

Ad descriptionem cl. F. V. MUELLER, l. c. XI, p. 56--57, paucum addendum vel emendandum. Stigmata floris foeminei expansa sessilia in fructu aucta non decidua. Folium primum petiolatum, integrum ovali-lanceolatum permagnum. — Habitat: Ad flumen Daintree River, W. HILL, E. FITZALAN; in GOOLD's Island, Dallachy (ex MUELLER). — Nom. vern.: Black-Palm.

15. Hans Winkler: Über regenerative Sprossbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica* L.

Mit zwei Holzschnittfiguren.

Eingegangen am 16. Februar 1903.

Im weiteren Verlauf meiner Regenerations-Studien erwies es sich als notwendig, das Verhalten isolierter Blätter einer ausgedehnten und eingehenden Untersuchung zu unterziehen. Über die wesentlichen Ergebnisse soll später im Zusammenhange berichtet werden. Vorderhand möchte ich nur einen Fall seiner besonderen Wichtigkeit wegen herausgreifen.

Er betrifft *Torenia asiatica* L. Die Laubblätter dieser Scrophulariacee sind an Warmhaus-Exemplaren im ausgewachsenen Zustande etwa 4 cm lang, wovon $1-1\frac{1}{2}$ cm auf den Stiel kommen. Die Spreite ist annähernd elliptisch geformt, vorn zugespitzt und am Rande gekerbt, ihre Rippen haben typisch fiedernervigen Verlauf. Der Mittelnerv verläuft gradlinig vom Blattgrunde bis zur Spitze, er ist die unmittelbare Fortsetzung des Hauptbündels im Blattstiel. Die Seitenrippen zweigen unter ziemlich spitzem Winkel vom Hauptstamme ab; ihre Anordnung entspricht bei manchen Blättern der Anordnung der Blättchen an einem paarig gefiederten Blatte, bei anderen der Blättchenstellung eines abwechselnd gefiederten Blattes. An der Unterseite springen die Nerven erster und zweiter Ordnung über die Oberfläche der Lamina hervor, während sich oberseits die Blattfläche zwischen den Seitenrippen leicht emporwölbt, so dass die stärkeren Nerven im Grunde flacher Rinnen verlaufen.

Der Blattstiel hat einen abgerundet-dreieckigen Umriss, er trägt zwei schmale Flügel, die in annähernd gleichmässiger Höhe von unten bis oben verlaufen und die sich unmittelbar in den Spreitengrund fortsetzen. Auf dem Querschnitte des Stieles finden sich drei Gefässbündel. Das eine, grösste, verläuft zentral und setzt den Hauptnerven der Spreite nach unten fort. Von den beiden anderen

viel kleineren verläuft je eines in jedem Flügel; beide treten unterhalb der untersten Verzweigung des Hauptnerven in die Lamina ein.

Spaltöffnungen fehlen auf der Oberseite, kurze Köpfchenhaare finden sich auf beiden Seiten der Spreite. Die Epidermiszellen haben gewellten Umriss, nur die über und unter den stärkeren Nerven gelegenen Zellen sind parallelwandig und prosenchymatisch gestreckt. Zwischen ihnen treten, spärlich verstreut, kurzgliedrige spitze Borstenhaare auf.

Der Zellsaft ist in sämtlichen Zellen der Blätter farblos. —

Wenn man nun diese Blätter an der Basis des Stieles abschneidet und isoliert einpflanzt, so bilden sie ziemlich rasch am basalen Ende einen Callus von mässigem Umfange und teils aus diesem, teils aus dem Blattstiel selbst hervorbrechende, zahlreiche, sich reichlich verzweigende Wurzeln. Da die Blätter sehr zart sind und leicht welken, so ist übrigens eine vorsichtige Behandlung der Stecklinge, besonders in den ersten Tagen, geboten. Sie müssen immer von ziemlich feuchter Atmosphäre umgeben sein und brauchen viel Wärme. Licht, selbst direktes, nicht zu intensives Sonnenlicht, schadet nicht. Ich hielt sie im Vermehrungshaus, anfangs unter Glasglocken, in reinem, lockerem, feuchtem Sand.

Die erste Veränderung, die an der Blattlamina sichtbar wurde, bestand im Auftreten von rotem Zellsaft in den Epidermiszellen der Oberseite — eine Erscheinung, die auch sonst an Blattstecklingen häufig zu beobachten ist und die in einer gewissen Abhängigkeit von der Belichtung steht: An denjenigen Stellen, wo die Blätter sich gegenseitig beschatteten, unterblieb die Zellsaftfärbung. Näheres wird später mitgeteilt werden.

