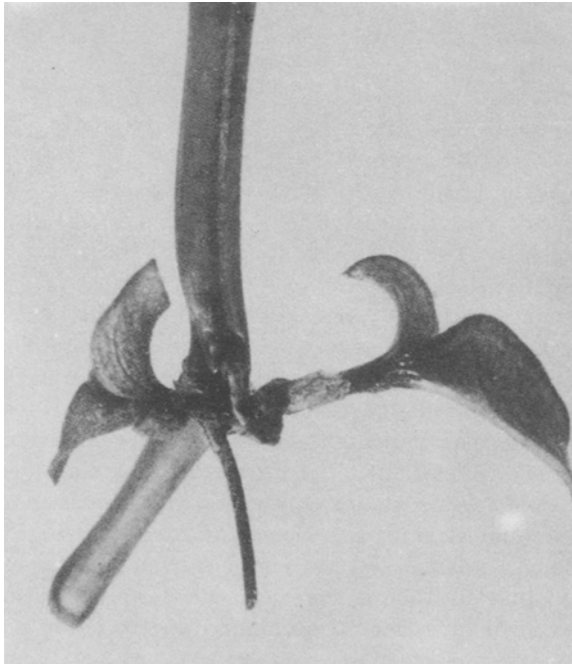


Abb. 3. Eine Doppelbildung von einer gespaltenen Knospe 28 Tage nach der Operation. (Alkoholpräparat.)

wachsen eine Zeitlang parallel und weichen dann nach auswärts auseinander. Abb. 3 zeigt den letzteren Fall 28 Tage nach der Operation. Im

ersten Falle kam es meistens dazu, daß der der Achse anliegende Teil im Wachstum zurückblieb; er ging meist nicht zugrunde. Manchmal hielten beide Spaltprodukte sowohl bei den Gekreuzten als bei den Geradewachsenden im Wachstum eine gewisse Zeit Schritt; später trat ein Unterschied auf. Wurde der Schnitt nicht ungefähr durch die Mitte geführt, wodurch es zu einer Abtrennung einer kleinen Partie des Vegetationspunktes mit einer Blattanlage kam, so verkümmerte dieser Teil schon nach 4—5 Tagen.

Sehr leicht ist es schon auch makroskopisch festzustellen, in welchem Falle es sich um die Entwicklung einer axillaren Ersatzknospe handelt, die etwa ein Regenerat vor-täuschen könnte. Die axillare Ersatzknospe liegt in der Achsel des ältesten Blattes der Knospe, und wenn sie, nicht der verletzte Vegetationspunkt, zur Entwicklung gelangt, werden die Reste der angeschnittenen Knospe in die Richtung der Schnittfläche gedrängt, und der neue Sproß wächst aus der Achsel des einen Blattes hervor.

Bei manchen Versuchen wurde ein Teil nach der Spaltung entfernt und in Alkohol aufbewahrt. Da-

durch wurde dem zurückgebliebenen Teil eine bessere Entwicklung ermöglicht, und durch die mikroskopische Untersuchung des entfernten Stückes konnte festgestellt werden, was vom Vegetationspunkt übrig geblieben war. Abb. 4 zeigt einen regenerierten Sproß 16 Tage nach der Operation und Abb. 2 einen Mikrotomschnitt durch den entfernten Teil.

Die mikroskopische Untersuchung der operierten Pflanzen erfolgte vom 3. bis 21. Tage nach der Operation. Die Objekte wurden in einem Gemisch von 40 ccm Eisessig, 20 ccm Formol, 40 ccm Alkohol und

