

Mittheilungen.

49. J. Palisa: Die Entwicklungsgeschichte der Regenerationsknospen, welche an den Grundstücken isolirter Wedel von *Cystopteris*-Arten entstehen.

Mit Tafel XIV.

Eingegangen am 1. November 1900.

In der älteren Litteratur wird mehrfach der Regenerationsfähigkeit von Farnwedeln Erwähnung gethan. Am bekanntesten ist sie von kleinen Abschnitten der Stipulen bei den Marattiaceen, über die KARSTEN und HOFMEISTER berichten; der letztere beobachtete sie auch an abgerissenen Wedelstielen von *Asplenium Filix femina*, ja KARSTEN schreibt fast jedem Farnblatt die Fähigkeit der Knospenbildung zu, ohne jedoch dafür Belege zu bringen. Da sich seine Bemerkung zudem in einer Abhandlung über die Palmen befindet, gerieth sie in Vergessenheit, wie auch die anderen zerstreut vorkommenden Angaben übersehen wurden. So wuchs die allgemeine Anschauung heraus, dass aus abgetrennten Blättern der Farne sich keine neuen Pflanzen bildeten¹⁾.

Mein verehrter Lehrer Herr Professor HEINRICHER hat die Regenerationsfähigkeit für mehrere *Cystopteris*-Arten nachgewiesen. Bei einer Studie „Ueber die Widerstandsfähigkeit der Adventivknospen von *Cystopteris bulbifera* gegen das Austrocknen“²⁾ fand er, dass häufig erst nach Monaten ein Pflänzchen auch aus solchen Bulbillen heranwächst, deren grösster Theil der Fäulniss schon anheimgefallen, während nur ein kleiner Rest lebenden Gewebes noch vorhanden war. Dadurch auf die Vermuthung gebracht, dass nicht immer der primäre Vegetationspunkt der Bulbille, sondern neu gebildete es seien, aus denen die Pflänzchen entstehen, stellte er in dieser Rich-

1) E. HEINRICHER, Nachträge zu meiner Studie über die Regenerationsfähigkeit der *Cystopteris*-Arten. Berichte der Deutschen Botan. Ges., Jahrg. 1900, Bd. XVIII, S. 109; Vergl. die Zusammenstellung der Angaben aus der älteren Litteratur bei demselben: Ueber die Regenerationsfähigkeit der Adventivknospen von *Cystopteris bulbifera* (L.) und der *Cystopteris*-Arten überhaupt. Festschrift für SCHWENDENER, S. 160.

2) Berichte der Deutschen Botan. Ges., Jahrg. 1896, Bd. XIV, S. 242.

tung Versuche an. Er löste die schuppenartigen Niederblätter von den Bulbillen ab und sah in der That an der Basis vieler derselben unter günstigen Vegetationsbedingungen Knospen entspringen, welche zu neuen Pflänzchen heranwuchsen. Diese Versuche dehnte er auch auf die Basaltheile gewöhnlicher Wedel anderer *Cystopteris*-Arten aus und kam zu gleichem Resultate bei *Cystopteris montana*, *C. fragilis* und *C. alpina*; an den Laubwedeln von *C. bulbifera* dagegen gelang der Versuch nur unter besonderen Bedingungen¹⁾. Hierbei und bei späteren Versuchen gelangte er unter anderem zu folgendem Ergebnisse: „Die Knospen kommen mehr oder minder in den untersten Partien der Wedelbasen stets auf ihrer Oberseite zur Entwicklung. Meist entwickeln sie sich mehr den Flanken genähert und vorwiegend entweder nur in Einzahl oder in Zweizahl (dann auf jeder Flanke eine). Doch ist die Zahl der Knospen wie auch ihr Ort nicht so streng begrenzt“²⁾.

Nun hat CORRENS³⁾ gezeigt, dass an den Brutkörpern der Laubmoose nicht alle Zellen die Fähigkeit besitzen, ein Protonema zu bilden; vielmehr (und dies gilt für sämtliche Brutorgane) sind es vorher bestimmte Zellen, die Nematogone, aus welchen die Protonemafäden heranwachsen. Sie zeichnen sich gegenüber den anderen Zellen schon im ruhenden Brutorgane durch ihren embryonalen Charakter aus, indem sie ein dichteres Plasma, kleinere Chlorophyllkörper und einen geringeren Gehalt von Reservematerial besitzen. Auch ist ihre Aussenwand von abweichender chemischer Beschaffenheit und (dadurch bedingter) abweichender Farbe, von anderer Dicke und zuweilen glatt, wenn die Aussenwände der gewöhnlichen Zellen sculpturirt sind. Es lag daher nahe auch an den Niederblättern der Brutknospen von *Cystopteris bulbifera* und den anderen zur Regeneration geneigten Farnwedeln ähnliche, besonders charakterisirte Zellen zu vermuthen, welche den Regenerationsknospen ihren Ursprung geben, zumal sie ja auch mit Vorliebe an bestimmten Orten, den Flanken der Blattbasen, entstehen. HEINRICHER erwähnt, solche Zellen nicht beobachtet zu haben, weist ihr Vorhandensein aber nicht mit Bestimmtheit zurück.

Entwicklungsgeschichtlich nämlich hat HEINRICHER die Regenerationsknospen nicht untersucht; bei seinen Untersuchungen hatte er hauptsächlich die Constatirung der Regenerationsfähigkeit im Auge. Er war der Ansicht, dass die Knospen aus einzelnen Oberflächen-

1) HEINRICHER, Regenerationsfähigkeit der Adventivknospen, S. 157.

2) Derselbe, Nachträge über die Regenerationsfähigkeit, S. 120.