Nach einigen Wochen begann die Sprossbildung an den Blättern, und zwar lassen sich da, im Gegensatz zu fast allen andern bisher bekannt gewordenen Fällen, bei *Torenia* keine konstanten Beziehungen der Punkte, an denen Sprosse entstehen, zu Spitze und Basis des Blattes, noch auch zu irgend einem äusseren Faktor erkennen. Die Sprosse können an der Basis des Blattstieles oder auf diesem selbst oder an irgend einem beliebigen Punkte der Blattspreite entstehen.

Sie bilden sich niemals nur in Einzahl, sondern es entstehen von vornherein viele, an den verschiedensten Teilen des Blattes gleichzeitig. Die ersten Spuren der beginnenden Sprossbildung sind natürlich makroskopisch noch nicht erkennbar, aber mikroskopisch leicht nachzuweisen. Sie bestehen darin, dass sich zunächst die Epidermiszellen der morphologischen Oberseite¹⁾ längs der Spreiten-

1) wobei es gleichgültig ist, ob diese dem Mittelpunkt der Erde zu- oder von ihm abgewandt ist.

nerven erster und zweiter Ordnung und über dem Hauptbündel des Blattstieles lebhaft teilen, und zwar fast ausnahmslos durch Querwände, d. h. durch Wände, die senkrecht zum Verlauf der Nerven orientiert sind. Manchmal teilt sich von den vier bis fünf Zellenzügen, die sich von der Basis des Blattstieles an bis in die Spitze des Blattes hinein in kontinuierlichen Reihen hinziehen, jede einzelne Zelle 5—10 und noch mehrmal, manchmal nur eine bestimmte, immer aber sehr erhebliche Anzahl. Nur selten greift der Prozess auf die weiter rechts und links von den Nerven gelegenen Epidermiszellen mit gewellten Contouren hinüber. Eine Bevorzugung der Stellen, wo Seitennerven abzweigen, lässt sich nicht nachweisen, ebensowenig etwa eine zeitliche Bevorzugung der basalen Zellen; der Teilungsprozess setzt an allen Stellen ungefähr gleichzeitig ein, gleichgültig, ob sie der Basis oder der Spitze des Blattes mehr genähert sind. Eine Längsstreckung in der Richtung des Nervenverlaufes folgt dieser intensiven Teilung nicht. Die einzelnen Zellen fächern sich also in weitgehendem Masse, ohne zunächst eine Volumenänderung zu erfahren, ein Vorgang, der natürlich zu einer erheblichen relativen Vermehrung der Plasma- und Kernsubstanzen führt und den wir als Furchung bezeichnen wollen. Wir werden später sehen, dass ganz allgemein jede nicht mehr embryonale Zelle vor der Regeneration einen solchen Furchungsprozess durchzumachen hat.

Sehr bald beginnen sich nun die Sprosse zunächst als flachgewölbte Protuberanzen über die Oberfläche der Spreite und des Blattstieles emporzuheben. Sie können von einer einzigen Epidermiszelle ausgehen, wie die Adventivsprosse mancher Begonien-Blätter, meist aber treten mehrere, 4 oder 5 nebeneinander liegende Zellen zu einem Vegetationspunkte zusammen.

An manchen Blättern wachsen fast alle Zellen, die sich gefurcht haben, aus. Dann bilden sich auf dem Blatte dichte Reihen unmittelbar und lückenlos nebeneinander stehender Sprossanlagen in einer kontinuierlichen Reihe von der Stielbasis bis zur Blattspitze, und das kann sich über den Seitennerven ebenso wiederholen, so dass Hunderte von regenerierten Sprossen auf einem Blatte sitzen können. Natürlich aber entwickeln sich diese nicht gleichmässig weiter, gewöhnlich überholen einzelne Sprosse die anderen, die dann auf sehr frühem Entwicklungsstadium stehen bleiben. Bei der Mehrzahl der Blätter entwickeln sich überhaupt von vornherein nur eine beschränkte Anzahl von Sprossen, und die zwischen ihren oft weit voneinander entfernten Fusspunkten gelegenen Epidermiszellen kommen dann überhaupt nicht über das Stadium der Furchung hinaus. Doch kann man durch rechtzeitiges Entfernen der regenerierten Sprosse auch sie noch zum Austreiben veranlassen.

Nun lässt sich nicht verkennen, dass diejenigen Sprosse, die späterhin in der Entwicklung bevorzugt sind, in der Mehrzahl der Fälle der Basis des Blattstieles genähert oder über den Hauptnerven inseriert sind, während die an der Spitze des Blattes und über den schwächeren Nerven stehenden gewöhnlich in der Entwicklung zurückbleiben. Aber man kann in diesem Verhalten keineswegs den Ausdruck der Polarität des Blattes erblicken. Denn erstens einmal kommt es häufig genug vor, dass auch andere, auf der Mitte oder dem Spitzenteile des Blattes entstandene oder über Seitennerven inserierte Sprosse sich entwickeln, während die auf dem Blattstiele und über dem Hauptnerven stehenden verkümmern (vergl. Fig. 1A).



