

# 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. August 1902.**

**Nr. 16 und 17.**

**Inhalt:** Goebel, Ueber Regeneration im Pflanzenreich (Schluss). — Moll, Die Mutationstheorie. — Lauterborn, Ein für Deutschland neuer Süßwasserschwamm. — Zacharias, Einige Beispiele von massenhafter Vermehrung gewisser Planktonorganismen in flachen Teichen. — Bei der Redaktion eingegangene Werke.

## Ueber Regeneration im Pflanzenreich.

Von **K. Goebel.**

(Schluss.)

Um später (bei Besprechung der Anordnungsverhältnisse bei der Regeneration) nicht auf diesen Fall zurückkommen zu müssen, sei noch Folgendes bemerkt. Wie wir sahen, tritt die Ersatzbildung für die Spreite stets am apikalen Ende des Blattstieles auf, während Neubildungen an abgeschnittenen nicht mit Sprossvegetationspunkten ausgerüsteten Blättern sonst an deren Basis sich bilden. Diese Neubildungen sind aber im letzteren Falle Wurzeln und Sprosse, während es sich bei Cyelamen gar nicht um eine Neubildung am Blatte handelt, sondern nur um eine „Aktivierung“ eines Teiles der Blattanlage, der sonst sich nicht weiter entwickelt. Der Blattstiel ist, wie die vergleichend entwicklungsgeschichtliche Betrachtung zeigt<sup>1)</sup>, nichts anderes als ein „verschmälertes und stark verlängerter Teil der Blattspreite“, verschmälert deshalb, weil an seinem Rande die Spreite nicht auswächst. Wir können also leicht verstehen, warum bei der Regeneration gerade am Rande des Blattstieles das Auswachsen stattfindet, und es ist ferner zu erwarten, dass dies stets am oberen Ende geschieht, denn auch die normale Spreitenentwicklung erfolgt hier, sie ist bei den Dikotylen (abgesehen von wenigen Ausnahmefällen) an der Spitze am meisten gefördert und erlischt allmählich nach der Basis hin, die ganze Blattanlage ist von vornherein so disponiert, dass in ihrem oberen Teile die Spreitenbildung erfolgt. An dieser Polarisierung

1) Vergl. Goebel, Organographie p. 500.

nimmt, wie der Versuch zeigt, auch der Blattstiel teil. Er ist derjenige Teil der Blattanlage, an welchem — wenn es sich um ein ungestieltes Blatt handeln würde — die Ränder zur Spreitenbildung ausgewachsen wären, nachdem diese im oberen Teil der Blattanlage (der jetzt allein vorhandenen Spreite) schon angelegt war, und zwar würden die untersten Teile zuletzt diese Entwicklung zeigen. Entferne ich nun die Blattspreite<sup>1)</sup>, so entwickelt sich die gehemmte Spreite zunächst an der Stelle, wo die (normal gehemmte) Disposition zur Spreitenbildung am stärksten war, d. h. nahe der Wundstelle. Wie ersichtlich, bieten die Regenerationserscheinungen hier zugleich einen schönen experimentellen Beleg für die Richtigkeit der aus entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen abgeleiteten Anschauung über die morphologische Bedeutung des Blattstieles.

Das Regenerationsvermögen ist bei *Cyclamen* nicht auf die Blattspreite beschränkt. Auch die Sprossachse ist damit ausgestattet<sup>2)</sup>, was jedenfalls dadurch erleichtert wird, dass sie mit Reservestoffen ausgerüstet ist.

Es wurde zunächst an Keimpflanzen, deren erstes Blatt ganz an der Basis abgeschnitten war, beobachtet, dass unterhalb desselben eine Anzahl neuer Blätter auftraten. Die Untersuchung ergab, dass an derartigen Keimpflanzen der Vegetationspunkt und auch Gewebe unterhalb der Spitze abgestorben war, es hatte sich hier eine Vertiefung gebildet, die von Wundkork ausgekleidet war. Eine Regeneration des Vegetationspunktes, wie sie von anderen Pflanzen bekannt ist und von Winkler auch für *Cyclamen*keimpflanzen nachgewiesen wurde, war nicht eingetreten. Die Erscheinung ließ sich auch künstlich hervorrufen, wenn der obere Teil des Knöllchens mit sämtlichen Blattansätzen durch einen Querschnitt entfernt wurde, es trat dann nach 2½ Wochen zunächst an einzelnen der operierten Keimlinge die Neubildung von Blättern etwas unterhalb der Wundstelle auf.

