

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel

und

Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band.

1. Juli 1902.

Nr. 13.

Inhalt: **Goebel**, Ueber Regeneration im Pflanzenreich. — **Beard**, Heredity and the epicycle of the germ-cells (Schluss). — **Schmidt-Nielsen**, Autolytische Vorgänge in gesalzenen Heringen. — **E. Korschelt** und **K. Heider**, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. — Preisausschreibung.

Ueber Regeneration im Pflanzenreich.

Von **K. Goebel**.

In seinem neuerdings erschienenen Buche „Regeneration“¹⁾ bespricht Th. H. Morgan auch die Regenerationserscheinungen bei Pflanzen. Da er aber — wenigstens teilweise — nicht auf die Originalarbeiten, sondern auf zusammenfassende Darstellungen sich stützt, so erhält der nichtbotanische Leser wohl kaum ein einigermaßen vollständiges Bild des derzeitigen Standes der Frage auf botanischem Gebiete.

In meiner „Organographie der Pflanzen“ (welche Morgan auch heranzieht) musste der Gegenstand sehr kurz behandelt werden, weil er zu dem Hauptthema des Buches in keiner sehr engen Beziehung steht. Da sich aber viele allgemeine Fragen daran knüpfen, so ist es vielleicht nicht unerwünscht, wenn ich hier eine ausführlichere Darlegung zu geben suche. Die schon a. a. O. besprochenen Thatsachen sollen dabei keine oder nur ganz kurze Erwähnung finden, andere namentlich auch auf Grund eigener Untersuchungen ausführlicher mitgeteilt werden.

Man hat das Wort Regeneration in verschiedenem Sinne gebraucht (vergl. die Ausführungen bei Driesch und Morgan), ich werde es

1) New-York und London, Macmillan 1901. Auch das fast gleichzeitig erschienene Buch von Driesch „Die organischen Regulationen“, Leipzig 1901, berücksichtigt die botanischen Beobachtungen und giebt namentlich allgemeine Erörterungen. Vergl. auch Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Bd., speziell § 47, wo auch Litteratur angeführt ist.

auch hier wie a. a. O. in dem allgemeinen Sinne anwenden, dass darunter die an abgetrennten Pflanzenteilen oder verletzten Pflanzen auftretende Neubildung von Organen („oder Geweben“) verstanden wird. Die anatomischen Regenerationen und die Vorgänge bei der Wundheilung sollen hier aber außer Betracht bleiben¹⁾.

Ausgegangen sei im folgenden von einigen allgemeinen Sätzen, in welche sich meiner Ansicht nach die bis jetzt bekannten Thatsachen zusammenfassen lassen, von letzteren sollen als Belege für die Sätze die wichtigsten angeführt werden. Eine Theorie der Regeneration ist hier also nicht beabsichtigt, sondern nur eine Zusammenfassung beobachteter Thatsachen unter allgemeinen Gesichtspunkten.

Untersucht wurden dabei die Regenerationserscheinungen, die eintreten nach Entfernung bestimmter Organe, dass Regeneration sich unter Umständen auch wird erzielen lassen, wenn ein Organ nicht entfernt, sondern funktionsunfähig wird, ist wahrscheinlich. Wenn man an einem aufrecht wachsenden (orthotropen) Spross mit annähernd horizontalen (plagiotropen) Seitenästen den Gipfel abschneidet, so richten sich ein oder mehrere Seitenäste zum Ersatz des Gipfels auf. Bei *Circaea* ließ sich dasselbe Ergebnis herbeiführen, wenn der Gipfel nicht abgeschnitten, sondern verfinstert, also seiner normalen Funktion entzogen wurde²⁾. Ähnliches mag also auch sonst vorkommen. Sehen wir indes von den die Regeneration veranlassenden Eingriffen ab, so wäre folgendes hervorzuheben.

1. Bei den Regenerationserscheinungen handelt es sich um eine Entfaltung schlummernder (latenter) Anlagen. Sie lassen sich deshalb nicht scharf trennen von den Fällen, in welchen die Entfaltung normal angelegter Organe durch äußere oder innere Reize veranlasst wird, mit anderen Worten, die Regeneration ist bedingt durch „Korrelation“.

2. Bei verletzten Pflanzenteilen wird der entfernte Teil neu gebildet („restituiert“), im allgemeinen nur bei embryonalem Gewebe. Bei Pflanzenteilen, die in den Dauerzustand übergegangen sind, wirkt die Abtrennung und Verletzung dahin, dass ein Teil der Zellen wieder in den embryonalen Zustand übergeht und dadurch zu Neubildungen befähigt wird. Es reagiert auch hier also nur das „Keimplasma“ ebenso wie im ersten Fall, nur nicht direkt, sondern indirekt, weil es in den Dauerzellen sozusagen in inkrustiertem Zustand vorhanden ist. Keimpflanzen sind in manchen Fällen durch ein besonderes Regenerationsvermögen ausgezeichnet.

3. Da bei den Pflanzen also gewöhnlich abgetrennte Teile nicht neugebildet werden (ein Spross z. B., der die Blätter verliert, ent-

1) Vergl. darüber J. Massart, la cicatrisation chez les végétaux (Mémoires etc. publiés per l'academie royale de Belgique 1898 (t. LVII).