Fig. 1 A.

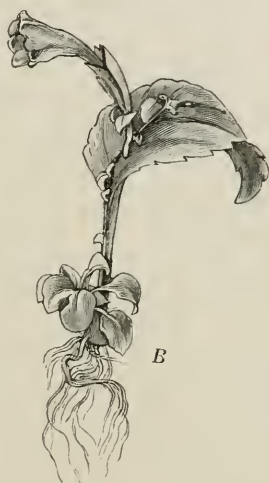


Fig. 1 B.

Fig. 1. Blattstecklinge von *Torenia asiatica* L. In A ist zu erkennen, wie auch über den Seitennerven stehende Sprosse sich kräftig entwickeln, während Basis und unterer Teil des Blattstieles frei von Neubildungen geblieben sind. — In B ist der eine ein wenig seitlich vom Hauptnerven entstandene Spross nach der Bildung nur eines einzigen Vorblattes unmittelbar zur Ausbildung einer endständigen, durchaus normalen Blüte geschritten. Ausserdem sind an der Stielbasis und auf der Spreite noch mehrere zunächst vegetativ bleibende Sprosse regeneriert worden.

Zweitens wurde schon erwähnt, dass sich in der ersten Anlage der Neubildungen — und die ist doch für die Polaritätsfrage das Entscheidende — durchaus keine Beziehungen zu Spitze und Basis des Blattes erkennen lässt, da die Zellfurchungen gleichzeitig an den verschiedensten Punkten von Stiel und Spreite auftreten können. Und drittens endlich ist es auch, ohne dass man genötigt wäre, auf

die Polarität des Blattes zur Erklärung zurückzugreifen, verständlich, dass diejenigen Sprossanlagen in der späteren Entwicklung bevorzugt sind, die beim „Kampfe um die Nahrung“ den günstigsten Platz einnehmen, d. h. diejenigen, die dem Wurzelsystem oder den grösseren Nährstoffbahnen am nächsten stehen.

Was die regenerierten Sprosse selbst betrifft, so gleichen sie meist durchaus normalen Achselknospen; doch sind Verbänderungen und Unregelmässigkeiten in der Blattform, dem Modus der Verzweigung u. s. w. nicht selten. Die Sprosse beginnen, der dekussierten Blattstellung von *Torenia asiatica* entsprechend, mit einem zweigliedrigen Blattwirtel, dessen Orientierung in keiner notwendigen Beziehung zur Nervenrichtung des Mutterblattes steht. In der Hälfte der Fälle etwa bildet die Medianebene des ersten Blattpaares einen rechten Winkel mit der Nervenrichtung; diese quere Stellung der ersten Blätter erscheint also etwas bevorzugt gegenüber der weniger häufigen schiefen oder der noch selteneren parallelen Stellung.

Sehr bemerkenswert ist, dass die Mehrzahl der jungen Blattspresse sehr frühzeitig zur Blütenbildung schreitet. Oft folgte unmittelbar auf die beiden ersten Blätter eine endständige, den Spross abschliessende Blüte; der in Fig. 1B abgebildeten Blüte ging sogar nur ein einziges Vorblatt voraus, so dass der ganze Adventivspross nur aus einem Blatt und einer Blüte bestand. Die Blüten waren in jeder Hinsicht, in Bau, Färbung und Fruchtbarkeit, normal. Auch diejenigen, die terminal standen, waren nicht pelorisch ausgebildet, obwohl sonst durchgehends bei den Scrophulariaceen der Satz gilt, dass „Gipfelblüten immer aktinomorph sind mit Beibehaltung der Eigentümlichkeiten normaler Blüten“ (VON WETTSTEIN 891, S. 45¹). Die weitere Beobachtung wird zeigen, ob nicht doch unter gewissen Bedingungen Pelorien auftreten. —

Die Blätter, die ich zu den Versuchen benutzte, stammten von blühenden *Torenia*-Pflanzen, und so erinnert das auffallend rasche Blühen der auf ihnen entstehenden Sprosse an das bekannte von SACHS (892, S. 1) entdeckte Verhalten von *Begonia rev.* Werden Blätter von blühreifen Exemplaren dieser Pflanze zur Vermehrung benutzt, so gelangen die jungen Adventivpflänzchen erheblich früher zum Blühen als wenn sie von Blättern noch nicht blühender Individuen gebildet werden. Ebenso fand GOEBEL (898, S. 39) von *Achimenes haageana*: „Wenn man Blätter aus der Blütenregion nimmt, so entstehen Adventivsprosse, die früher zur Blütenbildung übergehen als die an Blättern aus der basalen Region der Pflanze entstandenen.“

1) PENZIG (894 II, S. 206) erwähnt keine Pelorien von *Torenia*, wohl aber von dem nahe verwandten *Artanena fibriatum*. Es dürfte wohl aber keinem Zweifel unterliegen, dass auch bei *Torenia* Pelorien vorkommen.