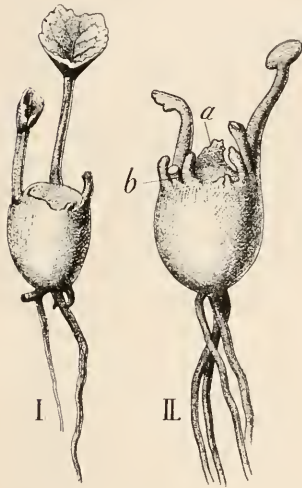
Fig. 14, I zeigt eine Keimpflanze, bei der der Gipfel soweit abgetragen war, dass keine Blattbasen mehr vorhanden waren. Es haben sich nahe dem Rande der Wundfläche vier Blätter gebildet verschiedenen

1) Die Annahme, welche besondere organbildende Stoffe annimmt, könnte weiterhin dahin ergänzt werden, dass diese nicht nur bei der Entstehung eines Organes in Betracht kommen, sondern auch bei der Funktion desselben eine Rolle spielen und bei derselben verbraucht, vom embryonalen Gewebe aus ständig ergänzt werden müssen. Wenn ein Organ außer Funktion tritt, findet diese Ergänzung auch nicht mehr statt, es tritt dann Verkümmern ein. Diese Annahme würde manche Erscheinungen auch bei der tierischen Regeneration unter einen Gesichtspunkt zusammenfassen lassen.

2) Winkler hat nach der Entfernung des Vegetationspunktes und des Primärblattes Neubildungen an dessen Basis, nicht aber am Hypokotyl beobachtet.

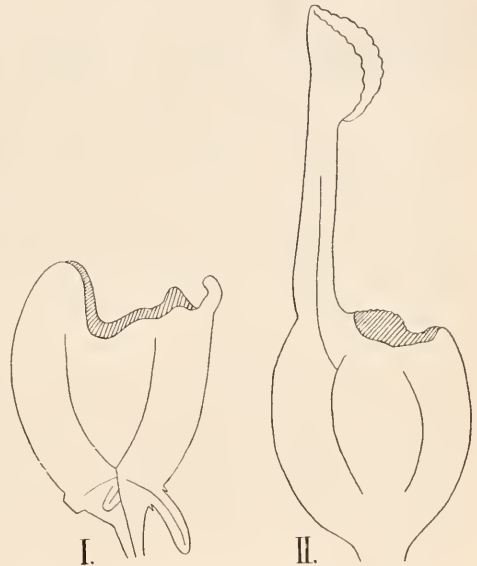
Alters, das älteste ist dadurch abnorm gestaltet, dass es schildförmig ist. (Auch sonst beobachtete ich mehrfach abnorme Gestaltung des ersten regenerierten Blattes, z. B. Bildung eines an der Spitze mit zwei Spreiten versehenen Doppelblattes u. s. w.) Man würde nun zunächst vermuten, es handle sich um vier Sprossvegetationspunkte, welche je ein Blatt gebildet haben. Es ließ sich auch an der Basis eines etwa  $\frac{1}{2}$  mm langen Blattes ein kleiner Hügel aus Meristem nachweisen, den man als Sprossvegetationspunkt betrachten kann. Bei anderen Blättern war aber von einem Vegetationspunkt neben resp.

Fig. 14.



Zwei Pflänzchen von *Cycl. persicum*, denen der Scheitel fehlt (vergr.). Unterhalb desselben sind Neubildungen aufgetreten, *a* in Fig. 14, II, Rest eines alten Blattes, *b* abgebrochenes Blatt.

Fig. 15.



*Cyclamen persicum*. Längsschnitte durch Knöllchen, denen der obere Teil fehlt (vergr.). Schraffiert ist der Wundkork und abgestorbenes Gewebe. Bei I und II je ein Blatt getroffen.

vor den Blättern bei anatomischer Untersuchung nichts zu bemerken, und wenn man annehmen wollte, es hätten sich Sprossvegetationspunkte gebildet, die dann zur Bildung der Blätter ganz aufgebraucht worden seien, so würde das schließlich auf dasselbe hinauskommen, als wenn man sagt, die vier Blätter entstehen als Neubildungen aus dem „Dauer-gewebe“ des Knöllchens. Jedenfalls scheint mir die Möglichkeit einer solchen Auffassung nicht von der Hand zu weisen, obwohl ja die andere von vornherein die wahrscheinlichere ist. Der Kürze halber seien die Blätter im folgenden als „Adventivblätter“ bezeichnet. In jedem Blatt differenziert sich ein Leitbündel, und dieses setzt sich in das Knöllchen-

gewebe fort, bis es den Anschluss an ein dort vorhandenes Bündel erreicht (Fig. 15, II), so dass das Blatt in direkte Verbindung mit dem Leitgewebe der Sprossachse und der Wurzeln gebracht ist; die normal entstandenen Blätter setzen sich höher an, daran sind die „adventiven“ Blätter, wenn man je im Zweifel sein sollte, leicht zu erkennen. Aber schon ihre peripherische Stellung lässt keinen Zweifel darüber, ob man es mit normalen oder „adventiven“ Blättern zu thun hat. Eine weitere Eigentümlichkeit der letzteren ist die ungleichmäßige Stellung ihrer Blattflächen. In der Knospelage ist die Blattoberseite normal dem Sprossvegetationspunkt zugekehrt, also nach dem Centrum. Die Blattspreiten der adventiven Blätter aber haben oft eine unregelmäßige Orientierung, die dann nicht auffallend wäre, wenn zu jedem ein Vegetationspunkt gehörte, welchem die Blattfläche zugewandt wäre. Die Zahl, in welcher sie auftreten, ist eine wechselnde, da sie im Verlauf der Entwicklung steigt, Pflänzchen mit etwa einem Dutzend „Adventivblätter“ wurden mehrfach beobachtet. Es traten dabei teilweise Gruppen von Blättern hervor, aber nicht um ein Centrum herum angeordnet (wie man es erwarten würde, wenn die Blätter gruppenweise aus adventiv entstandenen Sprossvegetationspunkten hervorgehen würden), sondern z. B. in der Weise, dass von einem Blatte aus die Entstehung neuer Blätter nach rechts und links fortschreitet. Was die Stellung der Blätter an dem Hypokotyl anbelangt, so tritt eine polare Differenzierung des letzteren insofern deutlich hervor, als sie stets nahe der Schnittfläche, also am apikalen Ende sich entwickeln. Bei einem Pflänzchen, an dem ich ein beträchtliches Stück der Spitze (mit sämtlichen Blattansätzen) durch einen schief zur Längsachse gehenden Schnitt entfernt hatte, traten die Blätter demgemäß zunächst nur unterhalb des höher stehenden Randes der Schnittfläche auf.