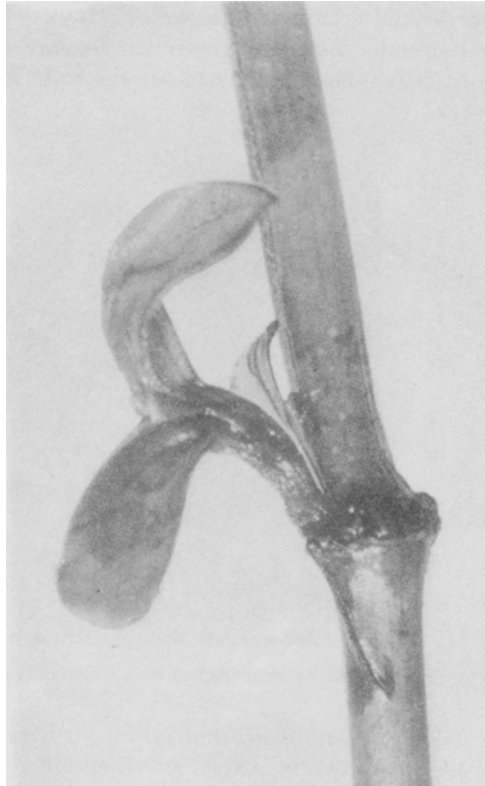


Abb. 4. Ein von einer Hälfte einer Knospe restituirter Sproß, 16 Tage nach der Operation. (Alkoholpräparat.)

0,34 cem Pikrinsäure fixiert und in der üblichen Weise in Paraffin eingebettet, die Blöcke in lückenlose Schnittserien zerlegt, die mit Safranin gefärbt wurden.

In 3—4 Tage alten Präparaten ist zu sehen, daß in dem Teil, der sich zur Zeit der Operation oberhalb der jüngsten Blattanlagen befand, Zellteilungen und Zellbildung schon stattgefunden hatten. Die Zellwände der angeschnittenen Zellen sind durch ihre stärkere Tinktion erkennbar. Der Teil unterhalb der jüngsten Blattanlagen zeigt ein ganz anderes Bild: In der ersten Zone, die gegen den Vegetationspunkt hin gerichtet ist und 5—6 Zellreihen umfaßt, hat sich die erste Reihe hinter den angeschnitte-

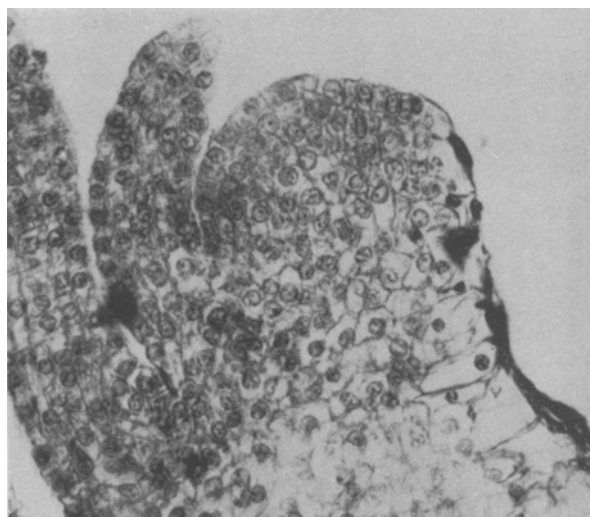


Abb. 5. Medianer Längsschnitt von einer 2 mm großen Knospe 4 Tage nach der Operation. Neuzellbildung.

nen Zellen vergrößert und in der Richtung zur Wundfläche gestreckt. Weiter, basalwärts, zeigen zwei Zellreihen Streckung in derselben Richtung. Diese Zone nimmt den Teil bis zur Ansatzstelle des zweitältesten Blattes ein. Im übrigen Teil sind 3—4 Zellreihen von der Streckung betroffen. Das Gesagte wird durch die Abb. 5 veranschaulicht, welche nach einem Schnitt von einer 2 mm großen Knospe, die am 9. VII. 1926 längsgespalten und am 13. VII. 1926 fixiert wurde, hergestellt war. Bei diesem Objekt sind die zweitjüngste Blattanlage und ein Teil des Vegetationspunktes abgetrennt worden. Zellbildung hat nicht nur hinter den angeschnittenen Zellen stattgefunden, sondern auch in der Längsrichtung hat sich eine neue Zellreihe gebildet.

10 Tage nach der Operation geht die Ergänzung am Vegetationspunkt so weit, daß man eine neue Anlage eines Blatthöckers deutlich erkennen kann.

richtung nach abwärts, sind 16 neu gebildete Zellreihen zu zählen. Stellt man das Präparat im Mikroskop so ein, daß nur der Vegetationspunkt und der nach der Operation neu gebildete Gewebeteil zu sehen ist, so gewinnt man den Eindruck, als ob diese Knospe nie verwundet gewesen wäre. Unten, unter diesem neu gebildeten Gewebestreifen, sind die bei der Spaltung angeschnittenen Zellwände deutlich erkennbar.

