

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.

15. Juli 1902.

Nr. 14 und 15.

Inhalt: **Goebel**, Ueber Regeneration im Pflanzenreich (Fortsetzung). — **Driesch**, Kritisches und Polemisches. — **Reichenbach**, Ueber Parthenogenese bei Ameisen und andere Beobachtungen an Ameisenkolonien in künstlichen Nestern. — **Stieda**, Geschichte der Entwicklung der Lehre von den Nervenzellen und Nervenfasern während des 19. Jahrhunderts. — Bei der Redaktion eingegangene Werke. — Deutscher Verein für öffentliche Gesundheitspflege.

Ueber Regeneration im Pflanzenreich.

Von **K. Goebel**.

(Fortsetzung.)

Wenn man Sprosse als Stecklinge benützt, so zeigt sich, dass ältere, verholzte Sprosse sich nicht mehr bewurzeln können, während dies bei jüngeren leicht geht. Je nachdem nun ein Spross sich bewurzelt oder nicht, zeigt er ein sehr verschiedenes Verhalten. An einem bewurzelten Steckling treiben die blattbürtigen Knospen nicht aus, wohl aber an dem wurzellos bleibenden. Man sieht dann, wenn der Spross zahlreichere Blätter besitzt, diese mit Dutzenden von jungen Sprossen versehen. Auch die Achselsprosse treiben aus und zeigen ein unten zu erwähnendes, charakteristisches Verhalten. Schon der erstangeführte Versuch (s. o.) zeigte, dass die Trennung des Blattes vom Stamm keine notwendige Bedingung für das Austreiben der Knospen ist, der zweite erweist, dass auch durch Beseitigen der Wurzeln die Knospenentwicklung an den Blättern „ausgelöst“ werden kann, wenn die Wurzeln sich rascher neu bilden als die Knospen austreiben, so unterbleibt die Entwicklung der letzteren. Es liegt nun, da die Wurzeln die Organe der Wasseraufnahme sind, nahe, mit Wacker die Ursache für das Austreiben in der Unterbrechung der Wasserbewegung zu suchen, aber ein zwingender Beweis dafür ist in der mitgeteilten Erfahrung nicht gegeben, es findet ja auch eine Unterbrechung der Siebteilbahnen statt, in denen sich Baumaterialien zum Wurzelsystem hinbewegen, man könnte auch annehmen, dass das Aus-

treiben unterbleibt, wenn dieser Strom wieder (durch Bildung neuer Wurzeln am Steckling) hergestellt wird. Zunächst also ist auch durch diesen Versuch als Ursache nur die Unterbrechung der Leitungsbahnen festgestellt. Der zweite Versuch ist aber geeignet, uns eine Handhabe für die Erklärung der Thatsache zu geben, dass auch an unverletzten Pflanzen ein Austreiben der blattbürtigen Knospen stattfinden kann. Ich beobachtete dies sowohl bei *Br. crenatum* als *Br. calycinum*. Bei letzterer Pflanze vor Jahren in einem besonders feucht gehaltenen Gewächshaus. Indes kann es sich hier nicht um eine Wasseraufnahme durch die blattbürtigen Knospen handeln. Wakker hat beobachtet (a. a. O. p. 90), dass bei am Stamme festsitzenden Blättern, wenn sie in Wasser untergetaucht wurden, einzelne Blattknospen sich entwickelten, er betrachtet dies als neuen Beweis für seine Ansicht, da durch das Untertauchen des Blattes die Wasserbewegung in demselben merkbar gestört werde. Aber durch das Untertauchen werden außer der Wasserbewegung auch andere Funktionen — namentlich der Gasaustausch gestört und außerdem vielleicht den Blattknospen Wasser zugeführt, was hier ebenso wie bei den oben geschilderten Farnknospen wirken könnte. Bei *Br. calycinum* konnte ich übrigens weder an einem in Wasser herabgebogenen Zweig ein Austreiben der Knospen herbeiführen, noch an Blättern, die feucht gehaltenem Filtrierpapier auflagen, auch nicht an solchen, die mit feuchter Erde umgeben waren (indes würde dies bei öfterer Wiederholung des Versuchs namentlich an älteren Blättern wohl auch hier gehen), ebensowenig an Blättern, die ich mit Vaseline bestrichen hatte. Derartig behandelte Blätter lösten sich nach einiger Zeit leicht ab — ein Beweis, dass sie innere Schädigung erfahren hatten. Wie dem nun auch sei, jedenfalls war bei den Sprossen von *Br. calycinum*, deren Blätter ihre Knospen ohne äußeren Eingriff entwickelten, die Ursache nicht in Wasserzufuhr zu den Knospen zu suchen¹⁾, sondern darin, dass die Leitungsbahnen im Spross oder der Wurzel nicht normal funktionierten. Dass nicht eine äußere Ursache vorlag, das zeigt auch die wiederholt beobachtete Thatsache, dass das Austreiben nicht vereinzelt, sondern an sämtlichen Blättern derartiger Sprosse erfolgte, und zwar bei Sprossen, die mit anderen (nicht austreibenden) in ein und demselben Topf standen, so dass in diesem Falle von einer ungleichen Beeinflussung der Blätter durch die Umgebung nicht die Rede sein kann.

Das Austreiben der blattbürtigen Sprosse wurde noch auf andere Weise erzielt. An fünf Pflanzen wurde der Gipfel und

1) Es ist auf Grund des Wakker'schen Experimentes zwar die Annahme gestattet, dass das Austreiben der Knospen durch Wasserzufuhr begünstigt werden kann — was unter Umständen auch bei *Br. crenatum* eintreten mag, aber es tritt doch die Bedeutung der direkten Wasserzufuhr hier gegenüber dem für *Anemia* Angeführten ganz zurück.

sämtliche Seitensprosse beseitigt, die zunächst noch nicht sichtbaren Sprossanlagen, sobald sie sich zeigten. Die Pflanzen bemühten sich lange, immer neue Sprosse zu treiben und so auf dem normalen Wege ihre Weiterentwicklung zu sichern. Jedem Spross

Fig. 6.



Bryophyllum crenatum. Obere Teile von drei entknospten Pflanzen (nat. Gr.). Die blattbürtigen Sprosse haben ausgetrieben, an den Blättern derselben haben sich teilweise (oben in der Mitte) neue Pflänzchen entwickelt.

wurde nur ein Blatt gelassen, sämtliche Blätter entwickelten nun die Sprosse an den Blättern (Fig. 6) (in größerer oder kleinerer Anzahl), bei dreien derselben war eine Bevorzugung des basalen Blatteiles zu erkennen, worauf indes kein Gewicht zu legen ist, weil in anderen

Fällen diese Bevorzugung nicht hervortrat. Die Blätter rissen dabei teilweise vom Rande her ein, wohl wegen der starken Turgescenz ihrer Zellen, war ja den Pflanzen doch nur ein Blatt gelassen worden. Letzteres ist übrigens keine Bedingung für das Gelingen des Versuchs, das Austreiben der blattbürtigen Knospen erfolgte auch bei entknospten Pflanzen, die sechs Blattpaare besaßen, innerhalb von zehn Tagen nach der Entknospung. Die bei der ersten Serie entknospter Pflanzen entwickelten blattbürtigen Sprosse wuchsen viel langsamer, als wenn sie in der Erde eingewurzelt gewesen wären. Dass dies darin begründet ist, dass der Anschluss an die Leitungsbahnen der Sprossachse ein unvollkommener ist als bei einem gewöhnlichen (stengelbürtigen) Seitenspross, geht auch daraus hervor, dass mehrere dieser blattbürtigen Sprosse (namentlich wie es schien die im Wachstum zurückbleibenden) nach einigen Wochen an ihren Blättern (vom dritten Blattpaare an) Knospen austrieben.