Was aus den Pflanzen mit „Adventivblättern“ schließlich wird, vermag ich nicht zu sagen, wahrscheinlich bildet sich an der Basis eines oder mehrerer der Blätter ein Sprossvegetationspunkt aus, resp. es vergrößert sich der schon vorhandene. Die meisten der Pflanzen wurden der Untersuchung geopfert. Dass Blätter auf andere Weise als aus einem Sprossvegetationspunkt entstehen, steht übrigens nicht ohne Beispiel da. Bei der Sprossbildung an apogamen Farnprothallien<sup>1)</sup> entsteht das erste Blatt ganz unabhängig vom Sprossvegetationspunkt, allerdings aus embryonalem Gewebe des Prothalliums. Aber das „Dauergewebe“ der Keimpflanzen steht eben, wie unten noch eingehender betont werden soll, dem embryonalen Gewebe noch näher als das Dauergewebe älterer Pflanzen. Uebrigens würde selbst dann, wenn es gelingen sollte, nachzuweisen, dass die „adventiven Blätter“

1) Vergl. de Bary, Ueber apogame Farne etc. Bot. Zeitung 1878, p. 449 ff. — Analoge Thatsachen ließen sich von der Embryobildung anführen.

überall nicht direkt aus dem Hypokotyl, sondern aus an demselben auftretenden Sprossvegetationspunkten entstehen, das Regenerationsverhalten des Hypokotyls ein merkwürdiges sein, denn es treten die Neubildungen an demselben nicht auf an einem „Callus“, der sich an der Verletzungsstelle bildet. Diese erzeugt nur Wundkork, die Neubildungen entspringen dem „Dauergewebe“ unterhalb der Verletzungsstelle. Darauf aber kam es hier ja eben an, auf den Nachweis, dass nicht nur das Gewebe des Blattes (an der angegebenen Stelle), sondern auch das der Sprossachse zu Neubildungen (welche exogen entstehen) mehr befähigt ist als im späteren Lebensalter<sup>1)</sup>.

Es war von Interesse, nach weiteren Fällen von Regenerationsfähigkeit bei Keimpflanzen zu suchen. Am wahrscheinlichsten schien es, dass diese besonders ausgebildet sei bei solchen Keimpflanzen, welche längere Zeit hindurch nur wenig Assimilationsorgane besitzen. *Eranthis hiemalis* z. B. bildet im ersten Jahre nur ein Blatt, eine Regeneration der Blattspreite konnte aber nach ihrer Entfernung nicht erzielt werden. Günstigere Resultate ergab eine andere Pflanze, die hier aber nur kurz erwähnt werden kann, da das untersuchte Material noch zu klein war.

*Streptocarpus Wendlandi* ist eine derjenigen Gesneriaceen (resp. Cyrtandraeen), die dadurch merkwürdig sind, dass sie zeitlebens gewöhnlich nur ein Laubblatt entwickeln, den einen der beiden Kotyledonen, der mächtig heranwächst, während der andere frühzeitig im Wachstum zurückbleibt<sup>2)</sup>. Jedenfalls stellt dieses Blatt das Hauptassimilationsorgan dar, die laubblattähnlichen Hochblätter im Blütenstand kommen wenig dafür in Betracht. Die Pflanze erschien deshalb besonders geeignet, die Frage zu prüfen, ob nach Entfernung des Laubblattes Blätter regeneriert werden können. Wurde das Laubblatt durch einen Querschnitt vollständig entfernt, so fand am Hypokotyl keine Neubildung statt. Wurde es an seiner Insertion abgelöst, so wuchs der untere Rand beiderseits zu einem neuen Flügel aus, der allmählich bedeutende Größe erreichte. Da das Blatt an seiner Basis normal sehr lange weiter wächst, so war durch das Abschneiden der Blattfläche dieser Vorgang also nicht nur nicht gestört, sondern vielleicht sogar gefördert. Außerdem aber entstanden neue Blätter — wahrscheinlich an Adventivsprossen — und zwar an verschiedenen Stellen, wo sie sonst nicht auftreten, oberhalb und unterhalb der Blattinsertion, auch an der

1) Es ist wohl möglich, dass auch an älteren Cyclamenknollen — die ja nur das weiter gewachsene hypokotyle Glied der Keimpflanze darstellen — Adventivsprosse entstehen können, bis jetzt ist darüber aber nichts bekannt.