3) CORRENS, Vorläufige Uebersicht über die Vermehrungsweisen der Laubmoose durch Brutorgane. Berichte der Deutschen Botan. Ges., Jahrg. 1897, Bd. XV, S. 375.

zellen hervorgehen¹⁾, dass also ihre Anlage im Wesentlichen so verlaufe, wie die der Adventivknospen jener Farne, welche solche regelmässig bilden. Hier wurde von ihm zunächst für *Asplenium bulbiferum* festgestellt, dass „die Adventivknospen auf der Wedelspreite aus einer einzigen Oberflächenzelle hervorgehen, die unmittelbar zur Bildung einer dreiseitigen Scheitelzelle schreitet“²⁾. Dieses Resultat wurde späterhin von ROSTOWZEW³⁾ für die Anlage der Brutknospen von *Cystopteris bulbifera* bestätigt.

Professor HEINRICHER hat mir die Untersuchung der beiden vorliegenden Fragen übertragen. Während der ganzen Arbeit unterstützte er mich mit seinem Rathe, ich spreche ihm hierfür meinen innigsten Dank aus.

Was den ersten Fragepunkt, die Existenz präformirter Zellen anbelangt, so kann ich nur bestätigen, was schon HEINRICHER angiebt⁴⁾, der solche nicht gefunden. Hingegen hat sich seine Vermuthung hinsichtlich der entwicklungsgeschichtlichen Frage nicht bewahrheitet. Die Regenerationsknospen gehen nicht unmittelbar aus einzelnen Oberflächenzellen hervor, sondern mehrere Epidermiszellen bilden durch Theilungen zunächst eine Wucherung, in welcher früher oder später eine oder mehrere Scheitelzellen sich constituiren⁵⁾. Doch existiren Uebergänge zwischen dieser Art der Entwicklung und der Bildungsweise der normalen Adventivknospen an den Wedeln.

Zunächst wurde die Untersuchung an den Niederblättern der Brutknospen von *Cystopteris bulbifera* (L.) Bernhardi durchgeführt. Im Ganzen wurden drei Culturen angelegt, im Frühjahr 1899, im Herbst desselben Jahres und im Frühjahr 1900. Die Brutknospen wurden, wenn geschrumpft, durch Einlegen in Wasser auf ihr normales Volumen gebracht. Die Niederblätter wurden, meist 3 oder 4 an Zahl, von der Brutknospe abgebrochen, die Bruchfläche durch einen Schnitt knapp über der Basis geglättet, um etwaige dem Stamme angehörende Epidermiszellen zu entfernen, und auf feuchten Sand unter einer Glasglocke ausgelegt. Bei 25facher und auch schon

1) Regenerationsfähigkeit der Adventivknospen, S. 154, Fussnote.

2) HEINRICHER, Die jüngsten Stadien der Adventivknospen an der Wedelspreite von *Asplenium bulbiferum*. Sitzungsber. der kais. Akad. der Wissensch., Jahrg. 1881, LXXIV. Bd., Juni-Heft. Dazu vergl. HEINRICHER, Ueber Adventivknospen an der Wedelspreite einiger Farne, Sitzungsber. der kais. Akad. der Wissensch., Jahrg. 1878, LXXVIII. Bd., I. Abth., Juli-Heft.

3) ROSTOWZEW, Die Entwicklungsgeschichte und die Keimung der Adventivknospen von *Cystopteris bulbifera*. Berichte der Deutschen Botan. Ges., Jahrg. 1894, Bd. XII, S. (45) 55.

4) HEINRICHER, Regenerationsfähigkeit der Adventivknospen, S. 154.

5) Erst vom Zeitpunkte der Bildung einer Scheitelzelle kann man eigentlich von Regenerationsknospen sprechen, da erst hiermit die Anlage einer neuen Pflanze gegeben ist.

12facher Lupenvergrößerung lassen sich die einzelnen Epidermiszellen unterscheiden, und nach kurzer Uebung vermag man auch sehr frühe Entwicklungsstadien zu erkennen. Die Wucherungen wurden durch einen Flächenschnitt unter der Lupe abgetrennt, wobei dieselbe nach Art eines Reflectors beim Laryngoskopiren am Auge befestigt war. Die Aufhellung der in Alkohol eingelegten Objecte geschah mit Eau de Javelle und Kalilauge. Um das Zellnetz deutlich sichtbar zu machen, wurden hierauf die Präparate mit Hämatoxylin gefärbt, schliesslich in Glycerin eingelegt und so beobachtet. Die Wucherungen wurden zunächst von der Fläche gemustert; da sie sich aber mit dem Alter über die Blattoberfläche erheben, so mussten, um einen vollen Ueberblick über den Zellcomplex zu erhalten, die rings um die Wucherung befindlichen Epidermiszellen wegpräparirt und das Object unter dem Deckgläschen gewälzt werden. Freilich machte sich dabei der Uebelstand bemerkbar, dass besonders die älteren Zellen in Folge der Laugenbehandlung leicht aus einander fielen.

Als zweites Versuchsobject dienten die Wedel von *Cystopteris montana* Bernhardi, welche nach den Versuchen HEINRICHER's besonders geneigt ist, Regenerationsknospen in kurzer Zeit zu bilden. Zu den im Frühjahr 1900 gemachten zwei Culturen wurden im hiesigen botanischen Garten ausgegrabene Rhizome benützt. Die Methode war ganz gleich wie bei *Cystopteris bulbifera*, nur wurden die eingerollten Wedelspreiten amputirt, um eine raschere Regeneration an der Wedelbasis zu erzielen¹⁾.