Es waren dadurch also zwei Generationen blattbürtiger Sprosse miteinander auf dem ursprünglichen Stamme befestigt. Das Ergebnis dieses Versuches lässt sich zunächst dahin deuten, dass man sagt, es sei durch die Beseitigung der sämtlichen Sprossvegetationspunkte eine Störung in den Leitungsbahnen eingetreten, diese verlaufen ja zu den Sprossvegetationspunkten und liefern ihnen die Materialien, auf deren Kosten die Weiterentwicklung stattfindet. Gewiss ist diese Annahme eine berechtigte. Aber wichtiger noch scheint mir die Folgerung aus den oben angeführten Thatsachen, dass zwischen den blattbürtigen und den sprossbürtigen Vegetationspunkten (auch denen des Wurzelsystems) eine Beziehung (Korrelation) besteht. Wenn am unverletzten Spross das Austreiben der blattbürtigen Knospen unterbleibt, so ist dies darin begründet, dass die Leitungsbahnen von den „normalen“ Vegetationspunkten beansprucht werden, hebt man durch Unterbrechung der Leitungsbahnen den Zusammenhang mit jenen auf, oder entfernt man dieselben, so können die blattbürtigen Knospen sich entwickeln, welche die sonst allgemeine Eigenschaft der Vegetationspunkte, als Anziehungscentren für die Bewegung von Baumaterialien zu dienen, nicht ausüben können, weil sie an die Leitungsbahnen viel weniger direkt angeschlossen sind als die Sprossvegetationspunkte. Ich komme also für die blattbürtigen Knospen zu dem Resultat: das Austreiben wird bedingt durch jede Unterbrechung oder größere Störung der Leitungsbahnen und zwar deshalb, weil dadurch (wenn ein Bild gestattet ist) der in diesen nach den normalen Vegetationspunkten fließende Strom unterbrochen resp. gehemmt wird, so dass jetzt die nur mit schwacher Anziehung begabten blattbürtigen Knospen ihn benutzen können. Damit steht keineswegs im Widerspruch die Erfahrung, dass bei Wurzelentwicklung am Steckling das Austreiben der Blattknospen unterbleibt, beim Ausbleiben der Wurzelentwicklung er-

folgt. Wenn die Wurzeln sich entwickeln, so ist damit der normale Zustand in den Leitungsbahnen hergestellt und die vorhandenen „normalen“ Vegetationspunkte wirken wie vorher. Bleibt die Wurzelbildung aus, so ist auch die Sprossspitze in ihrer Entwicklung gestört, kann also nicht (durch ihre Beanspruchung der Leitungsbahnen) das Ausstreben der blattbürtigen Knospen verhindern.

Dass Korrelationen im Spiele sind, zeigt auch das Verhalten der Wurzeln. Die blattbürtigen Sprosse machen stets Wurzeln aus ihrer Basis, auch wenn sie an dem festsitzenden Blatte sich entwickeln; die Wurzeln erscheinen als rote Fäden an der Basis der Sprosse (sie sind gegen Austrocknung viel weniger empfindlich als dies sonst der Fall zu sein pflegt und erreichen mehrere cm Länge in der Luft, ehe sie absterben). Die Achselsprosse der Blättern machen gewöhnlich keine Wurzeln, nur die am unteren Teil der Pflanze entspringenden (selten auch solche in höheren Regionen) zeigen am unverletzten Spross Wurzelbildung. Diese tritt aber sofort und reichlich auf an den austreibenden Seitensprossen solcher Stecklinge, die sich nicht bewurzeln;

Fig. 7.



Bryophyllum calycinum. Entblätterter, als Steckling benützter Spross (verkleinert). Er hat keine Wurzeln gebildet, wohl aber sind solche an der Basis der Seitensprosse entstanden.

(Fig. 7) — an den sich bewurzelnden unterbleibt sie. Entfernt man aber unterhalb von zwei Seitensprossen (an einem älteren Spross)¹⁾ einen ringförmigen Streifen der Rinde, so treiben die oberhalb stehenden Seitensprosse, obwohl sie im Zusammenhang mit dem Hauptspross sind, zahlreiche Wurzeln. Hier ist es also nicht die Unterbrechung der Wasserleitungsbahnen, welche die Wurzelbildung auslöst, sondern die derjenigen Leitungsbahnen, in welchen die organischen Nährmaterialien nach unten zu den Wurzeln hin transportiert werden.

Fig. 7 stellt einen entblätterten, als Steckling benützten Spross dar. Er hat sich, weil er zu alt war (er hatte schon geblüht), nicht bewurzelt, wohl aber haben alle seine Seitentriebe an ihrer Basis Wurzeln entwickelt, dabei sind die obersten Triebe nicht die kräftigsten (wie dies sonst die Regel ist), weil sie einer durch die Blütenbildung erschöpften Region des Sprosses angehören.

Wir sehen somit, dass die Neigung zur Wurzelbildung hier bei den verschiedenen Sprossen eine verschiedene ist: bei den blattbürtigen

1) Ein jüngerer würde oberhalb der Ringelungsstelle selbst Wurzeln bilden.

Sprossen sind Sprossentwicklung und Wurzelbildung stets miteinander verknüpft (und zwar in Verbindung damit, dass diese Knospen (den Leitungsbahnen der Sprossachse nur wenig angeschlossen sind und ziemlich selbständige Gebilde darstellen), ganz gleichgültig, ob letztere unter den obwaltenden Verhältnissen zweckmäßig ist oder nicht, bei den Seitensprossen ist das nicht der Fall. Sie sind nur in geringem Grade geneigt, spontan Wurzeln zu bilden, thun dies aber sofort, wenn die Wurzeln des Hauptsprosses entfernt sind (und nicht vom alten Spross repariert werden können), oder wenn die Verbindung mit dem Wurzelsystem unterbrochen ist. Sie sind dem Leitungssystem des Sprosses direkt angeschlossen, darin ist meiner Ansicht nach ihr verschiedenes Verhalten gegenüber den blattbürtigen Sprossen begründet. Auch an den Seitensprossen, welche über der Ringelungsstelle standen, trieben übrigens die blattbürtigen Sprossanlagen aus; es ist, da die Wunde nicht geschützt wurde, wahrscheinlich, dass auch die Wasserleitungsbahnen eine Schädigung erlitten hatten, obwohl sie zur Deckung des Transpirationsverlustes ganz ausreichten.

Ein Austreiben der blattbürtigen Sprosse kann auch noch auf anderem Wege erreicht werden, durch Aethereinwirkung. Es ist bekannt, dass man durch die Einwirkung von Aetherdämpfen die Entwicklung von Knospen, die sich in der winterlichen Ruheperiode befinden, anregen, die Ruheperiode also abkürzen kann, und dass dies Verfahren jetzt schon in der Gärtnerei beim „Frühtreiben“ angewandt wird¹⁾. Ich brachte kräftige junge Pflanzen, deren Topf (um die Erde gegen die Aufnahme von Aetherdämpfen zu schützen) mit Kautschukpapier umwickelt war, unter eine Glasglocke, unter welcher Aether verdunstete. Schon nach einem Tage zeigten einzelne der blattbürtigen Sprossanlagen, unter allerdings sehr günstigen äußeren Bedingungen (hoher Temperatur) Zeichen der Weiterentwicklung. Es fragt sich, ob der Aether auf die ganze Pflanze hemmend einwirkte²⁾ und dadurch die Knospenentwicklung hervorrief oder lokal auf die einzelnen Sprossvegetationspunkte, die er zur Weiterentwicklung anregte. Jedenfalls war die Aetherwirkung mit einer Schädigung der betreffenden Blätter verbunden, sie starben nach einiger Zeit samt ihren Knospen ab.

Vergleichen wir noch das Verhalten von *Bryophyllum* mit dem von *Ancimia*. Für *Ancimia rotundifolia* wurde oben gezeigt, dass das Austreiben der blattbürtigen Knospen leicht durch Wasserzufuhr bewirkt werden kann. *Bryophyllum* verhält sich dem gegenüber scheinbar sehr verschieden. Indes hängt die Verschiedenheit mit den Lebensverhältnissen zusammen; *Bryophyllum* ist eine

1) Vergl. Joh a n n e s e n, Das Aether-Verfahren beim Fruchttreiben. Jena, Gustav Fischer, 1900.

2) Die Aethereinwirkung muss natürlich so reguliert werden, dass keine sichtbare Schädigung der ganzen Pflanze eintritt.

Pflanze, die als Blattsukkulente von der direkten Wasserzufuhr viel unabhängiger ist als *Aneimia*. Auch für das Austreiben der *Bryophyllum*-Blattknospen ist Wasser selbstverständlich eine der notwendigen Bedingungen. Aber das im Blatte gespeicherte Wasser reicht für die ersten Entwicklungsstadien der blattbürtigen Knospen vollständig aus, und da diese sofort Wurzeln bilden, so ist unter normalen Verhältnissen ihre weitere Existenz gesichert.

Die Resultate der Ausführungen über *Bryophyllum* lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1. Der Anstoß zum Austreiben der blattbürtigen Knospen wird gewöhnlich durch Trennung derselben von der Mutterpflanze gegeben.

2. Dass es sich dabei um eine Unterbrechung der in den Gefäßbündeln verlaufenden Leitungsbahnen handelt, zeigt die Thatsache, dass man auch durch Durchschneiden der letzteren allein das Austreiben der Knospen herbeiführen kann.