SACHS schloss bekanntlich aus seinen Versuchen auf das Vorhandensein von „blütenbildenden Stoffen“ in den Blättern blühreifer Pflanzen; GOEBEL (898, S. 40) neigt eher zu der Annahme, „dass die Blätter blühreifer Pflanzen überhaupt ärmer an Baumaterial sein werden, dass die von ihnen gebildeten Adventivsprosse demzufolge von vornherein „geschwächt“ seien, und dass erfahrungsgemäss Blütenbildung durch Schwächung des vegetativen Wachstums begünstigt wird“.

Für unsere *Torenia* ist es mir sehr zweifelhaft, ob das frühzeitige Blühen der regenerierten Sprosse mit dem blühbaren Zustande der Mutterpflanze in direktem Zusammenhange steht. Zunächst einmal findet sich in der gärtnerischen Litteratur über *Torenia* überall die Angabe, die Torenen seien nur durch Samen zu vermehren, da Stecklinge — gemeint sind natürlich Stecklinge von Stengelteilen mit Achselknospen — klein blieben und sofort blühten. Ich führe z. B. eine Stelle aus der Revue horticole, Bd. 48, 1867, S. 465 an: „Le *Torenia Fouquieri* ... se multiplie facilement par la voie des semis, mode de multiplication qui doit être préféré pour lui, les boutures qu'on en fait reprenant difficilement et ne donnant pas de résultats, car tous les yeux se développent en fleurs, au lieu de donner des ramifications.“ Es scheint also, als ob die Knospen der Torenen infolge der Störungen, die die Trennung vom Mutterstock im Gefolge hat und unter denen Ernährungsstörungen vielleicht durchaus nicht die wichtigsten sind, zu vorzeitiger Blütenbildung veranlasst würden. Die weitere Untersuchung wird das zeigen.

Eine Beziehung zwischen dem Orte des Blattes an der Mutterpflanze und der Raschheit der Blütenbildung seiner Adventivsprosse, wie sie GOEBEL für *Achimenes* fand, ist bei *Torenia asiatica* jedenfalls nicht vorhanden. Die untersten Blätter verhielten sich völlig so wie die oberen, in deren Achseln Blütensprosse standen, ja, ich sah sogar an einem isolierten Kotedo einer Pflanze Sprosse entstehen, die nach einem Paar steriler Vorblätter in einer Gipfelblüte endigten. Man müsste hier also auf dem Boden der SACHS'schen Vorstellung annehmen, dass nicht nur die Blätter der Blütenregion, sondern die der ganzen Pflanze zur Blütezeit mit blütenbildenden Stoffen erfüllt seien. Dem widerspricht nun aber wieder, dass manche Blätter auch Sprosse bildeten, die zunächst vegetativ weiterwuchsen, ohne vorerst zu blühen, dass also Adventivsprosse desselben Blattes sich hinsichtlich der Blütenbildung durchaus verschieden verhalten können. — Jedenfalls geht schon hieraus hervor, und meine sonstigen Erfahrungen, über die später eingehend zu berichten sein wird, sprechen ebenso dafür, dass die SACHS'sche Beobachtung an *Begonia* nicht ohne weiteres auf andere Pflanzen übertragbar ist. Entscheidend wird in unserem Falle das Verhalten der an den

Blättern von jungen Keimpflanzen entstehenden Adventivsprosse hinsichtlich der Blütenbildung sein. —

Schliesslich sei noch erwähnt, dass die Regeneration gelegentlich nicht bis zur Sprossbildung selbst gedieh, sondern dass es nur zur Bildung eines Adventivblattes kam. Auf der Spreite des Mutterblattes sass dann eine viel kleinere, aber ihr in Form und Bau gleichende Adventivspreite, an deren Basis sich weder makroskopisch, noch mikroskopisch die geringsten Spuren eines etwa als Vegetationspunkt zu deutenden Gewebes finden liessen. Freilich lässt sich dies Fehlen eines Vegetationspunktes schwer mit absoluter Sicherheit behaupten, da schon einige wenig kleine, leicht zu übersehende Embryonalzellen genügen könnten, um das morphologische Dogma, dass Blätter nur an Vegetationspunkten entstehen, zu retten. Da indessen die Vegetationspunkte, die sich sonst auf den *Torenia*-Blättern bilden, ihre Organbildung so gut wie ausnahmslos mit der Ausgliederung zweier einander gegenüberstehender Blätter beginnen, der dekussierten Blattstellung entsprechend, so stehe ich nicht an, die einzeln entstehenden Blätter in der Tat als Adventivblätter anzusprechen, umso mehr, als solche Adventivblätter auch am Hypokotyl und auf dem Blattstiel von *Cyclamen* erscheinen können, und als nach GOEBEL (891, S. 84) auch bei *Utricularia coerulea* L. an der Unterseite der Blätter adventive „Blätter auftreten können, so dass also ein Blatt aus dem anderen entspringt“. —

Wenn wir dieses eben geschilderte Verhalten der *Torenia*-Blattstecklinge mit dem Verhalten von isolierten Blättern anderer Pflanzen hinsichtlich der Regeneration vergleichen, so ergeben sich verschiedene bemerkenswerte Differenzpunkte.