2) Es haben sich daran verschiedene morphologische Deutungen geknüpft. Hielscher (in Cohn's Beitr. zur Biologie, III. Bd.) gelangte auf Grund durchaus unzureichender Untersuchungen zu dem Resultate, dass an dem Blatte alle Blüten und Laubsprosse „adventiv“ entstünden. Ich habe diese Deutung stets für eine unbegründete gehalten und deshalb sie seinerzeit nicht in meiner „Vergl. Entwicklungsgeschichte“ (Schenk's Handbuch der Botanik, III, Breslau 1883) erwähnt. Es kann nach den Untersuchungen von Dickie und Fritsch (Ber. der D. Bot. Gesellsch. 12, p. 99) kaum einem Zweifel unterliegen, dass Hielscher's Deutung unrichtig war und dass vielmehr der erste Blütenstand aus der Keimachse entspringt.

Blattbasis, ganz abgesehen von der Entwicklung des Achselsprosses des zweiten, viel kleineren Kotyledons. Auch an Pflanzen, welchen das Laubblatt gelassen wurde, konnte durch Entfernung der Inflorescenzen reichliche Bildung von Adventivsprossen (die weiterhin zu Blütenständen sich ausbilden), hervorgehoben werden.

Die „Plastizität“ (was Neubildungen betrifft) von Keimpflanzen tritt auch im unverletzten Zustand zuweilen hervor. So sind „Adventivknospen“ am ersten Stengelglied der Keimpflanze bei einer ganzen Anzahl von Pflanzen beobachtet worden<sup>1)</sup>, zuerst von Roesler bei *Euphorbia*-Arten, dann bei *Linaria*, *Antirrhinum*, *Anagallis arvensis* u. a. Entwicklungsgeschichtliche und experimentelle Untersuchungen darüber sind mir nicht bekannt geworden. Es wird nur angegeben, dass „reichliche Feuchtigkeit“ eine Hauptbedingung ihrer Entstehung sei. Hier war die Erscheinung deshalb anzuführen, weil sie wieder zeigt, dass Keimpflanzen zu Neubildungen geeigneter sind als ältere, denn bei keiner der erwähnten Pflanzen ist das Auftreten von Adventivknospen am Sprosse im späteren Lebensalter bekannt, auch nicht bei der einzigen Monokotyle (der Orchidee *Aerides minimum*), bei welcher Raeborski<sup>2)</sup> das Auftreten von Adventivknospen am Hypokotyl beobachtet hat, sie scheinen hier aus einer einzigen Oberflächenzelle hervorzugehen.

Dass Keimpflanzen bei der Regeneration sich anders verhalten als ältere Pflanzen, stimmt durchaus mit den Anschauungen über Entwicklung überein, die ich früher vertreten habe<sup>3)</sup>. Sie lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen:

1. Die Zellen des embryonalen Gewebes sind alle „äquipotentiell“ oder gleichartig, sie werden erst allmählich voneinander verschieden.

2. Die „somatischen Zellen“ sind embryonale Zellen, die gewissermaßen inkrustiert sind, d. h. es ist zu dem in den embryonalen Zellen vorhandenen noch etwas gekommen, das ihnen ihren charakteristischen Stempel aufdrückt. Die „Inkrustation“ kann aber bei vielen Pflanzen, namentlich wenn sie nicht zu weit fortgeschritten ist, wieder aufgelöst werden<sup>4)</sup>, die Zelle wird dann wieder embryonal.

1) Vergl. die Aufzählung bei Alex. Braun, Sitzungsber. der Gesellsch. naturforsch. Freunde in Berlin vom 19. April 1870, Botan. Zeitung 1870, p. 438. An älteren unverletzten Sprossachsen treten Adventivknospen nur äußerst selten auf. So bei *Calliopsis tinctoria* (vergl. A. Braun, Ueber die abnorme Bildung von Adventivknospen am krautigen Stengel von *Calliopsis tinctoria*. Verhandl. des Botan. Vereins für die Provinz Brandenburg, XII. Jahrg., 1876, p. 151 ff.). Die Pflanze zeigt die Erscheinung nicht allgemein, sondern nur bei bestimmten (wahrscheinlich durch Kreuzung gewonnenen) Rassen. Es ist die Adventivknospenbildung für die Pflanze auch gänzlich nutzlos.

2) Biol. Mitteil. aus Java, Flora, 85 Bd. (1898), p. 341.

3) Ueber Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederherverföpfung (Sitzungsber. der math.-phys. Klasse der kgl. bayer. Akad. d. Wissensch., Bd. XXVI, 1896).

4) Dies ist natürlich nur ein Bild. Am meisten entspricht es der Wirk-

3. Auch das embryonale Gewebe selbst aber erfährt im Verlaufe der Entwicklung dadurch, dass es von den älteren Teilen her beeinflusst wird, eine Veränderung, es reagiert infolgedessen bei älteren Pflanzen meist anders als bei jüngeren (vergl. die a. a. O. für Moose gegebenen Beispiele).