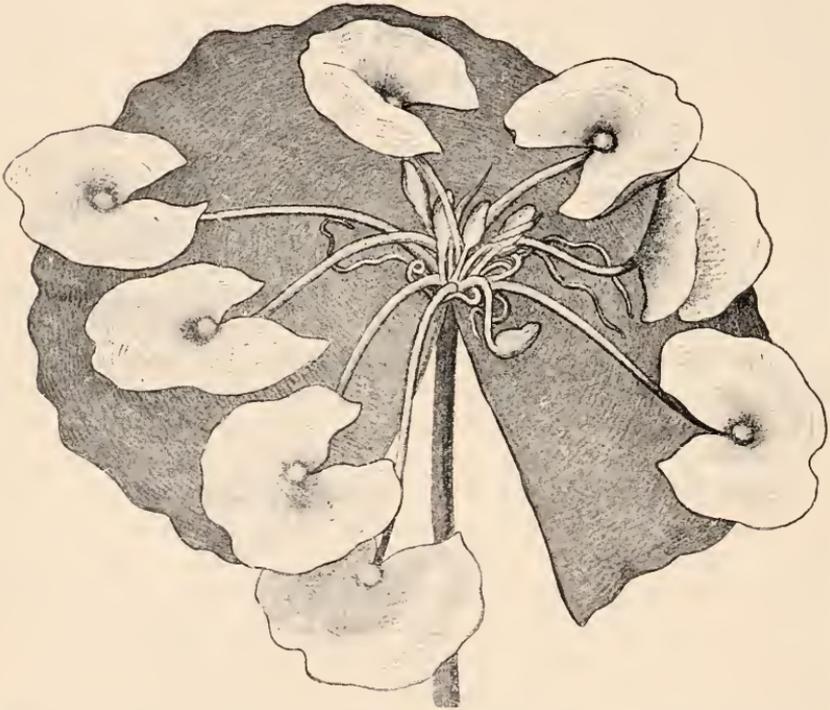
3. Nicht nur eine Unterbrechung der Leitungsbahnen, sondern auch eine funktionelle Störung derselben bewirkt das Austreiben. Dieses erfolgt ferner sowohl bei dauernder Beseitigung des Wurzelsystems als auch aller Sprossvegetationspunkte (außer den blattbürtigen). Daraus wird gefolgert, dass das Unterbleiben des Austreibens an normalen unverletzten Pflanzen bedingt wird durch die Inanspruchnahme der Leitungsbahnen von seiten der „normalen“ Organanlagen, es besteht also zwischen diesen und den blattbürtigen Sprossen eine Korrelation, welche bei Durchschneidung oder Störung der Leitungsbahnen aufgehoben wird.

4. Der Vergleich zwischen *Bryophyllum* und den oben genannten Farnen zeigt, dass die Bedingungen für das Austreiben der Knospen den Lebensverhältnissen der betreffenden Pflanzen angepasst sind: die Blattknospen der *Aneimia* sind auf das Aufsuchen eines feuchten Substrates eingerichtet, sie werden durch Wasserzufuhr (resp. Verdunkelung) zur Entwicklung angeregt. Die sukkulenten Blätter von *Bryophyllum* können das Substrat nur erreichen, wenn sie abbrechen oder abgeworfen werden. Sie sind durch ihren Wassergehalt vom Substrat zunächst unabhängig, bei ihnen wird der Reiz zum Austreiben durch die Unterbrechung der Leitungsbahnen gegeben. Da hierauf die Knospenentwicklung gewissermaßen „eingestellt“ ist, kann sie auch leicht hervorgerufen werden, solange die Blätter mit der Pflanze noch im Zusammenhange sind, während bei *Aneimia* die Unterbrechung der Leitungsbahnen für das Austreiben der Knospen ohne Bedeutung ist.

Wenn wir die oben behandelten Beispiele der Knospenentwicklung aus schon vorhandenen Anlagen vergleichen mit denen, bei welchen eine Neubildung von Knospen am abgeschnittenen Blatt eintritt, so scheint ein Unterschied beider Fälle namentlich darin zu liegen, dass die Knospenbildung bei 1. an anderen Stellen auftritt als bei 2. Das ist ja besonders auffallend bei *Bryophyllum*, wo wir die Bildung echter

Adventivknospen noch künstlich (nach Entfernung der vorhandenen Sprossanlagen) hervorrufen konnten, aber diese treten dann nicht in den Kerben des Blattrandes, sondern auf der Basis des Blattstiels auf. Indes erscheint die Verschiedenheit viel geringer, wenn wir andere Fälle normal knospenbildender Blätter vergleichen. Wir wissen nicht, wodurch der Ort der Knospenanlage bei den Blättern von *Anemina rotundifolia* und *Bryophyllum* bedingt wird, wenn wir auch bei den Farnen mit „wandernden Blättern“ leicht einsehen, dass es für

Fig. 8.



Nymphaea stellata Willd. var. *bulbillifera* (nach Ross). Blatt, welches an der Basis der Blattspreite eine neue Pflanze mit zahlreichen Blättern (an denen sich die Erscheinung wiederholt) Blütenknospen und Wurzeln trägt. $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

die Verbreitung der Pflanze nützlich ist, wenn die Knospe möglichst weit von der Mutterpflanze weg, d. h. nach der Blattspitze hin rückt. Bei einigen anderen Pflanzen mit normal blattbürtigen Knospen ist die Anlage dieser offenbar durch den Verlauf der Leitungsbahnen im Blatte bedingt. So bei *Nymphaea stellata* var. *bulbillifera*¹⁾, einer Pflanze,

1) Vergl. darüber H. Ross, *Nymphaea stellata* Willd. var. *bulbillifera* (Dr. Neubert's Gartenmagazin 1898, Heft 21). Herr Dr. Ross gestattete mir auch freundlichst die Reproduktion der seiner Mitteilung beigegebenen Abbildung (Fig. 8).

die in botanischen Gärten jetzt vielfach gezogen wird. Jedes Blatt trägt an der Basis der Blattspreite, da wo die Blattnerven (mit anderen Worten die Leitbahnen) zusammenlaufen, auf der Oberseite eine Knospe. Die Weiterentwicklung derselben findet nach Ross im Sommer nur an den äußeren, im Absterben begriffenen Blättern statt, gegen den Herbst hin entwickeln sich die blattbürtigen Knospen in größerem Maßstabe. Da die Pflanze im Herbste einzieht, also ihre Vegetationskraft allmählich nachläßt, da man ferner auch im Sommer an abgeschnittenen Blättern leicht ein Austreiben der Knospen herbeiführen kann, so scheint mir hier zwischen den blattbürtigen Knospen und der übrigen Pflanze eine ganz ähnliche Korrelation zu bestehen, wie sie oben für *Bryophyllum* nachzuweisen versucht wurde. Es ist übrigens selbstverständlich, dass auch das allmähliche Heranreifen der blattbürtigen Knospen das Austreiben erleichtert, es werden wohl auch Reservestoffe in den Knospen abgelagert, die beim Austreiben Verwendung finden. Ganz an demselben Orte entsteht auf jedem Laubblatt eine Knospe bei der nordamerikanischen Saxifragee *Tolmiea Menziesii*¹⁾, auf welche Herr Dr. Ross mich aufmerksam machte, und bei dem Farnkraute *Hemionitis cordata*.

In beiden Fällen fand bei den hier kultivierten Pflanzen an den Blättern, so lange sie noch an der Pflanze befestigt waren, ein Austreiben der Knospen nicht statt (nur bei alten, im Absterben begriffenen Blättern von *Hemionitis cordata* trat es ein), während abgeschnittene, feucht gehaltene Blätter, namentlich von *Tolmiea*, in kurzer Zeit aus den blattbürtigen Knospen Sprosse entwickelten. *Tolmiea* ist auch dadurch von Interesse, dass nicht alle Exemplare Knospen auf ihren Blättern anlegen. Nach Analogie eines früher besprochenen Farnkrautes²⁾, des *Aspidium macrophyllum*, erscheint es wahrscheinlich, dass die Knospenbildung auch hier durch schattigen, feuchten Standort begünstigt wird.

Dem sei angeschlossen ein anderes, viel erörtertes Beispiel, wobei es sich um eine Pflanze mit zusammengesetzten Blättern handelt.

Cardamine pratensis ist seit langer Zeit durch die Bildung blattbürtiger Knospen bekannt³⁾, einige verwandte Cruciferen (z. B. *C. hirsuta*, *Nasturtium officinale*) zeigen dieselbe Erscheinung. Man kann die Entwicklung der Knospen an abgetrennten Blättern, die auf Wasser schwimmen, in wenigen Tagen hervorrufen, an nassen Standorten tritt

1) Einige entwicklungsgeschichtliche Angaben darüber bei Lukasch, Die blattbürtigen Knospen bei *Tolmiea Menziesii*, Programm des k. k. Staats-Ober-Gymnasiums in Mies. 1894.