Gehen wir nun auf die erste Frage ein: Existiren vorherbestimmte Zellen, denen die Regenerationsknospen entspringen? Von den über 400 ausgelegten Niederblättern von *Cystopteris bulbifera* zeigte ungefähr die gute Hälfte Regeneration, die Herbstcultur verhältnissmässig mehr als die Frühjahrsulturen; auch waren nicht alle Bulbillen in gleicher Weise zur Regeneration disponirt.

Die Niederblätter besitzen Schuppenform, die Oberseite ist mehr flach, die untere stärker gewölbt, die Epidermiszellen polygonal, nur an der Basis, besonders der inneren länglichen Niederblätter gestreckt.

Der Ort der Anlage stimmt mit den Angaben HEINRICHER's vollkommen überein, die Wucherungen treten anfangs stets an den Flanken der Blattbasis auf. Die Form des in Thätigkeit tretenden Zellcomplexes ist variabel, vielfach rundlich, doch auch länglich, mit der Längsachse parallel zur Blattbasis. Die Umrandung ist unregelmässig, indem hier mehr, dort weniger Zellen zu wuchern beginnen. Je längere Zeit seit dem Auslegen der Niederblätter verstreicht, desto weniger constant ist der Ort der Anlage; an Stelle der normalen

1) HEINRICHER, Regenerationsfähigkeit der Adventivknospen, S. 163, Nr. 14.

Flankenstellung entstehen sie bald mehr, bald weniger der Medianlinie des Blattes genähert, wie ja auch in dem Falle, welchen HEINRICHER¹⁾ anführt, die median gelegene Knospe sich erst spät gezeitigt hatte. Ebenso nimmt mit dem späteren Auftreten die Grösse der Wucherungen ab. Dagegen finden sich dieselben an mehreren Orten zugleich vor, sei es, dass die verschiedenen Wucherungen durch zwischenliegende, ruhende Zellen völlig getrennt sind, sei es, dass sie durch wuchernde Zellbrücken mit einander in Verbindung stehen; so war an einem der erst spät treibenden Niederblätter an 10 Stellen neues Leben erwacht.

Was die Beziehungen der Wucherungen zur Blattbasis anbelangt, so fand HEINRICHER²⁾, dass bei quer durchgeführter Zweitheilung des Niederblattes nur die basalen Hälften Regenerationsknospen entstehen lassen, aber nicht die spitzensichtigen. Auch in den vorliegenden Versuchen zeigte sich, dass die Regenerationsfähigkeit mit der Entfernung von der Basis rasch abnimmt. In den allermeisten Fällen sind es die der Schnittfläche zunächst liegenden unversehrten Zellen, welche auch zunächst in Thätigkeit treten. Ueber das unterste Viertel der Längsachse des Blattes geht die Wucherung kaum hinaus.

Die Neigung zur Regeneration ist also an den Flanken der Blattbasis am grössten, sie nimmt gegen die Medianlinie und noch rascher mit der Entfernung von der Blattbasis ab.

Anatomisch zeichnen sich die Epidermiszellen an der Basis mit Ausnahme der schon erwähnten länglicheren Form in keiner Weise vor den übrigen Zellen aus, ebenso wenig lässt sich ein Unterschied zwischen den einzelnen basalen Zellen selbst constatiren. Aus diesem negativen anatomischen Befunde, aus dem Wechsel des Ortes der Knospenanlage, aus dem Umstande, dass mehrere neben einander liegende Zellen in Wucherung eintreten, geht hervor, dass es keine vorher bestimmten Epidermiszellen giebt, aus welchen die Knospen hervorgehen. Vielmehr besitzen alle an der Blattbasis gelegenen Epidermiszellen die Fähigkeit, neue Pflanzen zu erzeugen. Dafür spricht auch die Thatsache, dass, wenn von einem Niederblatte die Wucherung durch einen Schnitt entfernt worden war, häufig an den Schnittträndern neue Wucherungen auftraten.

Von *Cystopteris montana* wurden in beiden Culturen ungefähr je 30 Wedel ausgelegt. Die erste Cultur bestand zur Hälfte aus alten, vorjährigen Wedeln, zur Hälfte aus jungen, die zweite Cultur bloss aus jungen Wedeln. An den alten war nur noch die Basis erhalten, wenige von ihnen brachten es zu Wucherungen, die aber nach einiger

1) HEINRICHER, Nachträge, S. 112.

2) HEINRICHER, Regenerationsfähigkeit der Adventivknospen, S. 162, Nr. 3.

Zeit eingingen. Alle folgenden Angaben beziehen sich daher nur auf junge Wedel. Die jungen Wedel der ersten Cultur zeigten zur Hälfte Neubildungen, die anderen verwesten, während bei der zweiten Cultur fast sämtliche Wedel austrieben. Dieses verschiedene Resultat mochte wohl darin seinen Grund haben, dass für die erste Cultur das Rhizom ausgegraben, in Sand gelegt und durch Einstellen in's Warmhaus zum Austreiben der Wedel veranlasst wurde, hingegen bei der zweiten, sechs Wochen später angelegten Cultur im freien unter natürlichen Verhältnissen gewachsene Wedel verwendet werden konnten.