4. Daraus folgt, dass auch das „Dauergewebe“ bei Keimpflanzen (das sich ja vom embryonalen Gewebe ableitet), ein anderes ist als später, das in ihm vorhandene „Keimplasma“ ist ja von der, durch die anderen Organe bei älteren Pflanzen erfolgenden Beeinflussung noch frei, es ist die „Inkrustation“ noch eine geringere, die Rückkehr zum embryonalen Gewebe eine leichtere.

Theoretisch wäre auch jede somatische Zelle der späteren Entwicklungsstadien noch fähig, sich zu einer neuen Pflanze zu entwickeln, dass sie dies nicht thut, ist durch die Beeinflussung von seiten der anderen Zellen bedingt. Wird diese aufgehoben (sei es durch Abtrennung oder auf andere Weise), so kann die Zelle wieder embryonal werden, falls sie überhaupt in isoliertem Zustand existenzfähig ist. Dies tritt namentlich bei den Lebermoosen, bei denen die Arbeitsteilung zwischen den Zellen noch keine so ausgesprochene ist, deutlich hervor, bei höheren Pflanzen würde es wohl nur bei ganz besonders dazu ausgebildeten Kulturmethoden gelingen, aus isolierten Dauerzellen neue Pflanzen zu erziehen.

### § 3.

Unter den Begriff „Anordnung“ kann man zunächst auch den des Zahlenverhältnisses bei der Regeneration rechnen. Wenn man einen Baum abhaut, z. B. eine Pappel, so entsteht aus dem Callus, der sich am Stumpf, speziell aus dem Cambium entwickelt, nicht ein neuer Spross, sondern eine größere Anzahl. Ebenso treten die Sprosse an Blattstecklingen meist in der Mehrzahl auf. Der Grund dafür dürfte darin zu suchen sein, dass bei der Regeneration von Sprossen zunächst Sprossvegetationspunkte entstehen, die Größe derselben aber wohl für jede Pflanze eine wenn auch nicht überall gleiche, so doch nur innerhalb bestimmter Grenzen schwankende ist. Wenn also eine große Fläche embryonalen Gewebes bei der Neubildung entsteht, werden sich schon aus diesem Grunde eine größere Anzahl von Vegetationspunkten bilden. Die Größe des „Callus“ aber wird abhängen von der Wundfläche, der Zahl der wachstumsfähigen Zellen und der Menge disponibler Baustoffe. Während diese Annahmen wohl kaum auf Widerspruch stoßen werden, hat die räumliche Anordnung der bei der Regene-

---

lichkeit, wenn, wie Crüger gefunden hat (Bot. Zeitung, 1860, p. 370), Zellen mit schon verdickter Zellwand, wenn sie durch Verwundung zur Rückkehr in den embryonalen Zustand veranlasst werden, die Verdickungsschichten wieder auflösen.

ration neugebildeten Teile zu Diskussionen Veranlassung gegeben. Dass die direkte Einwirkung äußerer Faktoren wie Schwere und Licht bei der Regeneration nicht für die Anordnung ausschlaggebend ist, geht aus Vöchting's bekannten Untersuchungen<sup>1)</sup> hervor, es sind vorwiegend innere Ursachen, welche dabei in Betracht kommen. Worin aber sind diese inneren Ursachen begründet, welche bedingen, dass bei der Regeneration eine „Polarität“ auftritt, die sich darin äußert, dass ein Sprosssteckling Sprosse am apikalen, Wurzeln am basalen Ende entwickelt, ein Wurzelsteckling Wurzeln am apikalen, Sprosse am basalen, ein Blattsteckling Sprosse und Wurzeln am basalen?

Es sind verschiedene Gesichtspunkte, welche zur „Erklärung“ dieser Polarität geltend gemacht worden sind.

Vöchting zieht die Wachstumsverteilung herbei. Sprosse und Wurzeln sind im Gegensatz gegen die Blätter Organe von (theoretisch) unbegrenztem Wachstum, die Blätter (ebenso manche blattähnliche Sprosse u. a) haben unbegrenztes Wachstum.

Wakker unterscheidet zwischen Reproduktion und Regeneration. Bei ersterer handelt es sich um normale (ohne Verletzung auftretende) Einrichtungen zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung, bei welchen die „Polarität“ nicht zu Tage tritt. So bewurzeln sich die Sprosse von *Rubus fruticosus* an der Spitze, wenn sie mit dem Boden in Berührung kommen, ebenso viele Ausläufer, auch die Spitzenknospen der Farnblätter, die oben besprochen wurden, gehören hierher<sup>2)</sup>. „Regeneration“ nennt Wakker nur die bei Verletzungen auftretenden Erscheinungen. Die Neubildungen zeigen dabei eine Anordnung, welche für die Pflanze vorteilhaft ist; es ist z. B. klar, dass, wenn man z. B. an einer Pflanze von *Leontodon Taraxacum* den Spross abschneidet, die neuen Sprosse am zweckmäßigsten an dem nach oben gekehrten Wurzelende auftreten<sup>3)</sup>. Für das Auftreten der Wurzeln und Knospen

1) Auf diese, speziell das Werk über „Organbildung im Pflanzenreich“ sei hier verwiesen. Eine kurze Zusammenfassung in Goebel, „Organographie“, wo auch Tittmann's Untersuchungen erwähnt sind; hier sei deshalb auf die Einwirkung äußerer Faktoren bei der Regeneration nicht weiter eingegangen.