2) Pflanzenbiol. Schilderungen II, p. 229.

3) Vergl. die Litteraturangaben bei A. Hansen, Vergleichende Untersuchungen über die Adventivbildungen bei den Pflanzen (Abhandl. herausgeg. von der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft XII, 1880, p. 154 ff.). Ferner Beijerinck, over het ontstaan van Knoppen en Wortels uit Bladen (Nederlandsch kruidkundig Archief II serie III deel 1882, p. 438 ff.).

sie auch bei Blättern ein, die mit der Pflanze noch in Verbindung stehen. Der Ort des Auftretens der Knospen (von denen man die stärkeren meist schon mit bloßem Auge als weiße Knötchen am unverletzten Blatte, namentlich den untersten des Stengels wahrnehmen kann) ist ein fest bestimmter, sie stehen stets über den stärkeren Blattnerven, meist an der Basis der Fiederblättchen, seltener auf der Blättchenoberfläche an einer Nervenverzweigungsstelle. Die Anlegung dieser Knospen wird verschieden geschildert. Nach Hansen würden sie aus Dauergeweben hervorgehen, die Epidermiszellen, welche sich an der Bildung der Knospe beteiligen z. B. sollen schon verdickte Wände haben, die dann dünner werden, ehe das weitere Wachstum beginnt. Beijerinck dagegen giebt sowohl von *Cardamine* als von *Nasturtium* an, dass schon an jungen, unausgewachsenen Blättern durch protoplasmareiche Zellgruppen die Stellen bezeichnet werden, wo die Knospen sich bilden werden. Dies würde dafür sprechen, dass die Knospen wie bei *Bryophyllum* schon im embryonalen Zustand des Blattes angelegt werden, aber sich sehr langsam weiter entwickeln; dass die an der Basis der Blättchen liegenden die kräftigsten sind, entspricht dem unten näher zu erörternden Verhalten echter Adventivknospen. Man kann sonst sich nicht oder sehr langsam entwickelnde Knospenanlagen an abgeschnittenen Blättern durch Durchschneiden der Blattnerven zu rascherer Entwicklung anregen, wenigstens spricht dafür eine von Vöchting¹⁾ mitgeteilte Beobachtung.

Daran sei das allbekannte Beispiel von *Begonia* angeschlossen. Eine Anzahl von Begonien (namentlich die zahlreichen Formen von *B. Rex*) werden dadurch von den Gärtnern vermehrt, dass abgeschnittene Blätter auf feuchten Sand gelegt werden²⁾. Es bildet sich dann an der Basis des Blattstiels eine Gewebewucherung (ein „Callus“), aus welchem Wurzeln hervorgehen (zunächst merkwürdigerweise „Pseudo-Wurzelhaare“), die Knospen entstehen vorzugsweise auf der Oberseite der Blattspreite und zwar speziell an deren Basis, wo die Blattnerven zusammenlaufen; ich sah ferner auch auf den stärkeren Nerven des basalen Teiles der Blattspreite Knospen auftreten, und die Gärtner haben längst herausgefunden, dass ein Einschnitt in einen Blattnerven genügt, um oberhalb der Schnittstelle die Bildung einer Knospe hervorzurufen. Am Blattstiel finden sich zwar häufig auch Knospen, und bei manchen Arten treten sie (nach Regel) vorzugsweise hier auf, immerhin aber weicht die Entstehung der Knospen von der der gewöhnlichen Blattstecklinge insofern ab, als offenbar die Epidermis der Blattspreite (aus welcher die Knospen hervorgehen) hier

1) Organbildung im Pflanzenreich I, 105.

2) Vergl. z. B. F. Regel, Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern, Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Neue Folge, Bd. III, Heft IV, Hansen, l. s. c., Wakker, a. a. O., p. 5 ff.

besonders zur Knospenbildung „disponiert“ ist. Dies ergibt sich schon daraus, dass Regel bei *Beg. quadricolor* auf alten noch an der Mutterpflanze befindlichen Blättern Adventivknospen auftreten sah. Aehnliche Angaben finden sich (auch für andere Arten) auch sonst in der Litteratur. Diese Disposition ist aber nicht bei allen Begonienarten vorhanden, sie fehlt z. B. bei *B. discolor*, deren Blattstecklinge Adventivsprosse an der gewöhnlichen Stelle, d. h. an der Basis des Blattstiels erzeugen¹⁾. Die *Begonia*-Arten, bei denen zwar bestimmte Meristeme am unverletzten Blatte zur Erzeugung von Knospen noch nicht am unverletzten Blatte vorhanden sind, aber die Epidermis oberhalb der stärkeren Nerven zur Knospenerzeugung disponiert sind, bilden offenbar einen Uebergang zu dem für *Bryophyllum*, *Nymphaea stellata* var. *bulbillifera* u. a. geschilderten Verhalten. Es seien für diese Behauptung noch einige weitere Thatsachen angeführt, welche geeignet sind, sie zu stützen.

Von *Beg. sinuata* giebt Meissner²⁾ nach Untersuchung getrockneten, auf der Insel Penang gesammelten Materiales an: „Man bemerkt an denselben auf der Basis der herzförmigen Blattoberfläche ein halbkugeliges, braunes Höckerchen von der Größe eines Hirsekornes bis zu der eines Pfefferkornes, welches an vielen Blättern noch als unentwickelte Knospe erscheint, an anderen aber schon ein gestieltes Blatt, ja oft sogar einen Blumenstiel entwickelt hat. Die aus jenen Blattknöllchen entsprungenen Blätter tragen gewöhnlich selbst bereits wieder ein gleiches Knöllchen, welches oft ebenfalls schon ein junges Pflänzchen getrieben hat, so dass oft drei bis vier Generationen, teils blühend, teils schon mit reifen Früchten, aufeinander sitzen“. Wurzeln werden keine von diesen Knospen entwickelt. Dem nahe liegenden Einwand, die Sprosse entstünden nicht auf der Blattbasis, der scheinbare Blattstiel sei eine Sprossachse, die ein sitzendes Blatt trage und sich in die Knospe fortsetze, begegnet Meissner durch die Angabe, dass der Blattstiel wie der anderer Begoniablätter an seiner Basis zwei Nebenblätter habe. Ist nun eine andere Auffassung hier schließlich doch auch möglich, so hätte es doch andererseits nichts Befremdendes an sich, wenn in der feuchtwarmen Tropenregion die Knospenbildung auf den Begoniablättern besonders begünstigt wäre. Noch eigentümlicher soll sich eine andere, auch der feuchten Region des tropischen Asiens angehörige Art verhalten. Bei *Begonia prolifera*³⁾, welche nur ein Blatt besitzt, soll an dessen Basis regelmäßig Sprossbildung, und zwar in Gestalt von Blütenständen, stattfinden. Bei *B. Ameliae* (einem Gartenbastard zwischen zwei Begoniaarten) hat Duchartre⁴⁾ an der Basis der Spreite mancher Blätter Inflorescenzen auftreten sehen. Es ist durchaus nichts seltenes, dass bei der Bastardierung vorher „latente“ Anlagen zu Tage treten. Die Anlage zur

1) Vergl. Wakker a. a. O. Dasselbst ist auch *Beg. phyllomaniaca* geschildert.

2) *Linnaea*, 1838, p. 15 des Litteraturberichtes.

3) De Candolle, *Prodromus*, XV, p. 354.

4) Duchartre, note sur un *Begonia* qui produit des inflorescences épiphyllées Bull. de la soc. Bot. de France, t. XXXII (1885), p. 86 ff. Auch die vielbesprochene *Beg. phyllomaniaca* ist wahrscheinlich ein Bastard. Vergl. darüber Wakker a. a. O. und Duchartre im genannten Bulletin, 1887, p. 182.

Sprossbildung auf den Blättern und zwar an Stellen, die abhängig sind von dem Verlauf der Leitungsbahnen, ist also bei einer ganzen Anzahl von *Begonia*-arten vorhanden. Sie tritt bei manchen Arten ohne Verletzung zu Tage und zwar mehr oder weniger leicht (vergl. das über *Tolmiea* Gesagte), kann aber sowohl durch Bastardierung¹⁾ als durch Ablösen der Blätter von der Mutterpflanze ausgelöst werden. *Begonia* scheint mir demnach ein besonders lehrreiches Beispiel für latente Anlagen zu sein, besonders wäre dies der Fall, wenn die Angabe, dass bei *B. prolifera* die Blütenstände aus der Basis der Blattfläche entspringen, wirklich zutreffen sollte. Die unten anzuführende Erfahrung betreffs des Verhaltens einer anderen Pflanze, bei der man dasselbe angenommen hatte (*Streptocarpus*), mahnt hierbei zur Vorsicht, erst eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung könnte Klarheit darüber bringen.