Die ausgelegten Grundstücke der Wedel waren 1—3 *cm* lang, von frischer, grüner Farbe; die Epidermiszellen je nach dem Alter mehr weniger gestreckt. Im Ganzen wurde ein ganz ähnliches Resultat erzielt wie mit den Niederblättern der Bulbillen von *Cystopteris bulbifera*. Abweichend ist hier, dass die Form der flankenständigen Wucherungen parallel der Wedelachse gestreckt ist. Ferner sind die wuchernden Zellcomplexe viel grösser, so dass sie bei beiderseitigem Auftreten in einigen Fällen an der Basis zusammenflossen und eine einzige, grosse zweilappige Wucherung ausmachten. Endlich tritt hier die Erscheinung noch deutlicher auf, dass die später auftretenden Wucherungen nicht mehr so an die Flanken der Wedelbasis gebunden sind, besonders entfernen sie sich weit von der Blattbasis (in einem Falle bis auf die obere Hälfte des Wedelstieles). Ebenso erscheinen auch hier sehr leicht nach Entfernung einer Wucherung durch einen Schnitt abermals Neubildungen an den Schnittträgern.

Da sich schliesslich keine besonders gekennzeichneten Epidermiszellen nachweisen lassen, so gilt auch hier: Alle an der Oberseite der Wedelbasis von *Cystopteris montana* befindlichen Epidermiszellen besitzen die Fähigkeit in Wucherung überzugehen und Regenerationsknospen zu bilden; die Regenerationsfähigkeit erstreckt sich hier viel weiter apicalwärts als bei *C. bulbifera*.

Die zweite Frage betrifft die näheren Vorgänge bei der Entwicklungsgeschichte der Regenerationsknospen. Die ersten Wucherungen von *Cystopteris bulbifera* erschienen bei den Frühjahrculturen 3 Wochen nach dem Ansetzen, ihre grösste Zahl 4—5 Wochen, doch kamen einzelne auch noch nach Monaten zum Vorschein; früher traten sie bei der Herbstdultur auf, acht Tage nach dem Auslegen wurden bereits 15 Wucherungen beobachtet und durch mehr als zwei Monate kamen noch neue Wucherungen nach.

Was man zuerst mit der Lupe sieht, ist, dass der Glanz mehrerer Epidermiszellen ihrer Umgebung gegenüber erhöht ist. Während die ruhenden Epidermiszellen dunkelbraun bis schwarz erscheinen, gewinnen die wuchernden Zellen eine saftig grüne Farbe; sie nehmen

an Volumen zu, so dass sie sich über die Umgebung erheben und einen leichten Höcker bilden. Am frischen Flächenschnitt erscheinen die ruhenden Epidermiszellen grünlichbraun und wegen ihres geringeren Zellinhaltes hell, die im Wachsthum begriffenen Zellen dagegegen lebhaft grün und wegen ihres reichen Plasmagehaltes dunkel. Bei hinreichend dünnen Schnitten sieht man auch schon die älteren Theilungswände, die jüngeren aber werden erst nach Zerstörung des Inhaltes sichtbar.

Man sieht dann eine mehr minder grosse Gruppe von Epidermiszellen, in welchen die Theilungen weiter vorangeschritten sind (Fig. 2a). Die ursprünglichen Epidermiszellen sind ganz deutlich an den starken Wänden kenntlich, zwischen denen sich die jüngeren Theilungswände ausspannen. Es sind das diejenigen Zellen, deren neue Thätigkeit an den oben beschriebenen Eigenschaften schon am lebenden Blatt mit der Lupe erkannt wird. Ihr Zellnetz ist bei oberflächlicher Einstellung derber und weitlumiger, bei tiefer Einstellung zartwandig und engmaschig. Es kommt dies dadurch zu Stande, dass sich die Tochterzellen senkrecht zur Blattoberfläche strecken, oben breiter werden und sich hier weniger rasch theilen als in der Tiefe. An diese erste Gruppe von Epidermiszellen schliessen sich andere an (b), die sich gerade in den ersten Theilungen befinden. Die erste Wand verläuft nach dem gewöhnlichen Theilungsgesetz im kürzesten Durchmesser, also quer zur länglichen Zelle, oder es bilden sich zwei Querwände, wodurch die Epidermiszelle in drei Tochterzellen getheilt wird.

Bisher zeichnet sich in der grossen Mehrzahl der Fälle keine Zelle besonders aus; trotz genauen Absuchens der Wucherung konnte keine Andeutung einer Scheitelzelle gefunden werden. In manchen Fällen aber fiel eine oder auch eine zweite Zelle durch eine derartige Anordnung der Theilungswände auf (Fig. 9, v), die ganz an die ersten Theilungswände erinnerte, durch welche die Scheitelzelle der Adventivknospen von *Asplenium bulbiferum* constituirt wird¹⁾.

Der Zellcomplex hebt sich durch fortschreitendes Wachsthum über die Umgebung mehr und mehr empor, nimmt halbkugelförmige Gestalt an, schliesslich wird die ganze Wucherung knopfförmig und sitzt gleichsam mit einem dicken Stiel dem Niederblatte auf. Die Oberfläche ist höckerig und sieht unter der Lupe einem Blumenkohlkopf nicht unähnlich aus, indem die aus je einer Mutterepidermiszelle entstandenen Zellgruppen sich hervorwölben und kleinere secundäre Höcker bilden, welche der Wucherung aufsitzen (Fig. 4). Zwischen diesen Höckern kann man noch die Zellwände der ursprünglichen Epidermiszellen erkennen.

1) HEINRICHER, Die jüngsten Stadien der Adventivknospen. Fig. 2, 5.

In der Wucherung constituirt sich die Scheitelzelle, und von nun an geht das Wachstum hauptsächlich auf diese Zelle über. Der Vegetationspunkt charakterisirt sich wie gewöhnlich durch reichen Zellinhalt und kleine zartwandige Zellen, wogegen die anderen oberflächlich gelegenen Zellen grösser, derbwandiger und etwas blasenförmig vorgetrieben sind.