2) Goebel, Organographie, p. 647, Anm. 2.

wickelt nicht neue Blätter, sondern neue blattbildende Sprosse), so spielt bei ihnen eine besondere Rolle die Anordnung der neugebildeten oder zur Weiterentwicklung veranlassten Teile. Sie hängt nur in untergeordneter Weise ab von der Einwirkung äußerer Faktoren. Im wesentlichen ist sie bedingt durch die „Struktur“ (im weitesten Sinne) des betreffenden Pflanzenteils, namentlich durch die Bahnen, in welche sich die Bildungsstoffe in demselben bewegen und durch den Wundreiz.

4. Die Qualität der Neubildungen ist abhängig von dem Zustand, in welchem sich die ganze Pflanze befand zu der Zeit, wo die zur Regeneration führende Verletzung stattfand.

Diese Leitsätze mögen zugleich, ohne dass sie wiederholt werden, als Ueberschrift über die folgenden vier Paragraphen dienen, wobei beim ersten gestattet sein mag, etwas weiter auszuholen. Es dürfte dies für der Botanik ferner stehende Leser nicht unerwünscht sein, da die hier zu erwähnenden Verhältnisse in den Lehrbüchern meist nicht berührt werden.

§ 1.

Dass Organanlagen bei Pflanzen sich nur unter ganz bestimmten, im gewöhnlichen Verlauf der Entwicklung nicht regelmäßig eintretenden Bedingungen entfalten, ist außerordentlich häufig. Es braucht nur erinnert zu werden daran, dass jeder Baum (namentlich im unteren Teile der Jahrestriebe) tausende von „schlummernden Knospen“ besitzt, die bei ungestörtem Verlaufe der Vegetation überhaupt nicht zur Entwicklung gelangen, aber kürzere oder längere Zeit hindurch entwicklungsfähig bleiben und bei Verletzungen des Baumes auch wirklich austreiben; sie stellen gewissermaßen Organreserven dar, die nur unter bestimmten Umständen mobilisiert werden. Dies ist nur ein augenfälliges Beispiel dafür, dass viele Anlagen schlummernd, latent bleiben, wie bei der ganzen Pflanze, so auch in der einzelnen Zelle. Hier wie dort wird das Latentbleiben durch die Beziehungen zu anderen Teilen des Organismus bedingt, es wird für die Zellen später auf die Bedeutung dieser Thatsache näher einzugehen sein. Aehnliche Fälle kennen wir bei Wurzelanlagen, indes weniger häufig, noch seltener sind sie bei Blattanlagen, erwähnt sei z. B., dass in den Blüten des Rittersporns (*Delphinium Ajacis*) Blumenblattanlagen regelmäßig verkümmern und nur als kleine Höcker noch wahrnehmbar sind, bei „gefüllten“ Blüten dagegen gelangen sie zur Entfaltung; hier ist eine Störung der Blütenorganisation eingetreten, welche die Entfaltung einer sonst regelmäßig verkümmernenden Anlage bedingt; von einer Orgaureserve kann man aber in diesem Falle nicht sprechen, die Entfaltung ist für die Pflanze auch nicht von Nutzen, sie zeigt uns nur, dass die Entwicklungsfähigkeit der Anlage nicht erloschen ist, obwohl sie unter „normalen“ Verhältnissen nicht in die Erscheinung tritt.

Eingehender erörtert seien zwei Fälle, die sich an die Regenerationsvorgänge unmittelbar anschließen. Bekannt ist ja, dass viele abgetrennte Blätter die Fähigkeit haben, neue Sprosse und Wurzeln zu bilden, worauf später zurückzukommen sein wird. Bei einigen Pflanzen aber werden schon im normalen Verlauf der Vegetation auf Blättern Knospen angelegt, die zur Weiterentwicklung bestimmt sind. Man hat diese Knospen ebenso wie die aus dem Dauergewebe abgetrennter Blätter hervorgehenden als „adventive“¹⁾ bezeichnet.

Indes wird dieser Begriff in verschiedenem Sinne angewandt. Einmal umfasst er Knospen und Wurzeln, die an anderen Stellen als den gewöhnlichen entstehen (bei den Knospen also die, die nicht in den Blattachsen stehen), sodann hat man ihn im engeren Sinne für die aus alten, nicht mehr im embryonalen Zustand befindlichen Pflanzenteilen entstehenden Neubildungen verwandt. Weder bei weiterer noch bei engerer Fassung lassen sich, wie gezeigt werden soll, „adventive“ Organe scharf gegen normal entstehende abgrenzen; auch die eine zeitlang verbreitete Meinung, dass adventive Knospen im Gegensatz zu den normalen meist endogen entstünden, hat sich als unhaltbar erwiesen.

Im folgenden seien zunächst einige Einzelfälle erörtert.

A. Farne. Eine große Anzahl von Farnkräutern hat die Fähigkeit auf ihren Blättern Sprosse anzulegen, es geschieht dies im embryonalen Zustand der Blattanlage und die Sprossbildung gehört in den normalen Entwicklungsgang dieser Pflanzen. Dass sie ein vielfach recht ausgiebiges Mittel für die ungeschlechtliche Vermehrung ist, braucht kaum bemerkt zu werden. Zahl und Stellung dieser blattbürtigen Sprosse sind bei den einzelnen Formen im übrigen sehr verschieden. Für unsere Betrachtung können wir sie in zwei Gruppen einteilen: solche, die auf den Blättern selbst ohne weiteres austreiben, d. h. zu jungen Pflanzen sich entwickeln, und solche, bei denen die Weiterentwicklung der blattbürtigen Knospen an bestimmte Reize gebunden ist.