Jedenfalls dürfte aus dem Gesagten hervorgehen, dass der oben aufgestellte Satz 1) begründet ist: wir sahen, dass zwischen Blättern, die schon im embryonalen Zustand Sprossanlagen besitzen (die aber, solange das Blatt am Spross sitzt, normal in Ruhe bleiben), bis zu solchen, bei denen zwar keine Sprossanlagen wahrnehmbar, aber bestimmte, durch den Verlauf der Leitungsbahnen in den Blättern bedingte Stellen zur Sprossbildung disponiert sind, keine scharfe Grenze sich ziehen lässt. Aufzuklären bleibt, womit es zusammenhängt, dass die Sprossbildung bei manchen Blättern am Rande, bei anderen, da wo die Leitungsbahnen eine bestimmte Stärke erreicht haben, eintritt. Selbst innerhalb einer Gattung finden sich zuweilen Verschiedenheiten: *Hemionitis cordata* zeigt, wie oben erwähnt, Sprossanlagen auf der Basis der Blattspreite, *H. palmata* in den Einkerbungen des Blatt-randes. Es konnte aber bei *Bryophyllum* gezeigt werden, dass nach Entfernung der randständigen Sprossanlagen eine Neubildung von Sprossen nur an der Blattbasis stattfindet, was die Bedeutung der Korrelationen besonders klar erläutert.

§ 2.

Die auffallendste Verschiedenheit, welche bei der „Regeneration“ zwischen höheren Pflanzen und Tieren besteht, ist begründet darin, dass die Pflanzen auch zu der Zeit, wo sie schon Geschlechtsorgane hervorbringen (einer Zeit, die etwa dem „Erwachsensein“ der meisten Tiere entspricht), noch embryonales Gewebe in ihren Vegetationspunkten besitzen, also nicht erwachsen sind. Diese Vegetationspunkte sind es, welche nach Verletzung der Pflanze die Neubildung von Organen übernehmen, ein direkter Ersatz des verloren gegangenen findet an Sprossen meist nicht statt. Dieses Verhalten wird auch bei den Be-

1) Beijerinck hat darauf hingewiesen, dass Knospenbildung an Wurzeln gewisser Kohlmischlinge, deren Eltern keine Knospenbildung zeigen, auftritt. Bei einigen Farnen (z. B. *Scotopendrium*) tritt bei monströsen Formen Knospenbildung auf den Blättern auf, die Bildung derselben kann also auch unabhängig von der Bastardierung durch „Mutation“ eintreten.

sprechungen der pflanzlichen Regenerationserscheinungen meist hervorgehoben. So z. B. von Herbert Spencer¹⁾. „In der That wird aber auch jene andere Art von Wiederersatz, welche in der Wiederherstellung verlorener oder verletzter Organen besteht, von den Pflanzen nicht in irgend beträchtlichem Grade, wenn überhaupt ausgeführt. Zerrissene Blätter und von dem Gärtner beschnittene Sprosse erzeugen ihre mangelnden Teile nicht von neuem.“

Auch ich habe mich bei einer kurzen Besprechung der Regenerationserscheinungen²⁾ auf Grund der damals vorliegenden Erfahrungen in ähnlicher Weise geäußert und darauf hingewiesen, dass die Thatsache, dass bei Pflanzen abgetrennte Teile nicht mehr nachwachsen (im Gegensatz zu dem Verhalten vieler, namentlich niederer Tiere), offenbar mit dem Vorhandensein der Vegetationspunkte zusammenhänge; da an diesen Neubildungen ohnedies auftreten, so ist es zunächst vom Nützlichkeitsstandpunkt aus begreiflich, dass z. B. die von Maikäfern abgefressenen Blätter eines Baumes nicht regeneriert werden; dieser besitzt zahlreiche „schlafende Augen“, welche infolge der Entblätterung zum Austreiben angeregt werden, während bei Tieren, die keinen Vegetationspunkt haben, der Verlust eines nicht regenerierten Organes ein dauernder sein müsste. Auf Morgan's Bemerkung über diesen Satz werde ich unten kurz zurückkommen.

Zunächst mag an einigen Beispielen erläutert werden, wie der Ersatz verloren gegangener Teile erfolgt, namentlich sei auch hervorgehoben, dass es dabei darauf ankommt, in welchem Entwicklungsstadium sich die Pflanze gerade befindet. Sie sucht, solange das Material reicht, die Teile durch „Aktivierung“ der Reservevegetationspunkte zu ersetzen, welche verloren gegangen sind. *Aconitum Napellus*, eine ausdauernde Pflanze (Staupe), bildet im Frühjahr an der Basis des austreibenden Sprosses eine Anlage für die Pflanze des nächsten Jahres in Gestalt einer Seitenknospe, welche einer rübenförmig verdickten, als Reservestoffbehälter dienenden Wurzel aufsitzt. Entfernt man diese Knospe mitsamt der Wurzel, so bildet sich eine andere, sonst nicht zur Entwicklung gelangende in derselben Weise aus, nur treten an dieser statt einer Knollenwurzel häufig zwei weniger stark verdickte auf. Wurde nur die junge Knollenwurzel unterhalb der Knospe abgeschnitten, so bildete sich gleichfalls eine neue Knospe (an einer anderen Stelle des Hauptsprosses) aus; obwohl gelegentlich an Stelle der Knollenwurzel Neubildung von Wurzeln eintrat, wurde doch keine als Reservestoffbehälter ausgebildet, doch würde dies wohl zu erzielen sein, wenn man die zur Knolle bestimmte Wurzel noch frühzeitiger entfernen würde, als dies bei meinen Versuchen der Fall war. Ähnlich findet

1) Prinzipien der Biologie, deutsch von Vetter, p. 183.

2) Organographie, I. Teil, 1898, p. 37.

bei unseren Erdorchideen die Bildung einer neuen Knolle statt, wenn man die junge für das nächste Jahr bestimmte rechtzeitig entfernt, in beiden Fällen wird die Entwicklung eines anderen, sonst ruhenden Vegetationspunktes angeregt und in bestimmte, durch Periodizität der Organbildung bestimmte Bahnen gelenkt.

Auch für die Blütenbildung liegen analoge Erfahrungen vor.

Mattirolo¹⁾ entfernte bei *Vicia Faba*, einer einjährigen Leguminose, alle Blütenstände, sobald sie sichtbar wurden. Das Resultat schildert er folgendermaßen: „L'estirpazione dei fiori provocò sempre una notevolissima iperfioritura, la quale si continuò per un tempo lunghissimo — le piante castrate — seguitavano a fiorire, mentre le vicine della serie normale erano già fruttificate.“ Diese Ueberproduktion von Blüten zeigt, dass unter normalen Umständen die weitere Hervorbringung von Blüten durch den Fruchtansatz verhindert wird. Schon vor längerer Zeit hat Verf.²⁾ darauf hingewiesen, dass bei reichblütigen Inflorescenzen, z. B. von Boragineen, von Oenotheren u. a. die jüngeren Blüten verkümmern, wenn die älteren befruchtet sind, sich aber weiter entwickeln, wenn man die älteren rechtzeitig entfernt, es ist also eine Hemmung der Blütenbildung, welche infolge des Fruchtansatzes eintritt. Außerdem aber fand Mattirolo, dass Blüten auch an Stellen (infolge der Kastration) auftreten, wo sie sonst sich nicht bilden; „Blüten von gelblicher Farbe fanden sich mehr oder weniger entwickelt in ziemlicher Menge („in una certa abbondanza“) an der Bodenoberfläche, entspringend an den zahlreichen Verzweigungen des Stengels, die aus einer Anzahl von normal an der Bodenoberfläche sich entwickelnden Knospen hervorgehen, die Pflanzen näherten sich der Art der Blütenbildung, die man bei Tropenpflanzen vielfach vorfindet und als „Cauliflorie“ bezeichnet hat, sie bildeten Blüten also an Stellen, wo diese normal sonst nicht auftreten. Bei einer ausdauernden Pflanze, die ihre Blüten periodisch anlegt (was bei unseren Holzpflanzen z. B. im Sommer für das nächste Jahr geschieht), würde die Wegnahme der Blütenknospen voraussichtlich nur dann zum Ersatz führen, wenn man die Entfernung zur Zeit der Anlegung ausführt, die der entfalteteten Blüten würde sicher ohne Wirkung sein. Es würde keinen Zweck haben, weitere Beispiele für die Entwicklungsanregung „schlafender“ Vegetationspunkte oder für die Umbildung von Sprossen, die sich normal anders entwickelt hätten infolge der Wegnahme bestimmter Organe hier anzuführen.