Vor allen Dingen hinsichtlich des Ortes, an dem die Neubildungen auftreten. Es ist eine bekannte Tatsache, auf die vor allem VÖCHTING (878, S. 92) mit Nachdruck hingewiesen hat, dass der normale Ort der Sprossbildung an Blattstecklingen die Basis des Blattstieles ist oder, wenn nicht das ganze Blatt, sondern nur ein Teil der Spreite zu dem Versuche verwendet wird, die durch den Schnitt an der Blattlamina geschaffene Basis. Nach diesem Typus, den wir Typus I nennen wollen, regeneriert weitaus die Mehrzahl der Phanerogamen, deren Blätter überhaupt zur Sprossbildung befähigt sind; und auch die wenigen Farne, deren Wedel Regenerationsknospen bilden können, gehören nach HEINRICHER (899 und 900) und PALISA (900) hierher. — Der Verlauf der Regeneration ist dabei in allen Fällen, soweit sie wenigstens Phanerogamen betreffen, derselbe: es entstehen zuerst an der Basis Wurzeln, die sich schnell zu einem kräftigen, vielverzweigten System entwickeln und erst dann die Sprosse. Diese wachsen dann rasch heran, und während dessen stirbt das Mutterblatt restlos ab.

Nun sind aber eine ganze Reihe von Fällen bekannt, in denen die isolierten Blätter nicht nach dem Typus I regenerieren. Die hierher gehörigen Blätter, deren Zahl sich durch ausgedehntere daraufhin gerichtete Untersuchung jedenfalls noch erheblich vermehren lassen wird, bilden also Wurzeln und Sprosse nicht an der Basis, sondern an irgend einem anderen Punkte des Stieles oder der Spreite (Typus II). Wenn wir die zu diesem Typus gehörigen Fälle überblicken, dann fällt sofort auf, dass häufig ein bestimmter Punkt des Blattes vorzugsweise als Ausgangspunkt der Regeneration dient, nämlich diejenige Stelle, wo die Hauptblattnerven zusammenlaufen, also die Ansatzstelle der Lamina an den Blattstiel oder, wie wir sie, um eine kurze Bezeichnung zu haben, nennen wollen, der Stielpunkt der Blattspreite. Die Fälle, in denen die blattbürtigen Sprosse an diesem Punkte entstehen, wollen wir als Typus IIa denjenigen gegenüberstellen, wo die Sprosse weder an der Basis des Blattes, noch am Stielpunkt der Spreite erscheinen (Typus IIb).¹⁾

Den Typus IIa vertritt vor allem die häufig untersuchte *Begonia rev* (vgl. VÖCHTING 878, S. 92, REGEL 876, S. 447, HANSEN 881, S. 180, WAKKER 885, S. 5, GOEBEL 902, S. 426 u. a.) und verschiedene andere Arten der Gattung *Begonia*. Ferner fand ich ihn gelegentlich einmal bei *Lophospermum erubescens*, das sonst sehr leicht und sicher nach Typus I regeneriert. Sonst scheint er als Typus für regenerative Knospenbildung auf Blättern nicht häufig zu sein, mir ist kein weiterer Fall bekannt. Umsomehr ist zu beachten, dass bei mehreren Pflanzen der Stielpunkt der Blattspreite der Ort normaler blattbürtiger Knospen ist. So vor allem wieder bei mehreren *Begonien*, z. B. *Beg. coriacea*, *Beg. involucrata* u. a. Ferner bei der Saxifragacee *Tolmiea Menziesii* (vgl. KERNER 898 II, S. 37), bei *Nymphaea stellata* var. *bulbilliferu* (GOEBEL 902, S. 424) u. a.