Beispiele für die erstere Gruppe ergibt jeder Gang durch ein Gewächshaus eines botanischen Gartens, auch in den Lehrbüchern findet man derartige Formen oft abgebildet, (z. B. *Asplenium celtidifolium*, *viviparum* u. a.). Wie früher hervorgehoben²⁾, handelt es sich dabei offenbar um Farne, welche ständig feuchte Standorte bewohnen. Die jungen Pflänzchen sind ja mit dem Boden noch nicht in Berührung, ihre Wurzeln (die zunächst noch kurz bleiben) sind der Gefahr der Vertrocknung kaum ausgesetzt, sie können sich, wenn das

1) Dieser Ausdruck wird als Rumpelkammer benutzt, in der Dinge untergebracht werden, die in das sonstige Schema nicht passen.

2) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen II, p. 229 u. 230.

Blatt, auf dem sie entstanden, abbricht oder sich auf den Boden senkt, in dem feuchten Substrat leicht weiterentwickeln. Die Farne dagegen, deren blattbürtige Knospen auf den Blättern, solange sie mit dem Substrat nicht in Berührung sind, nicht austreiben, sind offenbar Bewohner trockenerer Standorte, für die es selbstverständlich zweckmäßig ist, dass die Knospen nur unter Bedingungen sich weiterentwickeln, die eine dauernde Vegetation den jungen Pflanzen ermöglichen. Dafür seien einige Beispiele angeführt.

Ein besonderes Interesse nehmen die Farne in Anspruch, bei denen die Knospe aus der Spitze der Blätter hervorgeht. Dieser Vorgang ist genauer untersucht nur bei einer *Adiantum*-Art, dem *Ad. Edgeworthii*¹⁾, es ist aber wahrscheinlich, dass andere Farne sich ebenso verhalten, d. h., dass auch bei ihnen die Anlage zu einer neuen Farnpflanze wirklich aus der Blattspitze hervorgeht. Die Abbildung von *Aneimia rotundifolia* (Fig. 1) zeigt zugleich, wie hier der obere Teil des Blattes langgestreckt ist, etwa wie die Sprossachse bei dem „Ausläufer“ einer Erdbeere, nur dass dieser eben eine Sprossachse ist, während hier ein Teil des Blattes ausläuferartig entwickelt ist. Es wird dadurch die Knospe von der Mutterpflanze entfernt und in günstige Wachstumsbedingungen gebracht, mit Recht hat man deshalb in Amerika ein ähnlich sich verhaltendes Farnkraut (*Camptosorus rhizophyllus*) als „Blattwanderer“ bezeichnet (walking-leaf fern). Spricht sich schon hierin eine deutliche Anpassung an eine den Blättern sonst meist fernliegende Funktion, die der asexuellen Reproduktion aus, so ist dies noch auffallender bei einigen anderen Farnen, bei welchen einige Blätter ihre Funktion als Assimilationsorgane ganz und gar verloren und die von Reproduktionsorganen angenommen haben, ein Verhalten, das so eigentümlich ist, dass es bis jetzt, wie die unten mitgeteilten Litteraturangaben zeigen werden, verkannt wurde. Es sei deshalb, obwohl diese morphologischen Thatsachen zu unserem Thema nicht eigentlich gehören, gestattet, kurz darauf einzugehen.

Bei einem Besuche des berühmten Gartens des Herrn Barbey in Chambézy bei Genf fiel mir ein Farnkraut mit eigentümlichen, grünen, flachen Ausläufern auf (Fig. 2), das als *Asplenium obtusilobum* bestimmt wurde. Die Ausläufer entspringen einem anscheinend radiären Stamm und wurzeln an ihrer Spitze, wo sie dann neue Blätter und neue Ausläufer hervorbringen. Diese der *Asplenium*-Sektion (oder Untergattung) *Darea* angehörige Art ist abgebildet bei Hooker, *Icones plantarum*, Vol. VI, Pl. ICCG, wo sie beschrieben wird als versehen mit „radice fibrosa stolonifera“. Aehnlich verhalten sich andere Arten, z. B. das *Aspl. Mannii* (Fig. 3)²⁾, von welchem Hooker in seiner *Second Cen-*

1) Mehrfach so in „Kerner's Pflanzenleben“ und bei Wettstein (Lehrb. d. syst. Botanik) irrig als *Asplenium Edg.* bezeichnet. Betreffend der Knospenanlage siehe Goebel, *Organographie*, p. 448.

2) Diese stellt ein Stück einer in Kamerun gesammelten Pflanze dar.

ture of ferns (Tab. LV) sagt: „Evidently one of the *Darea*-group of *Asplenium* . . . though allied to *A. brachypterum* of Kunze: yet it can hardly be a state of that; the caudex and pinnules and habit are so different. The former resembles a slender filiform stolon, forming dense copious intricated

Fig. 1.

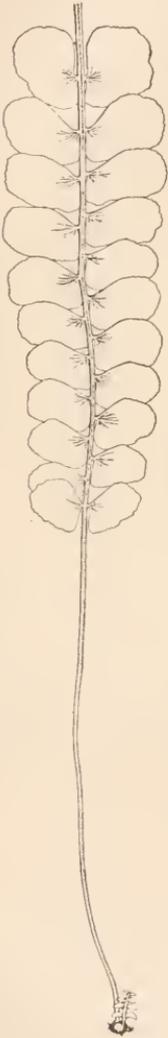


Fig. 2.