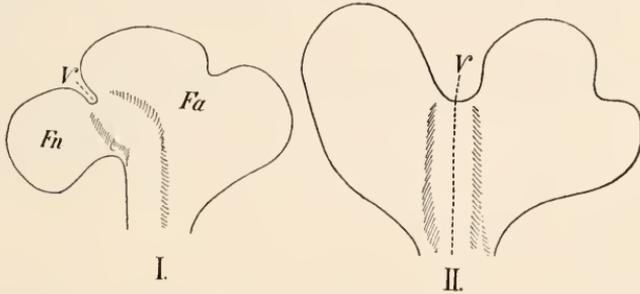
Dagegen ist auf die Verschiedenheit in der Reaktionsfähigkeit von embryonalem und von Dauergewebe hier einzugehen.

1) Sulla influenza che la estirpazione dei fiori esercita sui tubercoli radicali delle piante Leguminose (Malpighia XIII, p. 382 ff.)

2) Ueber die gegenseitigen Beziehungen der Pflanzenorgane, Berlin 1884 (Pop. wissensch. Vorträge, herausgeg. von Virchow und Holzendorff), p. 6 ff.

Ein einfaches Beispiel für den Satz, dass embryonales Gewebe leichter regeneriert wird als Dauergewebe, das ja, um zu Neubildungen befähigt zu sein, erst wieder in den embryonalen Zustand versetzt werden muss, bieten die Farnprothallien¹⁾. Ein unverletztes Farnprothallium der gewöhnlichen Form — z. B. das einer Polypodiacee ist bekanntlich ein herzförmiges Gebilde, das in seinem eingesenkten vorderen Rande embryonales Teilungsgewebe oder einen Vegetationspunkt besitzt (Fig. 9, II *V*). Schneidet man dasselbe längs durch, entfernt also eine Hälfte, so wird die verloren gegangene Hälfte nicht ergänzt. Wohl aber verbreitert sich der Vegetationspunkt und bildet dann auf der einen Seite einen neuen Flügel (Fig. 9, I *Fn*). Schneidet man aber den Vegetationspunkt ganz heraus, so bedeckt sich das Prothallium mit „Adventivbildungen“, d. h. zahlreiche Zellen wachsen zu neuen Prothallien aus. Diese Thatsachen zeigen, dass 1. em-

Fig. 9.



Schema für die Regeneration eines halbierten Farnprothalliums (II vor, I einige Zeit nach der Halbierung).

bryonales Gewebe regeneriert wird, 2. dass der Vegetationspunkt an unverletzten Prothallien das Auswachsen der übrigen Zellen zu neuen Prothallien — wozu sie, mit Ausnahme der Rhizoiden wohl alle befähigt sind, verhindert; an älteren Prothallien verliert er, wie früher²⁾ hervorgehoben, diese Eigenschaft, was darauf zurückgeführt wurde, dass er nicht mehr so stark als Anziehungscentrum für die Baustoffe des Prothalliums dient. Auch durch die Embryobildung wird er außer Thätigkeit gesetzt.

Auf die analogen Beispiele für höhere Pflanzen (Neubildung von embryonalem Gewebe an quer oder längs verletzten Vegetationspunkten) möchte ich nicht eingehen, da sie a. a. O. schon wenigstens in Kürze besprochen sind.

Dagegen sei untersucht, wie weit dem oben aufgestellten Satze

1) Vergl. die unter Mitwirkung des Verfassers ausgeführten „Untersuchungen über Farnprothallien“ von C. Heim, Flora, 82. Bd. (1896), p. 342 ff.

2) Organographie, p. 41, 42.

betreffs des Verhaltens von in den „Dauerzustand“ übergegangenen Pflanzenteilen bei der Regeneration allgemeine Gültigkeit zukommt.

A. Sprosse. In der Litteratur¹⁾ wird eine Angabe Beijerinck's als Beleg für das Vorkommen einer Neubildung abgeschnittenen Sprosse angeführt. Die Angabe Beijerinck's lautet²⁾: Bei *Salix amygdalina* fand ich einen Prozess von wahrer Regeneration; die neuen Knospen entstehen nämlich bei einjährigen Zweigen genau an den Stellen der entfernten Knospen und besitzen den nämlichen Bau wie diese . . .“ Aehnliches wird auch von Kartoffeln bemerkt. Bei *Salix* könnte man daran denken, dass an der Basis der Knospen kleine Seitenknospen entstehen, die austreiben, wenn jene entfernt werden. Ich glaubte öfters *Salix*knospen ganz entfernt zu haben, es zeigte sich aber, dass ein kleines Stück der Basis zurückgeblieben war, das nun die schon angelegte Knospe entwickelte. Bei Beijerinck's Versuch (über den nichts Näheres mitgeteilt, namentlich nicht, ob es sich um isolierte oder am Baum befindliche Zweige handelte, wahrscheinlich war das letztere der Fall) würde also die Stelle des Zweiges, an der die Knospe saß, auch nach Wegnahme derselben zur Knospenbildung besonders disponiert gewesen sein, es entstand infolge des Wundreizes wohl nur ein kleiner Callus, der nur eine Knospe bildete, während sonst am Callus eine größere Knospenzahl auftritt. Jedenfalls aber ist eine nähere Untersuchung notwendig, ehe dieser Fall als ganz aufgeklärt betrachtet werden kann.

B. Blätter. Mehrfach finden sich in der Litteratur Angaben, wonach im Gegensatz zu dem oben als allgemeines Verhalten Angeführten bei Blättern ein Ersatz verloren gegangener Teile vorkommen soll.

Sehen wir ab von einer Mitteilung C. Müller's über *Bryum Billiarderi*³⁾, die nicht mehr erkennen lässt, ob es sich um eine Art Wundheilung handelte oder um abnorme Bildungen, und die zudem sich auf trockenes Material gründet, so sind namentlich die Angaben von Beijerinck und Lopriore zu nennen, aus denen Pfeffer neuerdings die Möglichkeit einer Regeneration von entfernten Teilen der Blattspreite ableitet.

Beijerinck⁴⁾ fand in Uebereinstimmung mit dem in Anm. 1 Ange-

1) z. B. bei Pfeffer, a. a. O., p. 207.

2) Beijerinck, Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln, Amsterdam 1880.

3) Zur Kenntnis der Reorganisationen im Pflanzenreich, Bot. Zeitung, 1856, p. 200. Ich selbst konnte bei Moosen (*Mnium*arten, *Cyatophorum pinnatum* u. a.) nie echte Regeneration an Blättern erzielen. Die Angabe C. Müller's ist auch von keinem anderen Beobachter bestätigt und muss somit als eine durchaus zweifelhafte betrachtet werden.

4) Over regeneratie — Verschijnselen etc. in Nederlandsch kruidkundig Archief 1886, p. 79.

führten bei den Moosen *Polytrichum formosum*, *Catharina alata* und *Bryum nutans* keine wirkliche Regeneration an Blättern. Bei *Selaginella* fand er an verletzten Sprossspitzen, dass die älteren Blätter unverändert waren, „nur die abgeschnittenen Spitzen der allerjüngsten Blättchen waren unvollkommen regeneriert“, indes handelte es sich, wie die Beschreibung zeigt, nicht um eine wirkliche Regeneration, da die entstandene Zellenwucherung nicht den Bau des übrigen Blattes besaß.

Am aussichtsvollsten erscheinen Regenerationsversuche an Farnblättern. Da diese ein Spitzenwachstum haben, so ist nicht abzusehen, warum ein junges, der Länge nach geteiltes Blatt — falls es die Verwundung übersteht — nicht sich an der Spitze zu zwei selbständigen Blattteilen ergänzen sollte, wie gespaltene Stengel und Wurzeln dies thun. Beijerinck (a. a. O. p. 78) hat auch ein — zufällig — in äußerst jungem Lebensalter längsgespaltenes Blatt von *Blechnum brasiliense* beobachtet; am oberen Ende hatten sich auf der der Wundstelle entsprechenden Seite Fiederblättchen entwickelt, die kleiner waren als die normalen. Soweit die kurze Mitteilung einen Einblick gestattet, handelte es sich um eine Regeneration von embryonalem Gewebe, also etwas, was hier nicht in Betracht kommt. Durch einen Schnitt von mir längsgespaltene Blätter desselben Farns überstanden die Verwundung nicht. Auch bei *Polypodium subauriculatum* war ich nicht glücklicher. Es sah zuweilen so aus, als ob die verletzten Fiederblättchen teilweise Neubildungen zeigen würden, aber es handelte sich offenbar nur um Weiterwachsen schon vorhandener Blattfiedern.