Damit, dass bei diesen Pflanzen normal blattbürtige Knospen auf dem Stielpunkte der Spreite vorkommen, ist nun freilich nicht gesagt, dass sie sich auch bei der Regeneration nach dem Typus IIa verhalten. *Begonia involucrata* z. B., die einzige hierhergehörige Pflanze, die ich bisher untersuchen konnte, regeneriert durchaus nach Typus I, obwohl ihre Blätter, oft sogar schon ganz jugendlich, sehr dazu neigen, Knospen an der Ansatzstelle der Lamina an den Stiel zu erzeugen. Selbst wenn man Blätter isoliert und mit der Stielbasis in Sand steckt, die schon deutliche Anlagen junger Sprosse

1) Als III. Typus kämen dazu noch diejenigen Blätter, bei denen die Knospen gar nicht auf dem Blatte oder dem von ihm gebildeten Callus selbst entstehen, sondern auf den von dem Blatte erzeugten Wurzeln. Soviel mir bekannt, hat nur VÖCHTING (900, S. 124) einen hierher gehörigen Fall (*Thladiantha dubia*) beschrieben. Die Zahl der nach Typus III regenerierenden Blätter dürfte aber ziemlich erheblich sein, wie eine eingehendere Prüfung der normal Wurzelknospen bildenden Pflanzen ergeben wird.

auf dem Stielpunkt ihrer Blattspreite erkennen lassen, selbst dann erscheinen kurze Zeit nach den Wurzeln an der Stielbasis Regenerationsknospen, die sich lebhaft entwickeln, während das ganze Mutterblatt mitsamt den spreitenständigen Knospen zu Grunde geht. Ob sich die anderen erwähnten Pflanzen, insbesondere *Tolmiea*, ebenso verhalten, hoffe ich noch untersuchen zu können. —

Was endlich den Typus IIb anbelangt, so haben wir auch da wieder zu unterscheiden zwischen den Fällen, wo an den verschiedensten Teilen des Blattes regenerative Sprossbildung einsetzt, und denjenigen, wo normal und spontan blattständige Knospen auftreten, die schon im embryonalen Zustande des Blattes angelegt werden. Dahin gehören vor allem *Bryophyllum calycinum* und *crenatum*, ferner *Cardamine* und *Nasturtium* (nach BEIJERINCK 886, S. 56), *Utricularia* (nach GOEBEL 889, S. 41), die Farne mit blattbürtigen Knospen und wahrscheinlich noch die Mehrzahl der anderen bekannten Fälle, die noch der näheren Untersuchung harren, wie *Lycopersicum* (DUCHARTRE 853, S. 241), *Malaxis* (KERNER 898 II, S. 33) u. s. w.

Alle diese Fälle gehören streng genommen nicht zu den Regenerations-Erscheinungen. Wenn an dem isolierten Blatt von *Bryophyllum* die vorgebildeten blattrandständigen Knospen austreiben, so ist das ein Vorgang, der dem Austreiben ruhender Achselknospen an isolierten Stengelstücken durchaus entspricht. Von regenerativer Sprossentwicklung aber können wir nur dann reden, wenn infolge der Isolierung Zellen, die im normalen Verlaufe der Entwicklung niemals zu Sprossanlagen geworden wären, sich zu solchen umgestalten¹⁾.

Das ist nun bei *Torenia* der Fall. Da ist, wie wir sehen, der Ort, an dem die Regenerations-Sprosse sich bilden, durchaus nicht auf die Stielbasis oder auf die Region beschränkt, wo Blattstiel und Spreite ineinander übergehen, sondern beliebige Zellen über den Hauptnerven können zu Vegetationspunkten werden. Mir sind nur zwei verbürgte Fälle bekannt, die sich ebenso oder wenigstens in den Hauptpunkten ebenso wie *Torenia* verhalten, und die daher auch zu Typus IIb zu rechnen sind.

1) Das Gleiche gilt natürlich für die sich nach Typus IIa verhaltenden Pflanzen. Sind die auf ihren Blättern entspringenden Knospen nur meristematisch gebliebene Reste aus dem embryonalen Zustande des Blattes, so können wir nicht von Regeneration reden. Handelt es sich dagegen um nachträgliche Neuentstehung, so ist das ein regenerativer Vorgang, auch wenn er sich in der „normalen“ Entwicklung noch so oft und sicher wiederholt. Denn für die Beurteilung ist es natürlich gleichgültig, ob der Experimentator durch einen Schnitt das Blatt isoliert oder ob das die Pflanze selbst besorgt, sei es durch Abstoßen des Blattes oder Vertrocknen oder Verfaulen des Blattstieles, oder auch nur dadurch, dass, etwa infolge von Alterserscheinungen, die betreffenden Elemente nicht mehr imstande sind, den Stoffaustausch zwischen Blatt und Achse oder die Vermittelung korrelativer Reize zwischen beiden in normaler Weise zu leisten.

Der eine betrifft wieder Begonien. So gibt z. B. REGEL (876, S. 450) von *Beg. quadricolor* an: „Bei dieser Art traten die Knospen an den im Spätherbst 1874 gesteckten Blättern nicht nur an den angeschnittenen Stellen, sondern auch sonst allenthalben auf den Blattrippen der Oberseite hervor, ja ich sah sogar auf einigen alten, noch am Mutterstocke befindlichen Blättern Adventivknospen entwickelt und zwar sowohl an der Übergangsstelle vom Blattstiel in die Spreite, als auch auf den einzelnen Nerven zerstreut.“ Hiernach scheinen also manche Begonien in der Tat auch ohne vorhergegangene Verletzung der Spreite an den verschiedensten Stellen Knospen bilden zu können. Doch wäre hier bei einer Nachuntersuchung genau darauf zu achten, ob nicht durch Absterbungsprozesse oder sonstwelche Störungen unterhalb der neuentstandenen Sprosse vorher etwa eine Basis entstanden war, wie ein solches partielles, d. h. nicht gleichzeitig an allen Teilen der Spreite erfolgendes Absterben bei alternden Blättern ja häufig zu beobachten ist.