2) Derartige Vorgänge sind aber immer mit inneren (strukturellen) Veränderungen verbunden (wie am deutlichsten bei den Farnblättern hervortritt). Was sich bei *Rubus* z. B. bewurzelt, ist nicht die Knospe eines gewöhnlichen, wachsenden Triebes. Diese hat überhaupt die Fähigkeit der Bewurzelung noch nicht. Es ist eine, im Laufe der Vegetationsperiode aus dieser Knospe hervorgegangene neue, die ihre Wurzeln an ihrer Basis hat, der übrige Trieb gehört eigentlich gar nicht dazu.

3) In seiner Abhandlung über Wurzelknospen hat Beijerinck darauf hingewiesen, dass auch Wurzeln Regenerationsvermögen besitzen, bei denen dies in der Natur kaum zur Geltung kommt, so z. B. die von *Pastinaca sativa* einer normal zweijährigen Pflanze.



bei der Reproduktion hat Beijerinck eine Theorie aufgestellt. Er geht aus von der Vorstellung, dass die Bildung der Knospen beherrscht wird von dem „aufsteigenden“ Saftstrom, die der Wurzeln von dem „absteigenden“, und gelangt betreff der Knospen zu folgenden Vorstellungen:

Die Knospen sind in ihrer Stellung abhängig vom Gefäßteil (Xylem) der Leitbündel, entstehen deshalb bei Blättern gewöhnlichen Baues (deren Leitbündel ihr Gefäßteil nach oben kehren) auf der Oberseite. Sie sind am stärksten entwickelt da, wo auch das Xylem am stärksten ausgebildet ist, besonders finden sie sich an den Leitbündelverzweigungen.

Die hier hervorgehobenen Beziehungen gelten hier meiner Ansicht nach nur für die Fälle, in denen die Knospenanlegung an Blättern normal erfolgt (auch für *Bryophyllum*, wo die Knospen zwar scheinbar am Rande, in Wirklichkeit aber nach der Blattoberseite hin stehen, und für viele Farne) oder doch schon von vornherein eine Disposition zur Knospenbildung vorhanden ist (*Begonia*), dagegen können sie nicht in Betracht kommen bei den Fällen von Regeneration im engeren Sinne, d. h. dann, wenn Neubildungen an dazu nicht besonders disponierten Stellen durch Verletzungen hervorgerufen werden. Die Beziehungen der Knospenbildung an Blättern zu den Leitungsbahnen wurde ja auch oben hervorgehoben, indes ist nicht zu vergessen, dass auch bei den dorsiventral gebauten niederen Pflanzen, die keine Leitbündel haben, bei der Regeneration die Knospen nur auf einer Seite auftreten.

Sachs<sup>1)</sup> nahm an, dass die Verschiedenheit der Organbildung, z. B. die zwischen Wurzel und Spross, begründet sei in einer Verschiedenheit der Substanzen, aus denen sich die Organe aufbauen, dass es also sprossbildende und wurzelbildende Substanzen gebe. Die sprossbildenden Substanzen wandern bei der unverletzten Pflanze nach der Spitze, die wurzelbildenden nach der Basis zu, wird der Spross durchgeschnitten, so ergeben sich daraus die oben erwähnten Anordnungsverhältnisse bei der Regeneration. Außerdem wirke die Schwerkraft (deren Bedeutung Sachs zuerst noch mehr betont hatte<sup>2)</sup>) dahin, dass die wurzelbildenden Substanzen sich abwärts, die sprossbildenden dagegen sich aufwärts bewegen. Die ganze Anschauung schließt sich an an Ansichten, welche schon von älteren Physiologen,

---

1) Stoff und Form der Pflanzenorgane, 1880 und 1882, abgedruckt in „Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie, II, p. 1159 ff.

2) Morgan hat die Darstellung, die Sachs später in seinen „Vorlesungen“ gegeben hat, offenbar nicht gekannt. Es ist nicht richtig, wenn er sagt: „He (Sachs) gives very little weight to the innate polarity of the piece“ (Morgan a. a. O. p. 81).

z. B. Bonnet, geäußert worden waren<sup>1)</sup>). Es ist, wie ich früher betont habe, klar, dass die Sachs'sche Anschauung nur ein allgemeines Bild geben kann, eine vorläufige Zusammenfassung, wie etwa das Bild eines Stromes, welches in der Physik für die Leitung der Elektrizität angewandt wurde, ein Bild, das über das Wesen der Elektrizität natürlich nichts aussagt, aber eine Zusammenfassung einer Gruppe von Thatsachen gestattet. Hier kann auf eine allgemeine Kritik der Sachs'schen Idee nicht eingegangen werden, das würde ziemlich ebensoviel bedeuten als eine Diskussion über das Wesen der Entwicklung überhaupt, während es sich hier nur um eine Zusammenfassung der Einzelthatsachen bei der Regeneration handelt, es fragt sich nur, wie weit eine derartige Anschauung sich als provisorische Hypothese nützlich erweist oder nicht.