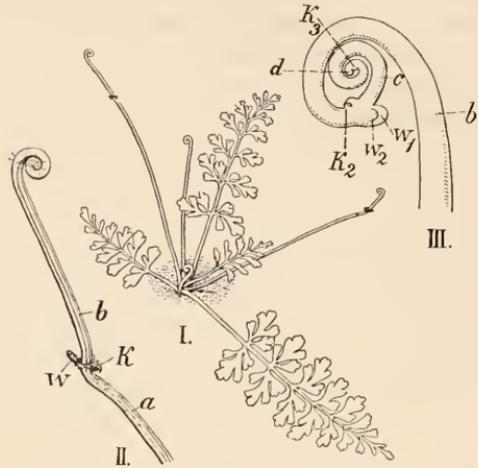


Fig. 1. *Aneimia rotundifolia*. Ein Blatt (auf $\frac{1}{4}$ verkleinert), an dessen Spitze sich eine Knospe entwickelt hat (infolge der Einwirkung von Feuchtigkeit).

Fig. 2. *Asplenium obtusilobum*. I. Pflänzchen mit 3 Ausläuferblättern, etwas verkleinert. II. Oberer Teil eines Ausläuferblattes vergrößert. *a* Die Blattspindel, *K* Knospe, *w* Wurzel, *b* erstes Blatt der Knospe, es gestaltet sich sofort wieder zum Ausläufer. III. Spitze der letzteren stärker vergrößert. *K₂* Knospe an der Spitze von *b* (dazu die Wurzeln *w₁* und *w₂*), *K₃* Knospe an der Spitze von *c* (dies erstes Blatt von *K₂*), *d* erstes Blatt der Knospe *K₃*.

masses, at distances throwing out tufted fibrous roots, on the undersides, and a few clustered fronds on the upper“.

Hier werden also die Ausläufer für Sprosse erklärt, eine Auffassung, die ja eine naheliegende ist, da wir auch sonst Ausläufer kennen, welche, nachdem sie nahe der Spitze Wurzeln gebildet haben, hier Blätter erzeugen. Trotzdem schien mir schon dem Habitus nach hier ein anderer, viel merkwürdigerer Vorgang vorzuliegen, nämlich die Umwandlung eines Blattes in einen

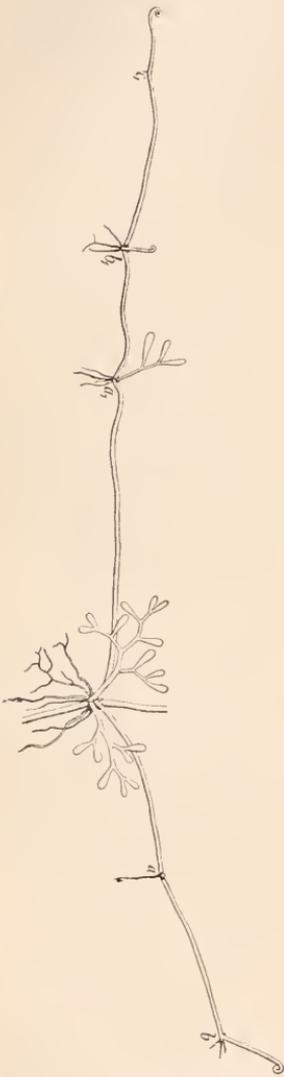
Ausläufer. Das scheint zunächst eine morphologische Ketzerei. Aber es ist, wie die genauere Untersuchung gezeigt hat, trotzdem so, und bei vergleichender Betrachtung schwindet auch das Fremdartige, das dieser Auffassung zunächst anhaftet.

Bei dem in unseren Warmhäusern häufig kultivierten *Adiantum Edgeworthi* zeigte die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung, dass die Knospe an der Spitze des ausläuferartig verlängerten (sonst aber normal mit Fiederblättchen versehenen) Blattes thatsächlich aus der Blattspitze hervorgeht. Der Vorgang wurde a. a. O. in Parallele gestellt mit dem, dass aus der Spitze von Farnwurzeln Sprosse entspringen (so z. B. bei einigen *Platyserium*-Arten und *Asplenium esculentum*). In beiden Fällen wurde angenommen, es handle sich — ein Vergleich zu anderen Farnen — um ein „Hinaufrücken“ der Knospenbildungen auf die Spitze. Unterhalb derselben sehen wir nämlich Knospen auftreten sowohl an den Wurzeln einer Anzahl von Farnen (z. B. *Antrophyum plantagineum*) als bei Blättern. Nehmen wir bei einem an der Spitze eine Knospe entwickelnden Blatte, wie z. B. dem in Fig. 1 abgebildeten an, dass die Blattfiedern unterdrückt werden, so erhalten wir dann ohne weiteres die „Stolonen“, wie sie bei den genannten *Asplenium*-Arten sich finden.