Der Zeitpunkt der Scheitelzellenbildung variirt sehr. Es kann bereits, wie schon bemerkt, in den ersten Theilungen der Epidermiszelle zur Constituirung der Scheitelzelle kommen (Fig. 9), aber auch sehr spät, wo das Wachstum der Wucherung schon zum Stillstand gekommen ist. Vielfach sieht man dann von einem Punkte der Wucherung, deren Oberfläche schon braun und krümelig geworden ist, einen grünen Höcker sich vorschieben (Fig. 12), der sich rasch verlängert, Wedel treibt und sich binnen Kurzem zu einem ansehnlichen Pflänzchen entwickelt.

Auf der Wucherung bilden sich zahlreiche Schleimhaare. Sie treten frühzeitig auf und zwar in der Weise wie sie ROSTOWZEW¹⁾ beschreibt. Vor der Constituirung der Scheitelzelle sind die Paleae richtungslos, nach Bildung derselben aber sind alle in der Umgebung der Scheitelzelle gelegenen gegen sie hingerichtet, wobei sie sich schützend über den Vegetationspunkt hinüberwölben.

Einige kleine Abänderungen in den geschilderten Entwicklungsvorgängen zeigen sich bei denjenigen Wucherungen, welche erst längere Zeit nach dem Ansetzen der Cultur zum Vorschein kommen. Abgesehen von der schon erwähnten Inconstanz des Ortes, werden die in Thätigkeit tretenden Zellcomplexe immer kleiner; es lässt sich dies auf eine allmähliche Herabminderung der Lebensenergie im Niederblatte zurückführen. Da die einzelnen Epidermiszellen in Folge ihrer geringen Anzahl mehr Raum zur Entwicklung haben, so wölben sie sich blasenförmig vor und platten sich an einander stossend theilweise ab (Fig. 5); in ihnen tritt reichliche Theilung ein. Bei tiefer Einstellung sieht man auch hier an aufgehellten Objecten die ursprünglichen derben Wände der zu jeder Zellgruppe gehörigen Epidermismutterzelle. Eine Scheitelzelle wird meist bald gebildet; in dem in Figur 1 abgebildeten Falle trennte die erste Wand den unteren Höcker (*h*) ab, aus welchem eine Palea hervorkommt und sich gegen die Scheitelzelle hinwölbt; aber schon in den folgenden Theilungen wurde die Scheitelzelle (*v*) gebildet, beim Wälzen des Präparates konnte man nämlich die ältesten Segmentwände durch den ganzen Höcker durchgreifen sehen.

Aus der Scheitelzelle wächst die junge Pflanze in derselben Weise hervor, wie sie sich aus dem Scheitelpunkte einer Brutknospe

1) ROSTOWZEW, Die Entwicklungsgeschichte der Adventivknospen, S. (49).

entwickelt; aus den Segmenten bilden sich die Wedel, aus der Rückseite der Wedelstielbasen sprossen die Wurzeln hervor.

HEINRICHER bemerkt in seinen Nachträgen zur Regenerationsfähigkeit der *Cystopteris*-Arten (S. 119), dass die Zahl der Knospen nicht begrenzt sei; so beobachtete er an einem Wedel von *Cystopteris alpina* 3, an einem solchen von *C. fragilis* 4 Knospen; auch spricht er die Vermuthung aus, dass das, was uns eventuell als eine flankenständige Regenerationsknospe erscheint und sich anscheinend zu einem Pflänzchen entwickelt, in der That mehrere Anlagen und mehrere Pflänzchen seien. Diese Vermuthung hat sich an den Niederblättern von *C. bulbifera* als richtig erwiesen; in der That entstehen öfter aus einer Wucherung mehrere Knospen. In dem in Fig. 3 wiedergegebenen Präparate sind die beiden Höcker aus zwei unmittelbar neben einander gelegenen Epidermiszellen hervorgegangen, an jedem derselben wurde die dreiseitige Scheitelzelle constatirt. Es können sich auch noch mehr Knospen bilden und zu Pflänzchen auswachsen. Aus einer an der Flanke gelegenen, älteren Wucherung waren zahlreiche Wedel hervorgesprossen, die durch ihre Kleinheit auffielen. Bei der Präparation wurden 5 Vegetationspunkte nachgewiesen, deren jeder bereits mehrere Wedel getrieben hatte. Sie dürften alle ungefähr gleichzeitig entstanden sein, da nur zwei etwas stärker entwickelt waren. Die Kleinheit der Wedel erklärt sich aus der Concurrrenz.

Kommt eine Epidermiszelle mit der Scheitelzellbildung den anderen Epidermiszellen weit vor, so übernimmt sie die Führung; die anderen auch in Theilung begriffenen Epidermiszellen der nächsten Umgebung bilden keine Scheitelzelle, sondern stellen sich in den Dienst des führenden Vegetationspunktes. Sie treiben dann neben anderen seitenständigen oft auch aus ihrer Mitte eine grössere Palea, die sich über die Scheitelzelle hinüberwölbt, und damit ist die Thätigkeit der Epidermiszelle erschöpft. Ja bei manchen Bildern (Fig. 13) bekam man den Eindruck, als ob selbst aus einer Scheitelzelle eine Palea hervorwachsen würde und die Scheitelzelle damit obliterirte.