Auch die von Dikotylen für Blattregeneration angeführten Fälle scheinen mir nicht beweiskräftig. Beijerinck¹⁾ fand Pflanzen von „Markkohl“ (*Brassica oleracea acephala*), welche — aus nicht näher bekannten Ursachen — Spaltungen der Sprossachse zeigten. Er nimmt an, dass bei längsgespaltene Blättern eine, allerdings unvollkommene Regeneration der entfernten Blatthälfte eintrat, und hebt hervor, dass, wo eine einigermaßen belangreiche Regeneration eintrat, dies an Blättern stattfand, welche zur Zeit der Spaltung als mikroskopisch kleine Zellhöcker am Vegetationspunkt saßen. Ein Beweis, dass wirklich eine Regeneration an älteren Blättern stattfand, ist aber nicht erbracht, in den Abbildungen sind einige Blätter wiedergegeben, die eine zu beiden Seiten der Mittelnerven ungleich entwickelte Blattspreite haben. Die kleinere Hälfte der letzteren fasst Beijerinck als die regenerierte auf. Sie kann aber ebensogut durch frühzeitige Beschädigung im Wachstum zurückgeblieben sein und deshalb anders aussehen als die andere Hälfte. Bei einem (aus inneren Ursachen) gespaltenen Stengel werden die der Spalte zugekehrten

1) Over regeneratie. Verschijnselen van gespleten vegetatiepunten van Stengels etc., Nederlandsch kruidkundig Archief, II. Serie, 4. Deel, 1886, p. 79.

Teile der jungen Blattanlage leicht notleiden können (durch Vertrocknen etc.) und die Thatsache, dass die (nach B's Ansicht) regenerierte Hälfte im oberen Teil des Blattes stärker ausgebildet war als im unteren, spricht gegen seine Annahme. Denn die Kohlblätter entwickeln sich basipetal, man sollte also in der unteren Hälfte eher eine Regeneration erwarten als in der oberen. Andererseits ist leicht verständlich, dass, wenn eine Beschädigung eines jungen, mit Mittelrippe versehenen Blattes vorliegt, diese die untere, noch nicht fertige und deshalb empfindlichere Hälfte mehr treffen muss als die obere, die in der Entwicklung vorausseilt und widerstandsfähiger ist.

Aehnliche Bedenken muss ich auch gegen eine andere Angabe geltend machen. Lopriore¹⁾ hat gelegentlich seiner Untersuchungen über die Regeneration gespaltener Stammspitzen auch einige Angaben über Blattregeneration gemacht. Er sagt: „Eine vollständige Regeneration der vom Schnitte getroffenen Blätter wurde bis jetzt nicht beobachtet; die Blattspreiten und die Blattstiele vermochten jedoch sich teilweise zu ergänzen und trotz ihres unsymmetrischen Baues ein fast normales Aussehen anzunehmen“. Ich vermisste aber bei dieser Angabe die Methode, durch welche festgestellt wurde, wie denn die Regeneration eigentlich vor sich ging. Wenn man eine Stammknospe durchschneidet, ist es unmöglich, zu sagen, wie die Blätter getroffen werden. Meist — namentlich bei zerstreuter Blattstellung — wird nur ein Stück der Blattspreite weggeschnitten sein, so dass bei der Entfaltung des Blattes die eine Hälfte kleiner ausfällt als die andere; letztere wird dann leicht den Eindruck erwecken, als ob sie durch Regeneration entstanden wäre. Wenn aber eine noch im embryonalen Stadium befindliche gespaltene Blattanlage sich regeneriert, wird man im fertigen Zustand davon kaum etwas wahrnehmen.

Zu erwähnen ist schließlich noch eine Angabe Raciborski's, welcher bei einer (nicht näher bestimmten *Asclepiadee*) an den jungen Blättern dicht an der Grenze zwischen „Vorläuferspitze“ und Blattspreite, die ersterer entfernte. Er fand, dass die Vorläuferspitze im Verlaufe von 4—8 Tagen aus dem embryonalen Gewebe der Laminarspitze wiedergebildet wurde. Jedenfalls ist eine solche Regeneration nur möglich bei einzelnen Pflanzen, die dazu besonders geeignet sind²⁾. Mir gelang es weder bei einer anderen *Asclepiadee* (*Gonolobus sp.*, von welchem die Vorläuferspitze „Organographie“, p. 505 abgebildet ist) noch

1) Vorläufige Mitteilungen über die Regeneration gespaltener Stammspitzen. Ber. der d. bot. Gesellschaft, 13 (1895), p. 410 ff.

2) Wahrscheinlich dadurch, dass in der Region des Blattendes unterhalb der Vorläuferspitze noch wachstumsfähiges Gewebe vorhanden ist, d. h. also, dass die Vorläuferspitze noch nicht fertig ist und ihre Basis nach Entfernung des apikalen Teiles weiter wächst. Eine wirkliche Neubildung ist das aber nicht, worauf übrigens auch Raciborski's Abbildung hindeutet.

bei der mit besonders schönen Vorläuferspitzen ausgestatteten *Dioscorea macroura* eine wirkliche Neubildung der entfernten Spitze zu beobachten.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, dass die vorliegenden Literaturangaben einen sicheren Beweis für die Regenerationsfähigkeit von Blättern nicht liefern. Es ist keineswegs in Abrede zu stellen, dass Blattanlagen, wenn sie im embryonalem Stadium verletzt werden, ebenso die Fähigkeit der Regeneration besitzen können, wie dies bei Vegetationspunkten der Fall ist, aber bei nicht mehr embryonalen Blättern und Blattteilen ist eine „Restitution“ des Verlorenen meiner Ansicht nach nirgends nachgewiesen. Alle diese Angaben aber beziehen sich nur auf Blätter älterer Pflanzen. Bei Keimpflanzen treten Erscheinungen auf, die besonders betrachtet werden müssen.

C. Regenerationserscheinungen bei Keimpflanzen, speziell bei *Cyclamen persicum*.

Hildebrand¹⁾ hat zuerst beobachtet, dass bei Cyclamen am ersten Blatte der Keimpflanze nach Entfernung der Blattspreite eine Regeneration derselben eintreten kann, es bildeten sich nämlich „aus irgend einer Stelle aus seinem (des Blattstieles) Rand rechts und links zwei kleine nierenförmige Flügel aus, in Farbe und Struktur ganz der sonstigen Spreite des ersten Blattes gleich, welche nun dessen assimilierende Stelle (sic!) vertreten konnten“.

Bei der Seltenheit dieser Regenerationserscheinung an einem Blatte schien eine eingehendere Untersuchung und Darstellung erwünscht. Zunächst wird es aber nötig sein, die Gestaltung der Keimpflanzen kurz zu schildern, weil diese auch für die biologische Betrachtung von Bedeutung ist. Cyclamen gehört zu den Dikotylen, deren Keimpflanzen von der gewöhnlichen Norm abweichen. Sie haben nicht zwei Kotyledonen (die von den gewöhnlichen Laubblättern durch ihre vereinfachte Gestalt so abweichen, dass man sie teilweise nicht als Blätter hat gelten lassen), sondern ein einziges Keimblatt²⁾ in Form eines kleinen gestielten Laubblattes. Dieses ist zunächst das einzige Assimilationsorgan des Pflänzchens bis die anderen, dem Keimblatt gleichenden Laubblätter allmählich sich entfalten. Frühzeitig schon entsteht (zunächst mit auf Kosten des Endosperms) ein kleines

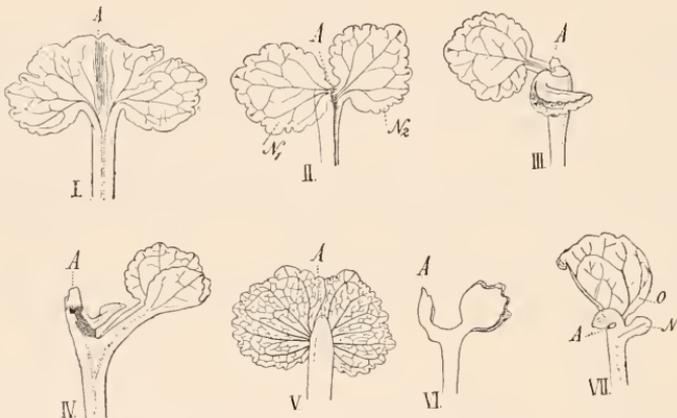
1) Hildebrand, Die Gattung Cyclamen L. Eine systematische und biologische Monographie, Jena 1898, p. 95. Meine Versuche mit Cyclamen wurden kurz nach dem Erscheinen der Hildebrand'schen Schrift begonnen, im letzten Winter wieder aufgenommen und im hiesigen „botanischen Colloquium“ demonstriert. Später erschien in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft (Bd. XX, Heft 2, 28. März 1902) eine vorläufige Mitteilung von Winkler, der sich mit derselben Pflanze beschäftigt hatte. Indem ich auf die Winkler'sche Arbeit hier besonders verweise, gebe ich im Text das Resultat meiner eigenen Untersuchungen, zwei nachträgliche Anmerkungen sind hinzugefügt.