Der andere Fall betrifft die Gattung *Drosera*. Von mehreren Arten dieser Gattung ist es schon längst bekannt, dass ihre Blätter sich, isoliert, mit Knospen bedecken (man vergleiche die Angaben von HEINRICHER 902, S. 21; daselbst auch die ältere Litteratur). Aber nur BELJERINCK (886, S. 120), der übrigens das Gleiche auch für *Dionaea muscipula* angibt, weist ausdrücklich darauf hin, dass die Knospen „aus der Mitte der Oberseite reifer Blätter, oberhalb der Verzweigungsstellen dicker Nerven vollständig exogen“ entstehen, ohne dass ein Grund für die Annahme vorläge, „dass hier embryonale Zellgruppen oder etwa ruhende Knospen, welche schon seit dem Meristemzustand des Blattes existierten, zur Entwicklung gelangten.“

Ich habe *Drosera capensis* genauer untersucht. Die Sprosse lassen sich hier in der Tat nicht auf embryonal gebliebene Zellherde zurückführen, sie entstehen aus normal differenzierten Epidermiszellen an beliebigen Punkten der Blattoberseite, gewöhnlich auf oder neben den Mittelnerven, bald der Spitze, bald dem Stielpunkt der Spreite genähert, bis zu drei auf einem Blatt. Beachtenswert ist dabei, dass der Blattstiel sich niemals an der Regeneration beteiligt, wenn man ein ganzes Blatt zu dem Versuche benutzt. Und doch ist auch er zur regenerativen Sprossbildung befähigt, wenn er allein, losgetrennt von der Spreite, in die geeigneten Bedingungen gebracht wird. —

Wenn sich nun auch *Torenia* hinsichtlich des Regenerationstypus an diese beiden Fälle anschliesst, so zeigen doch die drei Gattungen in ihrem Verhalten Unterschiede, die vielleicht nicht unwesentlich sind. Sie betreffen das Verhältnis zwischen Wurzel- und Sprossbildung. *Torenia* und *Drosera* zeigen darin ein entgegengesetztes Verhalten, während *Begonia* eine Mittelstellung einnimmt.

Isolierte Blätter von *Drosera capensis* bewurzeln sich an der

Basis überhaupt nicht, die auf ihrer Spreite entstehenden Sprosse erhalten sich dann späterhin durch eigene Adventivwurzeln, während das Mutterblatt abstirbt. Die *Torenia*-Blätter dagegen bewurzeln sich sehr leicht und rasch an ihrer Basis, aber die von ihnen regenerierten Sprosse sind, wenn sie nicht künstlich von dem Blatte getrennt und sehr sorgfältig behandelt werden, nicht imstande, selbst Wurzeln zu bilden. Sie sterben mit dem Mutterblatt ab und sorgen für die Erhaltung der Spezies dadurch, dass sie sehr rasch, ehe das Mutterblatt zu Grunde geht, zur Blüten- und Samenbildung schreiten. Teleologisch wäre dies Verhalten also leicht verständlich, und es ist in der Tat nicht unmöglich, dass zwischen der mangelnden Befähigung, Wurzeln zu bilden, sich also auf vegetativem Wege zu erhalten, und dem frühzeitigen Blühen ein korrelatives Verhältnis komplizierterer Art besteht.

Wieder anders verhält sich *Begonia*. Bei ihr bewurzelt sich das Mutterblatt, aber auch die auf ihm hervorsprossenden Knospen tragen von Anfang an selbständig Wurzeln und bleiben daher, günstige Bedingungen natürlich vorausgesetzt, beim Verfaulen des Tragblattes erhalten.

Endlich sei noch erwähnt, dass Blätter, die normal nach dem Typus IIb angeordnete Sprosse tragen, wie *Bryophyllum*, *Cardamine* u. s. w. sich bei der Regeneration durchaus nicht auch dem Typus IIb entsprechend verhalten müssen. Es ist im Gegenteil für *Cardamine pratensis* durch VÖCHTING (878, S. 104) und für *Bryophyllum crenatum* durch GOEBEL (902, S. 396) nachgewiesen, dass sie nach Typus I regenerieren, ein weiterer Beweis dafür, dass die Aktivierung schon vorhandener ruhender Anlagen durchaus von der regenerativen Neubildung von Anlagen zu trennen ist. —

Die beigegebenen Abbildungen wurden von Herrn Universitätszeichner GENTER nach den lebenden Objekten unter meiner Aufsicht ausgeführt.