Dass sämtliche Zellen der Wucherung aus Epidermiszellen hervorgegangen sind, ersieht man an Schnitten senkrecht zur Oberfläche des Niederblattes. Die Zellen der unter der Epidermis unmittelbar befindlichen Zelllage zeigen bei Beginn der Wucherung nichts von erneuter Thätigkeit. Zur Zeit, wo aus der Wucherung eine Knospe mit angelegten Wedeln hervorgegangen ist und sich in der letzteren bereits ein Strang ausgebildet hat, zeigen auch die unter der Wucherung zunächst gelegenen Zellen des Mesophylls Zelltheilungen. Die Epidermiszellen, aus welchen die Wucherung hervorgegangen ist, haben an der von der Blattfläche abgekehrten

Seite derbe Wandungen, nicht anders, als sie zwischen den anderen Zellen des Mesophylls vorhanden sind. Diese starken Wände setzen sich auch noch zwischen die Epidermiszellen gegen die Blattoberfläche zu fort, werden aber dann plötzlich zart und dünn, wo die Proliferation der Epidermiszellen beginnt.

Die Entwicklungsgeschichte der Regenerationsknospen an den Basaltheilen der Wedel von *Cystopteris montana* gleicht in ihren Grundzügen ganz der von *C. bulbifera*. Die ersten Wucherungen wurden 20 Tage nach dem Auslegen bemerkt. Gegenüber *C. bulbifera* ist das Erkennen der Anfangsstadien insofern erschwert, als bei der grünen Farbe sämtlicher Epidermiszellen der Farbenunterschied zwischen ruhenden und thätigen Zellen wegfällt. Es bleibt als Erkennungszeichen nur der erhöhte Glanz und das grössere Volumen. Da diese Kennzeichen nicht so markant hervortreten, überdies auch gegen die Peripherie der Wucherung allmählich abnehmen, so ist die Grenze der Wucherung in ihren Anfangsstadien nicht genau zu erkennen.

Der frische Flächenschnitt erscheint hellgrün und wegen des geringeren Zellinhaltes viel durchsichtiger als bei *C. bulbifera*; man kann schon jetzt ziemlich gut die Theilungswände wahrnehmen. An aufgehellten Objecten sieht man eine grosse Zahl von Zellen in lebhafter Theilung. Da die Zellen lang sind, so treten zuerst zwei bis vier und noch mehr quere Theilungswände auf (Fig. 6). Die Tochterzellen theilen sich hierauf senkrecht zu den Querwänden, so dass man im Ganzen strickleiterförmige Bilder erhält. Sind die Zellen mehr isodiametrisch (wenn man die Basen noch nicht gestreckter Wedel verwendet) (Fig. 7a), so erfolgt die Theilung nach verschiedenen Richtungen (Fig. 7b). Anfangs sind alle Epidermiszellen mehr minder gleich entwickelt, bald aber eilen mehrere derselben mit ihrem Wachsthum voran, die anderen bleiben zurück und sistiren ihre weiteren Theilungen. Die Oberfläche solcher Wucherungen hat dann ein gekröseartiges Aussehen (Fig. 10). Die voraneilenden Zellen liegen regelmässig an der Flanke gegen die Blattbasis zu, wenn die Wucherung auch sonst weiter ausgedehnt ist. In ihnen kommt es zur Constituirung einer Scheitelzelle, die durch Abscheiden der Segmente einen zuckerhutähnlichen Höcker bildet, der lebhaft grün und reichlich mit nach der Spitze gerichteten, weissen Paleae bedeckt ist. Bezüglich der letzteren gilt das bei *C. bulbifera* Gesagte.

Was die Zahl der aus einer Wucherung hervorspriessenden Knospen betrifft, so kommen in der Mehrzahl der Fälle aus einer zusammenhängenden Wucherung mehrere Knospen hervor; sie divergiren nach allen Seiten, wo sich gerade der grösste Raum zur Entwicklung findet. An einigen Wedelbasen, an denen die Wucherung einen langen schmalen Streifen an der Flanke bildete, standen auch

die Vegetationspunkte in einer der Wedelachse parallelen Reihe (Fig. 11). An einem solchen Basaltheil fanden sich an einer Seite 6 Höcker vor; an 5 derselben konnte die dreiseitige Scheitelzelle constatirt werden, der sechste ging bei der Präparation zu Grunde.

Unter den Anfangs auftretenden Wucherungen boten einige ein etwas abweichendes Aussehen dar. Flankenständig an der Basis erhob sich sehr rasch ein ziemlich scharf begrenzter Zellcomplex zur Halbkugelform (Fig. 14a und 14b). Erst spät — solche Wucherungen können mehrere hundert Zellen umfassen — bildet sich gerade im Scheitel der Halbkugel die Scheitelzelle; wenigstens konnte früher keine mit Sicherheit nachgewiesen werden, obwohl die Stelle, wo sie zu suchen war, durch die von allen Seiten hingerichteten Paleae als markirt angesehen werden konnte.

Die Scheitelzelle war vermuthlich in diesem Falle entweder gerade in Bildung begriffen oder durch eine Verzerrung der Wände unkenntlich gemacht worden, die in Folge zeitweiliger Sistirung ihrer Theilungen bei gleichzeitigem lebhaftem Wachsthum der anderen Zellen eingetreten war. Trotz der Grösse der Wucherung war an diesen halbkugeligen Höckern nur eine Scheitelzelle zu constatiren, und es dürfte auch später keine andere gebildet worden sein. Diese Annahme ergibt sich wohl aus der dominirenden Stellung der Scheitelzelle und ihrem Einfluss auf die ganze Wucherung, deren sämtliche Schleimhaare nach ihr hingerichtet waren.

Epidermiszellen, welche gleich in ihren ersten Theilungen eine Scheitelzelle constituirt hätten, wie das bei *C. bulbifera* der Fall war, wurden nicht beobachtet, doch soll damit die Möglichkeit eines derartigen Vorkommens nicht in Abrede gestellt werden.