Zur Ergänzung sollen noch zwei Fälle beschrieben werden: ein Fall, wo nur die eine von den jüngsten Blattanlagen durch den Schnitt bei der Spaltung abgetragen wurde, und der zweite, bei dem bei der Operation

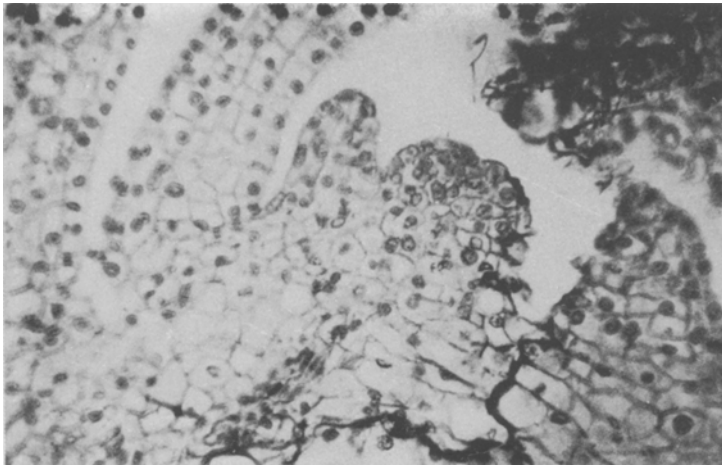


Abb. 7. Nicht ganz median getroffener Längsschnitt durch eine Knospenhälfte 18 Tage nach der Spaltung. Das auf der verwundeten Seite neu gebildete Blatthöckerchen überragt den Vegetationspunkt um einen Teilstrich des Okularmikrometers. In der Längsrichtung sind von der Ansatzstelle des neu gebildeten Blatthöckers bis zur Wunde 16 Zellreihen zu zählen.

weder die jüngsten Blattanlagen noch der Vegetationspunkt verletzt wurden.

Im ersten Falle wird, wie beim Durchsehen mehrerer Serien festgestellt werden konnte, die entfernte Blattanlage sehr bald wieder gebildet, und die durch die Verwundung zum Wachstum angeregte Knospe treibt früher als die gleichaltrigen unverletzten Knospen aus. Nie habe ich in einem Präparat ein Vorkommen sehen können, wie es LINSBAUER¹ für längsgespaltene Vegetationspunkte von *Helianthus annuus* beschreibt: „Der Schnitt hat den inneren Vegetationskegel an der inneren Ansatzstelle der jüngsten Blattanlage getroffen. Im Anschluß an die Wunde ist ein Komplex von Urmeristemzellen bis in den Bereich der Initialen abgestorben, es fehlt somit die rechte Hälfte des ursprünglichen Scheitels.“

¹ LINSBAUER, K.: a. a. O. S. 123.

Versuch XXIb, 17. IX. 1926. Knospenlänge 1,5 mm. Fixiert nach 10 Tagen. Daß die Spaltung der Knospe ungefähr durch die Mitte des Vegetationspunktes gegangen ist, läßt sich aus folgendem schließen: Auf einem Serienschchnitt, der den einen Teil der Spaltprodukte median, vom anderen Teil nur das Deckblatt getroffen hat, ist deutlich zu sehen, daß dieser Blatt-Teil fast die Hälfte des ganzen Deckblattes bildet. Da die Spaltung immer an der Stengelachse vorgenommen wurde und, wie bekannt, dieses Blatt die Knospe so deckt, daß es der Stammoberfläche der Länge nach anliegt, kann mit Sicherheit behauptet werden, daß diese Knospe in fast zwei gleiche Teile durch den Schnitt zerlegt wurde.