Tübingen, Botanisches Institut, Februar 1903.

Literatur-Verzeichnis.

- M. W. BEIJERINCK (886), Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Amsterdam 1886.
 P. DUCHARTRE (853), Note sur les feuilles ramifères des Tomates. Ann. des sciences natur. botan. 3. sér., Bd. 19, 1853, S. 241—251, Taf. XIV.
 K. GOEBEL (889), Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora, Bd. 72, 1889, S. 1.
 — (891), Morpholog. und biolog. Studien. V. *Utricularia*. Annales du Jard. de Buitenzorg. Bd. 9, 1891, S. 41—119.
 — (898), Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.
 — (902), Über Regeneration im Pflanzenreich. Biolog. Centralblatt, Bd. 22, 1902, S. 385.
 E. HANSEN (881), Vergleich. Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen. Abhandl. der SENCKENBERG. naturf. Gesellsch. Bd. 12, 1881, S. 147—193. Mit 9 Taf.
 E. HEINRICH (899), Über die Regenerationsfähigkeit der Adventivknospen von

- Cystopteris bulbifera* (L.) Bernhards und der *Cystopteris*-Arten überhaupt. Festschrift für SCHWENDENER. Berlin 1899, S. 150—164, Taf. VI.
- E. HEINRICHER (900), Nachträge zu meiner Studie über die Regenerationsfähigkeit der *Cystopteris*-Arten. Ber. der deutschen bot. Gesellsch. Bd. 18, 1900, S. 109—121. Taf. IV.
- (902), Zur Kenntnis von *Drosera*. S.-A. aus der Zeitschrift des Ferdinandeums. III. Folge, 46. Heft, 1902, S. 29, 2 Taf.
- A. KERNER VON MARILAUN (898), Pflanzenleben. 2 Bde., Leipzig 1898.
- G. PALISA (900), Die Entwicklungsgeschichte der Regenerationsknospen, welche an den Grundstücken isolierter Wedel von *Cystopteris*-Arten entstehen. Ber. der deutschen botan. Gesellsch. Bd. 18, 1900, S. 398—410. Taf. XIV.
- O. PENZIG (894), Pflanzen-Teratologie. 2 Bde., Genua 1894.
- F. REGEL (876), Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern. Jen. Zeitschrift f. Naturwissenschaft. Bd. 10, 1876, S. 447—492. Taf. XV—XVII.
- J. SACHS (892), Physiologische Notizen I. Flora Bd. 75, 1892, S. 1—3.
- H. VÖCHTING (878), Über Organbildung im Pflanzenreich. Bd. 1. Bonn 1878.
- (900), Zur Physiologie der Knollengewächse. Jahrb. für wissenschaft. Botanik. Bd. 34, 1900, S. 1—148.
- J. H. WAKKER (885), Onderzoekingen over adventieve Knoppen. Acad. proefschrift Amsterdam 1885.
- R. VON WETTSTEIN (891), Scrophulariaceae. ENGLER-PRANTL, Pflanzenfamilien. IV. Teil, 3 Abt. b, Leipzig 1895.

16. Hugo Fischer: Mikrophotogramme von Inulinsphäriten und Stärkekörnern.

Mit Tafel VI.

Eingegangen am 18. Februar 1903.

Als ich meine Abhandlung: Über Inulin, sein Verhalten ausserhalb und innerhalb der Pflanze, nebst Bemerkungen über den Bau der geschichteten Stärkekörner¹⁾ veröffentlichte, in welcher ich auf die grosse Ähnlichkeit zwischen den in Gummi unter Deckglas gezüchteten Inulinsphäriten und den geschichteten Stärkekörnern hinwies — damals verzichtete ich auf die Beigabe von Abbildungen. Einmal war es mir noch nicht gelungen, den nach Analogie vermuteten Bau der geschichteten Stärkekörner sichtbar zu machen (BÜTSCHLI und wohl auch ARTHUR MEYER hatten solche Präparate bereits beschrieben, nur in etwas anderer Auffassung), es fehlte mir also an geeigneten Vergleichsobjekten für die Darstellung. Dazu kam ein zweiter Grund: Zeichnungen unterliegen leicht dem Verdacht der Subjektivität, und zum Photographieren mangelte das Wichtigste, der Apparat. Neuerdings war mir durch die Güte von Herrn Geheimrat WOHLTMANN eine kürzlich für das Institut für

1) In FERD. COHN'S Beitr. zur Biologie der Pflanzen. VIII. Bd., Breslau, 1898.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [21](#)

Autor(en)/Author(s): Winkler Hans

Artikel/Article: [Über regenerative Sprossbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica* L 96-107](#)