Kurz zusammengefasst ergibt sich aus der Untersuchung folgendes Resultat:

1. Die Regenerationsknospen von *Cystopteris bulbifera* und *C. montana* nehmen ihren Ursprung nur aus Epidermiszellen. Unter diesen giebt es keine für die Knospenbildung vorherbestimmten Zellen, sondern alle in der Nähe der Blattbasis auf der Oberseite befindlichen Epidermiszellen besitzen die Fähigkeit zur Regeneration. Bei *C. montana* erstreckt sich dieselbe bedeutend weiter apicalwärts als an den Niederblättern der Brutknospen von *C. bulbifera*.
2. Es treten stets mehrere Epidermiszellen in Thätigkeit, die durch lebhaftes Theilungen eine Wucherung von wechselnder Form und Grösse bilden.
3. Eine Scheitelzelle wird in der Wucherung manchmal unmittelbar durch die ersten Theilungen einer Epidermiszelle

gebildet (*C. bulbifera*), meist aber gehen andere Theilungen ihrer Bildung voraus.

4. Aus einer Wucherung können mehrere Knospen hervorgehen.

Bei einem Vergleich zwischen der Bildung der Adventivknospen an den Farnwedeln und derjenigen der Regenerationsknospen an isolirten Niederblättern der Adventivknospen von *C. bulbifera* und an abgetrennten Wedelbasen der *Cystopteris*-Arten ergeben sich folgende Beziehungen:

1. Die Adventivknospen bilden sich normal an jeder Pflanze aus (*C. bulbifera*, *Asplenium bulbiferum*, *Asplenium Belangeri*, *Diplazium celtidifolium* etc.), die Regenerationsknospen nur unter besonderen Bedingungen, wenn nämlich die Blätter dem Einflusse eines Hauptvegetationspunktes entzogen werden.

(Ausgenommen *C. montana*, wenn man die Anlagen der Seitensprosse zu den Adventivknospen rechnet¹).

2. Die Bildung der Adventivknospen beginnt mit der Thätigkeit einer einzigen Epidermiszelle, die der Regenerationsknospen ist mit Theilungen in einer grösseren Anzahl von Epidermiszellen verbunden.

3. Die Scheitelzelle der Adventivknospen geht unmittelbar durch die ersten Theilungen aus der Epidermiszelle hervor. Der Bildung der Scheitelzelle an den Regenerationsknospen gehen meist reichlich Theilungen voraus.

Bei den Adventivknospen wird also die junge Pflanze sofort angelegt, bei den Regenerationsknospen schiebt sich als Zwischenglied eine Wucherung ein.

4. Die Brutknospen bilden sich je einzeln an den jeweilig dazu bestimmten Stellen der Pflanze aus. Die Regenerationsknospen können in grösserer Zahl unmittelbar neben einander auftreten.

5. Verknüpft erscheinen beide Entwicklungsarten durch jene Fälle von Regenerationsknospenbildung, bei welchen die Wucherung nur aus ganz wenigen Zellen besteht und die Scheitelzelle sich gleich Anfangs bildet.

Innsbruck, Botanisches Institut der Universität.

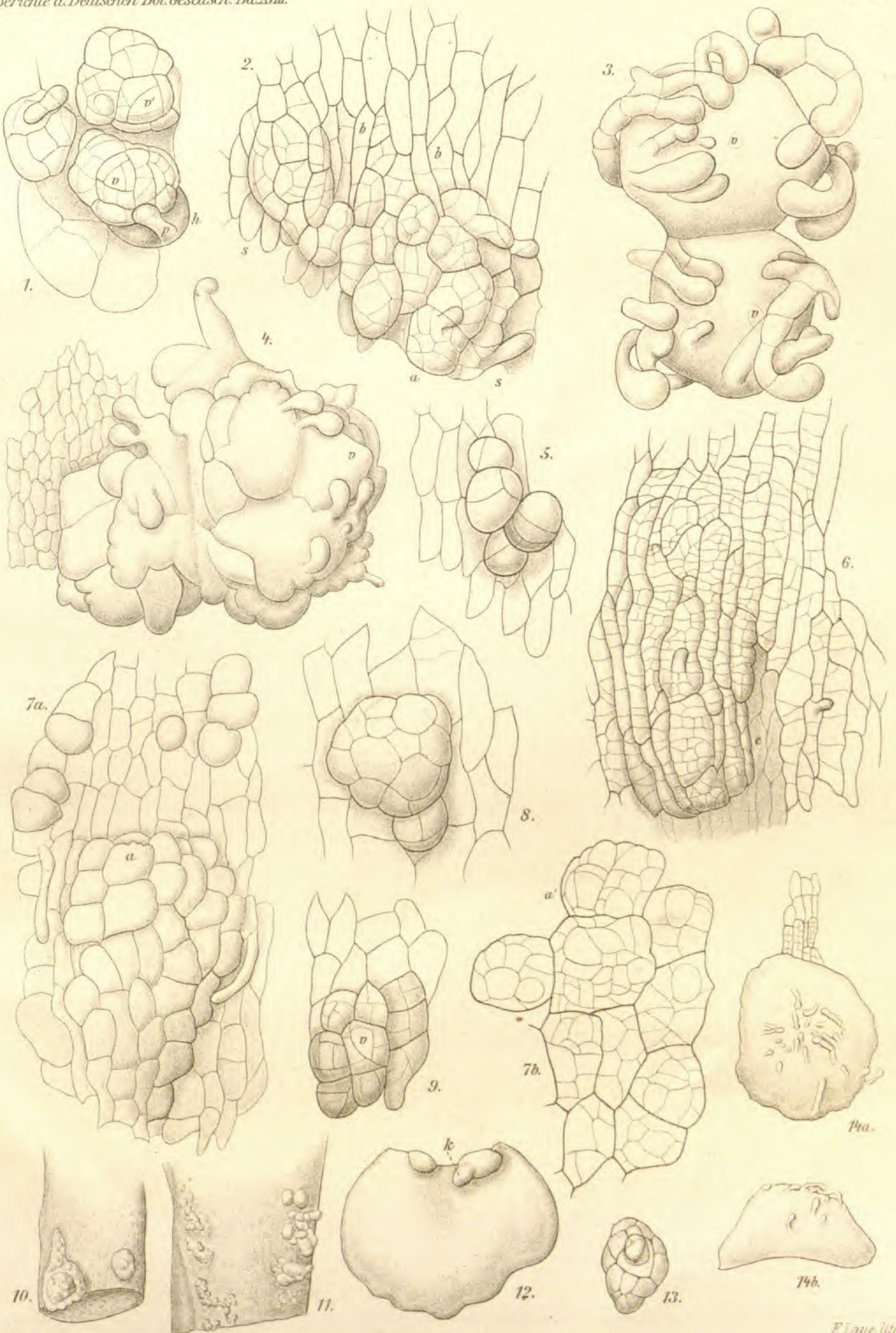
Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. *Cystopteris bulbifera*. Spät nach dem Ansetzen der Cultur aufgetretene, aus wenig Epidermiszellen hervorgegangene Wucherung. Nur drei aus je einer Epidermiszelle entstandene Höcker sind vollständig gezeichnet.