Dass es sich bei den „Ausläufern“ von *Aspl. obtusilobum* um Blätter handelt, zeigt auch die Anatomie (sie stimmte ganz mit der eines Blattstiels derselben Pflanze überein), die Entwicklungsgeschichte und das gelegentliche Vorkommen von Uebergangsformen. Ein „Ausläufer“ ist, wie erwähnt, aus einem Blatte entstanden dadurch, dass die Bildung von Fiederblättchen unterbleibt, also nur die „Blattspindel“ übrig bleibt, und diese an ihrer Spitze eine Knospe erzeugt. Eine Uebergangsform wäre also dann gegeben, wenn ein Blatt sich fände, welches eine reduzierte Fiederbildung aufweist. Dies war nun in der That der Fall, es fand sich z. B. ein Blatt, das an seiner Basis noch zwei Blattfiedern trug, an der Spitze zum „Ausläufer“ geworden war. Diese „Ausläufer“ sind an der Spitze eingerollt wie die meisten Farnblätter, auch sonst erweisen sie sich entwicklungsgeschichtlich mit ihnen als gleichartig. Die Pflanze bringt hier zweierlei Blätter hervor. Einmal gewöhnliche, doppelt gefiederte, die an ihrer Spitze keine Ausläufer produzieren (davon sind in Fig. 1 vier vorhanden), und Ausläuferblätter. Die beiden Blattformen bildeten sich an dem hier kultivierten Exemplare nicht durcheinander, sondern periodisch aus. Im Winter erschienen nur gewöhnliche Blätter, im Frühjahr und den Sommer über die Ausläuferblätter, es ist wohl anzunehmen, dass in der Heimat der Pflanze ihre Bildung in die nasse Jahreszeit fällt. Diese Arbeitsteilung ist wohl abzuleiten von dem Verhalten, wie wir es bei anderen Farnen (z. B. *Aneimia rotundifolia*, *Camptosorus rhizophyllus*, *Asplenium rutaefolium*, *Adiantum Edgeworthii*) antreffen, bei denen sämtliche Blätter an ihrer Spitze Knospen hervorbringen. Die einen haben diese Fähigkeit verloren, die anderen sie in viel schärfer ausgeprägter Eigenart angenommen. Einen ganz ähnlichen Fall habe ich früher für die „Nischenblatt“bildung epiphytischer Farne nachzuweisen versucht: bei einigen *Polypodium*-Arten (*P. Heracleum* und *P. coronans*) sind alle Blätter zugleich Laubblätter und Nischenblätter, bei anderen sind die einen Blätter nur Laubblätter, die anderen, die ihren Chlorophyllgehalt frühzeitig verlieren, nur Nischenblätter (z. B. *P. quercifolium*, *propinquum* u. a.). Die Keimpflanzen zeigen noch den ursprünglichen Charakter, und auch bei älteren Pflanzen kann man Mittelformen zwischen beiden, wie ich mich neuerdings überzeugte, künstlich hervorrufen, d. h. also einen Rückschlag auf die

Jugend-Blattform, wenn man sie schlecht behandelt, z. B. an abgeschnittenen kleineren Stammstücken, die dann bei der Weiterentwicklung zunächst (statt der Nischenblätter) Mittelformen zwischen Nischen- und Laubblättern hervorbringen. Bei *Asplenium obtusilobum* war die oben erwähnte Mittelform das erste Blatt, das wieder zur Ausläuferbildung überging. Diese Ausläuferbildung ist nun namentlich auch dadurch noch eine eigentümliche, dass das erste Blatt der an dem „Ausläufer“ entstandenen Knospe sofort wieder zur Ausläuferbildung übergeht und sich in die Verlängerung des ersten Ausläufers stellt. Es kommt dadurch eine sehr eigentümliche, im Pflanzenreich sonst nicht bekannte Verkettung von „Ausläuferblättern“ ein Blattsympodium zu stande. In Fig. 2, II ist *a* die Spitze eines Ausläuferblattes, *K* die an seiner Spitze¹⁾ entstandene Knospe. Diese hat einige Wurzeln (*w*) angelegt und zunächst ein erstes Blatt *b* entwickelt (während die übrigen noch unentfaltet sind). Fig. 2, III zeigt die Spitze eines ähnlichen Blattes wie *b*. Es ist hier schon eine zweite Knospe angelegt, die das Blatt *c* entfaltet hat, das eine Knospe *K*₂ als kleine Anschwellung zeigt und das Blättchen *d* in die Verlängerung des ganzen — scheinbar ein einfaches, schneckenförmig eingerolltes Blatt darstellenden Gebildes gestellt hat. Noch deutlicher wird der merkwürdige Vorgang wohl aus der Betrachtung der Abbildung von *Aspl. Mannii* (Fig. 3) ersichtlich sein.

Fig. 3.



Stück eines Pflänzchens von *Asplenium Mannii* verkl. Zwei Ausläufer (Blattsympodien) sichtbar, bei *a*, *b*, *a*₁, *b*₁, *c*₁ Knospen sichtbar.

Die beiden, eben kurz geschilderten Farne gehören zu denjenigen, bei denen die auf den Blättern eingelegten Knospen sich sofort weiter entwickeln, was nach der oben ausgesprochenen (im Vaterland der Pflanzen näher zu prüfenden) Vermutung durch die Entwicklung der Ausläuferblätter in der nassen Jahreszeit begünstigt wird. Bei *Anemia rotundifolia* u. a. aber verharren die mit den Blattspitzen angelegten Knospen in einem Ruhezustand, solange die Blattspitzen nicht den Boden erreichen. In Gewächshäusern²⁾, wo die Pflanzen in Töpfen kultiviert werden,

1) Ich habe nicht untersucht, ob die feineren Entwicklungsvorgänge hier mit denen von *Adiantum Edgeworthii* übereinstimmen, ob also die Knospe wirklich aus der Blattspitze hervorgeht oder etwa nahe derselben angelegt wird.