Es sind also eine ganze Anzahl von Gesichtspunkten, welche geltend gemacht worden sind. Es mag gestattet sein, zuerst den der Zweckmäßigkeit zu besprechen. Ich hatte<sup>2)</sup> hervorgehoben, dass die Verschiedenheit in den Regenerationsercheinungen zwischen Pflanzen und Tieren damit zusammenhänge, dass erstere Vegetationspunkte besitzen, letztere (abgesehen von Sexualorganen, die man mit Vegetationspunkten vergleichen könnte, ferner von gewissen Hydroiden u. a.) nicht, und auch oben wurde betont, dass die Wiederherstellung abgefressener Blätter gar keinen Sinn hätte. Morgan knüpft daran (a. a. O. p. 86) die Bemerkung „The „*explanation*“ of the difference in the two cases is supposed, apparently, by Goebel, to depend on the usefulness, or non usefulness, of the regenerative act“. Hätte Morgan den Hinweis darauf, wie teleologisch klingende Ausdrücke in dem von ihm benutzten Buche gemeint sind, verfolgt<sup>3)</sup>, so würde er gesehen haben, dass meine Aeußerung nichts weniger als eine „*explanation*“ sein sollte. Sie ist einfach die Feststellung einer Thatsache, der, dass embryonales Gewebe auf den durch Wegnahme eines Pflanzenteiles ausgeübten Reiz rascher reagiert als Dauergewebe, das — offenbar in Verbindung damit — vielfach die Fähigkeit der Reaktion überhaupt verloren hat. Erinnern wir uns doch einfach der oben über das Bryophyllumblatt mitgeteilten Thatsachen. Wenn es von der Mutterpflanze getrennt wird, entwickelt es aus seinem Dauergewebe weder Wurzeln noch Knospen, sondern die Vegetationspunkte, die in den Blattkerben vorhanden sind, werden in Thätigkeit versetzt. Wenn ich diese entferne, reagiert das Dauergewebe. Im letzteren Falle habe ich das Blatt gewissermaßen in einen ähnlichen Zustand versetzt, wie

1) Auch Mohl nahm an (*Linnaea*, 1837, p. 492), dass die Entwicklung der Augen (Sprosse) mit einer aufsteigenden, die der Fasern (Wurzeln) mit einer absteigenden Bewegung der Säfte in Beziehung stehe.

2) Organographie p. 27.

3) Vergl. Vorwort zum zweiten Teil.

ihn ein Tier besitzt, insofern als keine Vegetationspunkte mehr vorhanden sind. Im übrigen ist mit dem Hinweis darauf, dass eine Wachstumserscheinung zweckmäßig ist, natürlich noch keine Erklärung für ihr Zustandekommen gegeben, sondern nur dafür, warum sie sich erhalten konnte. Auch geht aus meiner Darstellung a. a. O. wohl klar hervor, dass ich die Anordnungsverhältnisse bei den Regenerationserscheinungen zurückführe auf zweierlei „Ursachen“: 1. die normale Organisation (im weitesten Sinne) der Pflanzen, und 2. den durch die Verwundung erzeugten Reiz.

Sehen wir also, ob es sich bei der Organisation handelt um die Verteilung des Wachstums, speziell darum, ob dieses ein begrenztes oder unbegrenztes ist. Meiner Ansicht nach ist diese Auffassung ungenügend. Die Gründe dafür seien für die einzelnen Organe, die dabei in Betracht kommen, kurz angeführt. Zunächst wird ja niemand bezweifeln, dass die Verschiedenheit in dem Regenerationsverhalten von Wurzel und Spross, die beide unbegrenztes Wachstum haben, dadurch nicht verständlicher wird. Lassen wir indes diesen Einwurf bei seite und sehen uns die Einzelfälle an.

1. Wurzeln. Eine Anzahl von Pflanzen besitzen Wurzeln, welche im unverletzten Zustand keine Sprosse hervorbringen (während andere dies normal thun), aber wenn sie abgeschnitten sind, Sprosse zu bilden vermögen. Das gewöhnlich als gültig betrachtete Schema ist, dass an einer abgeschnittenen Wurzel (z. B. von einer Pappel) Sprosse aus dem basalen (normal nach oben gekehrten) dickeren, neue Wurzeln aus dem apikalen, dünnen Ende entstehen. Zunächst sei bemerkt, dass die Wurzelbildung am apikalen Ende oft eine schwache oder ganz ausbleibende ist, letzteres trat bei meinen Versuchen mit *Scorzonera hispanica* häufig ein, während Sprosse am oberen Ende stets sich bildeten. Wer wie W a k k e r die Sprossbildungen an verletzten Wurzeln auffasst als „eine adaptive Eigenschaft, die wegen des Nutzens fixiert ist“ (a. a. O. p. 57), wird dies darauf zurückführen, dass derartige Pflanzen leichter (durch Tierfraß etc.) ihren Sprosstheil als die unteren Stücke der Wurzeln verlieren können. Thatsächlich wird man in jedem Garten, wo Löwenzahn (*Leontodon Taraxacum*) als Unkraut auftritt, auch zahlreiche Pflanzen finden, welche, da nur ihre „Köpfe“ entfernt wurden, aus der Wurzel neue Sprosse gebildet haben. Indes fehlt der Nachweis, dass dies auch in der freien Natur öfters geschieht und dass die Pflanze daraus im „Kampf ums Dasein“ erhebliche Vorteile zieht. Besonders geeignet zu Regenerationsversuchen sind also die Wurzeln von Kompositen (*Cichorium Intybus*, *Scorzonera hispanica*), — die Schwarzwurzeln sind ja überall käuflich zu erhalten — *Taraxacum officinale* u. a.