An dem median getroffenen Teil hat sich der Vegetationspunkt voll-

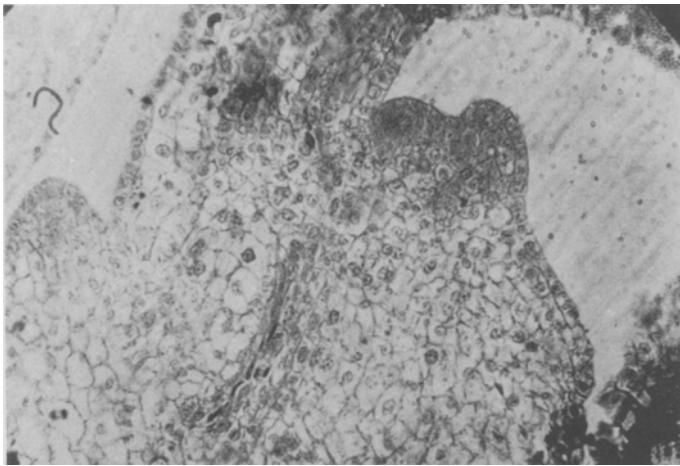


Abb. 6. Längsschnitt durch die Spaltprodukte einer Knospe 10 Tage nach der Operation. Rechts das Deckblatt, links der Vegetationspunkt des anderen Teiles, der sich vollständig ergänzt hat. An der verwundeten Seite ist ein neu herausdifferenziertes Blatthöckerchen zu sehen.

(Safraninpräparat.)

ständig ergänzt, auch hat sich eine neue Blattanlage an der verwundeten Seite herausdifferenziert. Von den verwundeten Zellwänden sind im oberen Teil nur noch Spuren zu sehen, die als stärker tingierte Stellen am Längsschnitt des Vegetationspunktes noch wahrnehmbar sind (Abb. 6). Besonders instruktiv ist ein mir gelungenes Präparat von einer Knospe, 18 Tage nach der Operation. Leider ist die Schnittführung beim Herstellen der Serien nicht ganz senkrecht zur Wundfläche getroffen; trotzdem ist am Präparat zu sehen, daß nicht nur der Vegetationspunkt gänzlich restituiert ist, sondern auch ein neuer Blatthöcker herangewachsen ist (Abb. 7). Er überragt den Vegetationspunkt um einen Teilstrich des Okularmikrometers. Die Blattanlage auf der unverletzten Seite hat sich zu einem fast ausgewachsenen Blatte entwickelt.

Von der Ansatzstelle des neu gebildeten Blatthöckers, in der Längs-

Im zweiten Falle kann man die Wirkung des Traumas nur am stärkeren Wachstum und früheren Austreiben der Knospen merken.

Was die angeschnittenen Blätter betrifft, so konnte ich an ihnen nie eine Regeneration beobachten.

Auf Grund meiner mikroskopischen Untersuchungen bin ich der Ansicht, daß es keine Bildung eines „Ersatzvegetationspunktes“ bei den Knospenvegetationspunkten von *Tradescantia guianensis* nach ihrer Spaltung gibt. Nicht nur in den eben beschriebenen Fällen, sondern auch bei der Durchmusterung sämtlicher Serien konnten solche niemals aufgefunden werden. Immer wird der längsgespaltene Vegetationspunkt ergänzt. Der neu gebildete Teil ist ein leistungsfähiges Meristem. Er erzeugt Blätter und Stengelgewebe wie ein unverletzter Vegetationspunkt. Die gebildete Sprosse z. B. auf der Abb. 3 und 4 unterscheiden sich fast nicht von denen, die sich aus unverletzten Knospen gebildet haben; nur am unteren Stengelteil ist bei genauer Betrachtung eine Narbe als Spur der Spaltung zu sehen.

Zusammenfassung.

Die Ansichten der einzelnen Forscher über die Regenerations- und Restitutionsfähigkeit der Sproßspitze gehen sehr auseinander, es war daher von Interesse, zu dem bereits bekannten Tatsachenmaterial neues hinzuzufügen.

Die Knospen an Achsentellen von *Tradescantia guianensis*, mit zwei bis drei Nodien, wurden durch einen Längsschnitt geteilt und die Stammstücke im dunstgesättigten Raume im Lichte aufgehängt.

Gelingt es, durch einen Längsschnitt den Sproßvegetationspunkt der Knospe in zwei Teile zu zerlegen, so entstehen aus den beiden Spaltprodukten in vielen Fällen Sprosse, welche den normalen bis auf nicht wieder ergänzte, angeschnittene Blätter gleichen, und die eine minimale Vernarbung an der ehemaligen Wundstelle, am unteren Teile der operierten Knospe, erkennen lassen.

Der mikroskopische Befund an operierten Objekten nach 3—21-tägiger Entwicklung zeigte, daß sich der Vegetationskegel an der verletzten Seite ergänzt. Es entsteht ein meristematisches Gewebe, aus dem sich Blattanlagen in normaler Folge entwickeln.