2) Es sei bemerkt, dass meine Pflanzen in einem sehr feucht gehaltenen,

viert werden, werden die Knospen der frei herabhängenden Blättern schließlich braun und gehen zu Grunde, obwohl Wassertropfen längs der ausläuferartigen Blattenden herunterlaufend oft auf den Knospen wahrnehmbar sind. Es fragt sich also, welche äußeren Einflüsse die Entwicklung der Knospen „auslösen“. Das Nächstliegende war, an die Einwirkung der Wasserzufuhr und an die Wirkung des Lichtes zu denken. Bekanntlich übt das Licht vielfach eine hemmende Einwirkung auf die Wurzelentwicklung aus, die auch bei den *Aneimiaknospen* hervortritt, die einige Wurzelanlagen schon aufweisen. Zunächst ließ sich die Weiterentwicklung der Knospen leicht erzielen, wenn sie in mit Wasser gefüllte Reagenzröhren dauernd eintauchten. Die Wurzeln blieben dabei allerdings meist kurz, während sie bei Verfinsterung sich kräftig entwickelten. Wasserzufuhr bewirkt hier also die „Auslösung“ der Weiterentwicklung. Eine solche fand auch statt in einem leeren, mit Staniol umwickelten Reagenzglas, in welchem offenbar sehr große Luftfeuchtigkeit vorhanden war, welche wohl auf die Entwicklung der Knospe günstig einwirkt, während die Wurzel- (vielleicht auch die Knospen-) Entwicklung durch Lichtmangel gefördert wurde. Wenn also die Knospen, die den Boden berühren, sich weiter entwickeln, so kommt dies offenbar zu stande dadurch, dass hier die Wurzeln Wasser aufnehmen und in dem dunklen Substrat keine Hemmung durch Lichtwirkung erfahren. Dass *Aneimia rotundifolia* eine Pflanze ist, deren — wenigstens zeitweilig — trockener Standort eine Weiterentwicklung der Knospen nur unter günstigen Umständen als vorteilhaft erscheinen lässt, darauf weist schon die derbe, lederartige Beschaffenheit der Blattsiedern hin; dass ferner in der That die Knospenentwicklung erst von besonderen, äußeren Bedingungen abhängig ist, ergibt sich schon daraus, dass die Pflanzen von *Aneimia rotundifolia* und *Asplenium rutaefolium*, deren in der Luft befindliche Knospen nicht austreiben, sich in demselben Gewächshaus befanden wie die von *Adiantum Edgeworthii*, *A. caudatum*, *A. dolabraeforme*, *Asplenium obtusifolium*, bei denen dies Austreiben auch ohne Berührung mit dem Substrate erfolgte. Es mag dahingestellt bleiben, ob es bei der ersten Kategorie noch andere Bedingungen für das Austreiben der Knospen als die genannten giebt, jedenfalls werden diese die sein, um die es sich in der freien Natur handelt; die Wurzeln bleiben übrigens auch bei der zweitgenannten Gruppe, solange die Knospen in der Luft sind, sehr kurz, ihre Entwicklung wird offenbar durch das Licht und Wassermangel gehemmt. Bei einem Exemplare von *Ad. rotundifolium* wurde die Stammspitze abgeschnitten. Nach einiger Zeit entwickelten sich an der Mehrzahl der frei herabhängenden Blätter die Knospen.

zur Kultur von *Nepenthes* dienenden Hause standen. Nur einmal, als im Sommer bei hoher Temperatur dies Haus besonders feucht gehalten wurde, fand an einigen Blättern, die nicht mit dem Substrat in Berührung waren, Austreiben der Knospen statt.

Da es sich nur um einen Versuch handelte und da, wie oben bemerkt, zuweilen auch an unverletzten Pflanzen ein Austreiben der Knospen stattfindet, so kann nicht mit aller Bestimmtheit behauptet werden, dass die Beseitigung der Sprossspitze das Austreiben der Blattknospen hervorruft. Indes ist mir eine solche Beziehung doch sehr wahrscheinlich, und bei der nächst zu besprechenden Pflanze ließ sie sich mit aller Sicherheit erweisen.

B. Die Gattung *Bryophyllum*, eine Crassulacee mit fleischigen Blättern ist dadurch ausgezeichnet, dass an diesen schon in sehr jugendlichem, embryonalen Zustand in den Kerben des Blattrandes Anlagen von Sprossen gebildet werden. Seit lange ist für *Bryophyllum calycinum* bekannt, dass an von der Mutterpflanze abgelösten Blättern eine Weiterentwicklung der Sprossanlagen eintritt; diese entwickeln Blätter und Wurzeln und wachsen zu neuen Pflanzen heran. An der Pflanze selbst gelangen die Sprossanlagen nicht über die allerersten Entwicklungsstadien hinaus¹⁾, die kräftigeren lassen zwei Blatt rudimente erkennen, die schwächeren zeigen sich nur als eine Zellgruppe von embryonaler Beschaffenheit angedeutet. Wurzeln sind noch keine vorhanden, entwickeln sich aber bei dieser Art — nach Berge's Angabe — bei abgeschnittenen Blättern, ehe die Weiterbildung der Sprossanlage beginnt. Meine Untersuchungen wurden an einer anderen, in den Gewächshäusern neuerdings viel gezogenen Art, dem *Br. crenatum* angestellt, welches dem alten *Br. calycinum* gegenüber einige Vorteile für derartige Untersuchungen gewähren dürfte.