2) Vergl. z. B. die Abbildung Fig. 392 in Goebel, Organographie.

Knöllchen aus dem hypokotylen Stengelgliede, in welchem weiterhin nun die durch die Assimilationsorgane gebildeten Reservestoffe abgelagert werden. Zu den Versuchen wurde *Cyclamen persicum* benützt, die Blattspreite des Keimblattes wurde mehr oder minder vollständig entfernt, Regeneration trat mit wenigen Ausnahmefällen (in denen der Blattstiel abstarb) regelmäßig auf, sie konnte an Dutzenden von Keimpflanzen untersucht werden.

Es mag ausgegangen sein von dem Fall, den auch Hildebrand anführt, dass nach Entfernung der Blattspreite zwei kleine, nierenförmige Flügelblättchen (Fig. 10, II, III, V) auftreten. Der Ursprung von Neubildungen ist stets derselbe; sie entspringen aus dem Rande des Blattstiels,

Fig. 10.

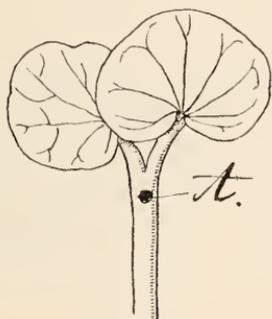


Cyclamen persicum. Regeneration des Blattes. *A* Stelle, wo die Spreite abgeschnitten wurde. I Blatt, bei dem die Neubildungen im Zusammenhang mit der alten Spreite auftreten, II die Neubildungen N_1 , N_2 kurz gestielt, III eines der neuen Blättchen gestielt, IV zwei Neubildungen übereinander, V (von hinten) zwei ungestielte Neubildungen, VI beide auf gemeinsamem Stiel, VII nur eine Neubildung aufgetreten (*o* ist ein Stück der schief geschnittenen Blattfläche).

dort, wo die Spreite sich ansetzen würde, wenn diese am Blattstiel herablaufen würde. Im übrigen ist der Ort der Neubildung ein wechselnder, und ebenso ihre Gestalt. In Fig. 10, I ist ein Blatt abgebildet, bei welchem die neugebildeten Teile sich unmittelbar an die alte Blattspreite ansetzen, gewissermaßen basale Lappen derselben darstellen, sie sind aber rechts und links durch eine tiefe Bucht von dem stehen gebliebenen Basalteil der Spreite geschieden und dadurch, sowie durch die Nervatur als Neubildung kenntlich. In anderen Fällen aber ist ein Zusammenhang mit der Basis des Blattes nicht vorhanden, dieser ist von selbst ausgeschlossen, wenn die Blattspreite ganz entfernt war. Besonders auffallend ist die Erscheinung, wenn die beiden neugebildeten Blättchen jedes auf einem besonderen Stiele sich befinden,

ein Fall, den ich öfters beobachtet habe (Fig. 10, III, Fig. 11). Nicht selten „verwachsen“ dann die beiden Stiele miteinander, so dass auf der Oberseite des Blattstiemes sich ein zweilappiges Gebilde erhebt, dessen Ursprung aber durch Vergleichung leicht zu ermitteln ist. In Fig. 10, IV ist ein Fall dargestellt, wo zwei Blättchen in longitudinaler Entfernung voneinander aus dem Blattstiel entspringen, selten ist es, dass nur ein Lappen als Neubildung auftritt. Dafür ist Fig. 10, VII ein Beispiel. Es war hier die Blattfläche schief abgeschnitten worden, so dass auf einer Seite ein ziemlich großer Lappen stehen blieb. Auf dieser Seite ist keine Neubildung aufgetreten, wohl aber auf der anderen (*N*); dass die Leitbündel der Neubildungen mit dem Leitbündel-

Fig. 11.



Cyclamen persicum, Blattregeneration. Bei *A* die Stelle, wo die ursprüngliche Spreite entfernt wurde; es haben sich zwei gestielte neue Spreiten entwickelt, deren Stiele unten verwachsen sind, zweimal vergrößert.

Fig. 12.



Cyclamen persicum. Blatt mit abnormer Regeneration von der Seite. *a* Stelle der entfernten Spreite, an den auf gemeinsamem Stiel sitzenden Neubildungen *a* und *b* haben sich unten zwei Blättchen *c* und *d* entwickelt.

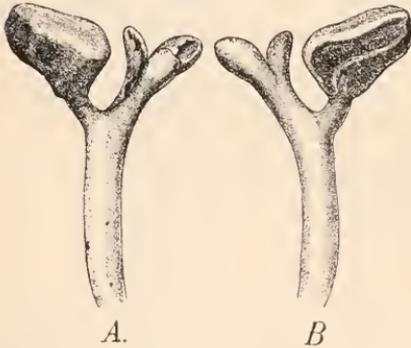
system des Blattstiemes in Verbindung treten, braucht kaum erwähnt zu werden. Seltener treten mehr als zwei Neubildungen auf; so sind in Fig. 12 unterhalb der abgeschnittenen Blattspreite zunächst zwei miteinander „verwachsene“ Blättchen *a* und *b* entstanden, an der Basis des gemeinsamen Stieles derselben zwei weitere *c* und *d*. Gelegentlich tritt die Regeneration auch an unverletzten Keimpflanzen auf. So bei dem in Fig. 13 abgebildeten Blatte. Die Spitze des Kotyledons war hier in der Samenschale stecken geblieben und schließlich vertrocknet. Dies hatte dieselbe Wirkung als ob sie abgeschnitten worden wäre. Ich glaube mich zu erinnern, dass Neubildungen auch an unverletzten Kotyledonarblättern in meinen Kulturen von 1898 auftraten, leider habe ich darüber keine Notizen und in den Aussaaten von 1901 war nichts

derartiges zu beobachten. An Blättern älterer blühender Pflanzen von *Cycl. persicum* wurde nie eine Regeneration beobachtet, die ihrer Spreite beraubten Blattstiele vertrockneten und fielen ab, auch die kleinen Blättchen, welche sich auf Knospen befanden, die („adventiv“?) auf der Seitenfläche alter Knollen auftraten, waren nicht zur Regeneration zu bringen. Bei den Regenerationsversuchen, die oben kurz geschildert wurden, entfernte ich das zweite Blatt meist sobald es sichtbar war, übrigens verhalten sich die dem Kotyledon folgenden Blätter betreffs ihres Regenerationsvermögens ebenso wie diese. Es ergibt sich aus dem Gesagten folgendes:

1. Die ersten Blätter (Primärblätter) von *Cycl. persicum* sind imstande, nach Entfernung der Spreite neue Spreiten zu bilden.

2. Es ist nicht notwendig, die ganze Spreite zu entfernen, dass aber die Entfernung eines größeren Teiles derselben als Reiz wirkt,

Fig. 13.



Cyclamen persicum. Spitze des ersten Blattes einer Keimpflanze, die Spreite ist in der Samenschale stecken geblieben und vertrocknet. Unterhalb derselben haben sich drei Blättchen gebildet, in *A* alle drei sichtbar, in *B* nur die zwei auf gemeinsamem Stiele stehenden.

ergibt schon die oben angeführte Thatsache, dass man eine einseitige Regeneration durch schiefes Abschneiden der Spreite herbeiführen kann.

3. Der Ort der Neubildung ist derselbe, an dem sonst die Spreite sich entwickelt, nämlich die Ränder der Blattanlage, welche hier auch am ausgewachsenen Blatte noch entwicklungsfähig bleiben¹⁾. Die Neubildung erfolgt meist möglichst nahe der Stelle, wo die alte Spreite entfernt wurde. (Schluss folgt).

1) Winkler hat gezeigt (a. a. O.), dass man den Ort der Neubildung verschieben kann, wenn man die der Schnittfläche nächstgelegene Stelle des Stieles durch Eingipsen am Auswachsen verhindert. Ganz analoge Erscheinungen werden für Wurzelregeneration zu besprechen sein. — Was *Cyclamen* betrifft, so gestattet der Raum nicht, auf eine Anzahl von Einzelfragen einzugehen (z. B. Einfluss des Alters des Blattes auf die Regenerationsfähigkeit, die Möglichkeit, die Regeneration auch auf anderem Wege als durch Entfernung der Spreite zu erzielen u. s. w.).

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. 417-438](#)