1) HEINRICHER, Regenerationsfähigkeit der Adventivknospen, S. 163, Nr. 10.

Der Höcker rechts unten zeigt eine Regenerationsknospe mit der Scheitelzelle *v*. Die erste Theilungswand der Epidermiszelle trennte den kleinen Höcker *h* ab, aus welchem sich eine Palea *p* gegen die Scheitelzelle hinwölbt. Die Scheitelzelle wurde schon durch die folgenden Theilungen constituirt. Die ältesten Segmente fallen auf dem Bilde sehr klein aus, da die Knospe nach allen Seiten steil abfällt. Möglicherweise liegt auch bei *v'* eine zweite Scheitelzelle. Vergr. 120.

- Fig. 2. *Cystopteris bulbifera*. Früh aufgetretene junge Wucherung; unten bei *s* der Schnitttrand des Niederblattes, bei *a* die in der Theilung vorgeschrittenen Zellen; bei *b* solche in den ersten Theilungen. Vergr. 120.
- „ 3. *Cystopteris bulbifera*. Zwei Knospen, hervorgegangen aus zwei unmittelbar neben einander gelegenen Epidermiszellen; bei *v* die Lage der dreiseitigen Scheitelzellen. Vergr. 120.
- „ 4. *Cystopteris bulbifera*. Aeltere Wucherung; die Oberfläche wird von sekundären Höckern bedeckt, deren jeder einer aus einer Epidermiszelle hervorgegangenen Zellgruppe entspricht; bei *v* eine junge Knospe, gegen welche die Paleae sich hinneigen; links ein Stück der unveränderten Epidermis des Niederblattes. Vergr. 60.
- „ 5. *Cystopteris bulbifera*. Ganz junges Stadium einer spät aufgetretenen Wucherung. 4 Epidermiszellen bilden blasenförmige, gegenseitig sich abplattende Verwölbungen. Vergr. 120.
- „ 6. *Cystopteris montana*. Junge Wucherung an einer bereits gestreckten Wedelbasis bei 90facher Vergr. gezeichnet, bei welcher nur die stärkeren Theilungswände zu sehen sind; bei *e* abgestorbene Epidermiszellen; Verkl. auf 32fache Vergr.
- „ 7a. Junge Wucherung an einer noch nicht gestreckten Wedelbasis. Vergr. 60. 7b. Einige Epidermiszellen mit ihrem Theilungsnetz aus derselben Wucherung (Fig. 7a) bei Vergr. 120.
- „ 8. *Cystopteris montana*. Spät aufgetretene Wucherung von der oberen Hälfte eines Wedelstieles, hervorgegangen aus einer Epidermiszelle; darunter drängt sich eine kleine Wucherung aus einer anderen Epidermiszelle hervor. Vergr. 120.
- „ 9. *Cystopteris bulbifera*. Einige Epidermiszellen einer jungen Wucherung. *v* eine durch die ersten drei Theilungen der Epidermiszelle gebildete Scheitelzelle. Vergr. 120.
- „ 10. *C. montana*. Basalstück eines Wedels mit zwei älteren flankenständigen Wucherungen von gekröseartiger Oberfläche. In der Mitte der Wucherungen im Wachsthum vorancilende Zellgruppen. Vergr. 7.
- „ 11. *C. montana*. Basalstück eines Wedels mit streifenförmigen Wucherungen; an den Flanken rechts bereits Knospen. Vergr. 7.
- „ 12. *Cystopteris bulbifera*. Niederblatt mit zwei alten Wucherungen; aus der rechten schiebt sich eine Knospe *k* hervor. Vergr. 7.
- „ 13. *Cystopteris bulbifera*. Eine Epidermiszelle mit ihren Theilungen aus einer grösseren Wucherung; in der Mitte eine Tochterzelle von Scheitelzellform, aus welcher eine Palea hervorwächst. Vergr. 120.
- 14a. Flächenansicht, 14b Seitenansicht einer der Anfangs auftretenden Wucherungen bei *Cystopteris montana* von abweichendem Charakter. Vergl. Text S. 408. — Vergr. 22,5.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Palisa J.

Artikel/Article: [Die Entwicklungsgeschichte der Regenerationsknospen, welche an den Grundstücken isolirter Wedel von Cystopteris-Arten entstehen. 398-410](#)