Es handelt sich dabei namentlich um die Frage, wie die „Auslösung“ der Entwicklung der blattbürtigen Sprossanlagen eigentlich zu stande kommt.

Zunächst sei indes zweierlei bemerkt: einmal, dass die Pflanze in dem geschilderten Vorgang ein ausgiebiges Vermehrungsmittel besitzt. Namentlich ältere Pflanzen werfen die Blätter (besonders wenn eine Störung der Vegetation eintritt) leicht ab, auch solange diese noch frisch sind, jedes von ihnen giebt mehreren Sprossen den Ursprung. Sodann ist zu erwähnen, dass gelegentlich auch an der Pflanze selbst das Austreiben der blattbürtigen Sprossanlagen stattfindet, wir werden auf die Ursache dafür später zurückkommen.

Für *Bryophyllum calycinum* liegt über die Bedingungen für die Entwicklung der Sprosse eine wertvolle Untersuchung von W a k k e r²⁾ vor, dessen Schlussfolgerungen ich mich aber nicht anschließen kann.

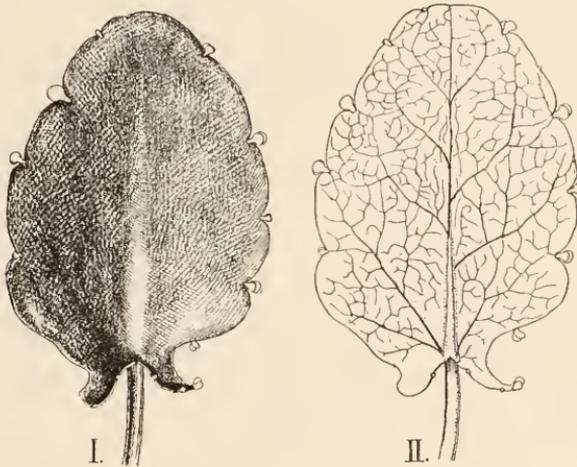
Betrachtet man eine Anzahl abgelöster Blätter, so sieht man, dass — im Gegensatz gegen die unten für die Blattregeneration anzuführen-

1) Vergl. darüber: Berge, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Bryophyllum calycinum*, Zürich 1879.

2) W a k k e r, onderzoekingen over adventieve Knoppen, Academisch Proefschrift, Amsterdam 1885.

den Thatsachen — eine bestimmte Reihenfolge in der Entwicklung der Sprossanlagen nicht eintritt (Fig. 4). Offenbar entwickeln sich die Knospen zuerst, die schon an der Mutterpflanze kräftiger waren, speziell die in den tieferen Kerben sitzenden. Man kann aber auch ganz schwache Anlagen zu kräftiger Entwicklung bringen, wenn man die anderen wegschneidet. Dass die Kräftigkeit der Pflänzchen von dem Zustand des Blattes, an dem sie entstanden, bedingt wird, ergibt sich auch daraus, dass die aus den dem Blütenstand nahestehenden, kleinen Blättern entstandenen gegenüber den aus kräftigen Laubblättern entstandenen zunächst zurückbleiben. Im Gegensatz zu *Br. calycinum* bilden die austreibende Sprosse zuerst einige Blattpaare und dann erst Wurzeln. Von dem Bryophyllumblatt selbst wird von

Fig. 4.



Bryophyllum calycinum. I Blatt (abgetrennt) mit jungen Pflänzchen in den Blattkerben. II zeigt den Verlauf der dickeren Blattnerven (Gefäßbündel).

Wakker ausdrücklich betont, dass es nicht im stande sei, sich zu bewurzeln. Wurzeln entstehen nur an den austreibenden Knospen, und „wie man die abgeschnittenen Blätter dieser Pflanze auch behandelt, nie bringen sie Wurzeln hervor, was man doch als eine, bei Blättern anderer Pflanzen sehr häufige („allgemeine“) Eigenschaft bezeichnen kann (a. a. O. p. 46) . . . und wir können so sagen, dass in den gut untersuchten Fällen die Blätter, welche Knospenmeristeme besitzen, die Fähigkeit entbehren, Wurzeln hervorzubringen“.

Für *Br. calycinum* hielt auch ich diesen Satz für richtig, weil thatsächlich die abgeschnittenen Blätter, an denen Knospen sich entwickeln, sich nicht bewurzeln, wenigstens habe ich in meinen Kulturen keinen derartigen Fall beobachtet. Aber eine solche Bewurzelung trat ein an Blättern, denen ich die Knospenanlagen in den Blattkerben alle

ausgeschnitten hatte, allerdings fand die Bewurzelung statt meist erst einige Monate, nachdem die Blätter in feuchte Erde gesteckt worden waren, in einem Falle bewurzelte sich auch ein Blatt, das eine Knospe aus einer Kerbe entwickelt hatte. *Br. calycinum* stand mir nicht zur Verfügung, ich möchte aber, trotz des negativen Ausfalls von Wakker's Versuch vermuten, dass, wenn man mit einer größeren Anzahl „entknospter“ Blätter arbeitet, auch hier Bewurzelung von einigen sich wird erzielen lassen. Die Thatsache ist aber von erheblichem Interesse, denn sie zeigt, dass

1. die Fähigkeit, aus abgeschnittenen Blättern Wurzeln zu bilden, auch den Bryophyllumblättern (wenigstens denen von *Br. calycinum*) zukommt, aber gewöhnlich „latent“ bleibt,

2. dieses Latentbleiben ist offenbar dadurch bedingt, dass die blattbürtigen Knospen sich reichlich bewurzeln, es liegt hier also ein Fall von korrelativer Bedingtheit vor, für den sich (speziell für die Wurzelbildung) nachher noch ein anderes Beispiel ergeben wird.

Die Korrelation bezieht sich nicht nur auf die Wurzel-, sondern auch auf die Knospenbildung. Denn es trat (zunächst allerdings nur an einem der Blätter) an der Basis des entknospten Blattes die Bildung einer Knospe auf, wie dies bei den abgeschnittenen, nicht mit Sprossanlagen ausgerüsteten Blättern anderer Crassalaceen geschieht. Es gelang also, *Bryophyllum* durch Entfernung der blattbürtigen Knospenanlagen (die den verwandten Formen gegenüber etwas „Neues“ sind) zu der Art der Blattregeneration zu nötigen, welche die übliche ist.

Bemerkenswert dabei ist, wie dies auch bei anderen derartigen Fällen anzuführen sein wird, dass längere Zeit notwendig ist, bis diese „Umstimmung“ der Entwicklung erfolgt.

Kehren wir zu dem Verhalten der unverletzten Bryophyllumblätter zurück, so sehen wir, dass normal die Abtrennung des Blattes notwendig ist, um die Knospenentwicklung herbeizuführen.

Wenn ein Blatt vom Spross abgetrennt wird, so ist dies eine Veränderung, die aus einer Anzahl von Einzelercheinungen zusammengesetzt ist, es fragt sich, welcher derselben die Thatsache des Austreibens der Knospen zuzuschreiben ist. Es wurde beim Abschneiden der Zusammenhang mit dem Mutterorgane unterbrochen, dieser wird aber vermittelt durch Hautgewebe, parenchymatisches (Grund-) und Leitbündelgewebe. Zunächst drängt sich also die Frage auf, ob der Reiz für das Austreiben durch die Durchschneidung einer dieser Gewebearten bedingt werden kann? Nun ist es allerdings kaum möglich, z. B. das Leitbündelgewebe allein zu durchschneiden, ohne Haut- und Grundgewebe gleichfalls zu treffen, aber dies Bedenken fällt kaum in das Gewicht, wie aus dem Folgenden hervorgehen dürfte. Man erhält ein Austreiben der Knospen in kurzer Zeit an noch an der Pflanze befestigten Blättern, wenn man den Mittelnerven quer an der

Basis des Blattes durchschneidet (vergl. Fig. 5), der Schnitt braucht nicht so breit zu sein wie in der Abbildung. Nach wenigen Tagen trieben an derartigen Blättern die Knospen aus, die Blätter selbst bleiben frisch und am Stamm. Sie waren, was Haut- und Grundgewebe betrifft, mit letzterem noch in ausgedehntem Zusammenhang. Die Hauptunterbrechung fand statt im Leitbündelgewebe. Man kann dasselbe Resultat übrigens auch erhalten durch Anbringung tiefer gehender Verletzungen am Blattstiel. Dagegen war durch Längseinschnitte, auch solche, die nahe dem Blattrande unter den Kerben verliefen, eine Entwicklung der Knospen nicht herbeizuführen, offenbar war die Unterbrechung der Leitbündel wegen der seitlichen Anastomosen derselben (vergl. Fig. 4, II) hier nicht tiefgreifend genug. Bekanntlich verlaufen nun in den Leitbündeln einerseits die Bahnen für die Wasserleitung (in den Gefäßbündeln), andererseits die für den Transport von Eiweißkörpern u. a. (in den Siebteilen). Es fragt sich, ob die Untersuchung der Gefäßbahnen oder der Siebteile¹⁾ den Anstoß zur Weiterentwicklung der Knospen giebt und wie diese Unterbrechung eigentlich wirkt. Wakker kam für *Bryophyllum calycinum* bei dem er das eben angeführte Experiment nicht vornahm) zu dem Schluss, dass die „adventiven“ Knospen zur Entwicklung gelangen („loopen nit“), wenn die Wasserbewegung im Blatt aufgehalten oder gestört wird (a. a. O. p. 99). Die Unterbrechung der Wasserbewegung sei aber nicht als direkte, sondern als Reizursache für das Ausstreifen der Knospen zu betrachten. Es handelt sich also bei der Prüfung der Wakker'schen Auffassung um zwei Fragen: ist es wirklich die Beeinflussung der Wasserbewegung, die in Betracht kommt, und wenn so, wodurch kann sie als Reiz wirken?

In ersterer Hinsicht sei zunächst bemerkt, dass eine Durchschneidung von Gefäßteil oder Siebteil allein kaum ausführbar erscheint, man muss also auf andere Weise versuchen, die aufgeworfene Frage zu entscheiden.



Fig. 5.

Sprossbildung von *Bryophyllum crenatum*. An dem großen Blatt haben sich infolge eines Querschnittes durch den Mittelnerven die Knospen entwickelt.

1) Auch die Stärkescheide könnte als reizleitendes Gewebe in Betracht kommen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [22](#)

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl [Eberhard] Immanuel

Artikel/Article: [Ueber Regeneration im Pflanzenreich. 385-397](#)