Das Gewebe, welches den Callus liefert, aus welchem die Sprosse hervorgehen, ist hauptsächlich das Cambium. Hält man Wurzel-

stücke feucht, so entstehen die neuen Sprosse an den meisten nur am oberen Ende. An längsgespaltene Wurzeln von *Scorzonera* (Fig. 16) sah ich sie auch auf der Wundfläche auftreten, es zeigt sich hier besonders deutlich, dass der Wundreiz zu Neubildungen disponiert, dass aber die am oberen Ende auftretenden Sprosse gefördert sind. In Wirklichkeit sind alle Wundstellen dieser Wurzeln zur Sprossbildung befähigt und man kann demnach die Sprossbildung auch am unteren

Fig. 16.



*Scorzonera hispanica*.  
Halbierte Wurzel. Es haben sich Sprosse an der Apikalseite und seitlich an der Wundfläche gebildet (um die Hälfte verkleinert).

Ende hervorrufen. Schon Wakker hat gezeigt, dass man auch aus dem dünneren (apikalen) Teile leicht Sprosse erhalten kann. Es geschieht dies dann, wenn man die Sprossbildung am dickeren Teile verhindert<sup>1)</sup>, z. B. indem man hier den Callus, sobald er sich bildet, wieder wegscneidet oder indem man diesen Teil faulen lässt. Ich führte den Versuch in etwas anderer Weise aus, indem ich das dickere Wurzelende bei *Scorzonera* eingipste, bei *Taraxacum* mit Siegelack überzog. Wenn man die Gipskappe nicht sehr dick macht, wird sie bald von den am apikalen Ende auftretenden Sprossen durchbrochen, ein Beweis dafür, wie energisch hier die Sprossbildung stattfindet<sup>2)</sup>. Die Siegelackkappe ist zweckmäßiger, zumal man durch heißes Siegelack das Gewebe am apikalen Ende leicht töten kann, worauf dann hier Fäulnis eintritt, die wie erwähnt, die Sprossbildung hier auch unmöglich macht. Derartig behandelte Wurzeln brachten am unteren (apikalen) Ende Sprosse hervor. Aber erst nach längerer Zeit. An dem oberen Ende kann man unter günstigen Umständen schon nach wenig Tagen Sprossbildung eintreten sehen, am unteren Ende treten sie erst nach einigen Wochen auf. Der Wundreiz, welcher die Callusbildung hervorrief, hatte hier also über die normale Disposition gesiegt. Besonders lehr-

reich ist der in Fig. 17 abgebildete Fall: hier war nahe am unteren Ende zufällig eine Wunde vorhanden. Hier trat Sprossbildung reichlich ein, die an der Schnittfläche angelegten Sprossrudimente blieben

1) Vergl. auch Tittmann's in der „Organographie“ erwähnte Versuche.

2) Der Versuch eignet sich sehr zur Demonstration der Arbeitsleistung beim Wachstum. Man erhält bei günstigen Wachstumsbedingungen in wenigen Tagen Sprosse, welche eine ziemlich dicke Gipskappe, namentlich wenn diese feucht gehalten wird, durchbrechen.

zurück, weil die anderen durch ihre Lage weiter nach oben begünstigt waren.

Nicht bei allen Wurzeln aber ist eine derartige „Disposition“ vorhanden. Als Beispiel dafür sei das Verhalten von *Ophioglossum* besprochen.

Die näher untersuchten Arten dieses Farnkrautes haben eine ausgiebige Vermehrung durch Wurzelsprosse. An manchen Wurzeln ent-

Fig. 17.



Fig. 18.

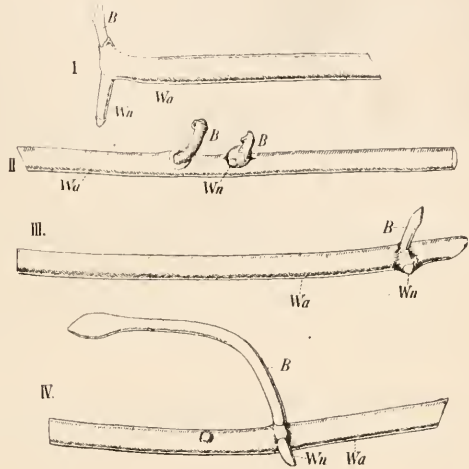


Fig. 17. *Leontodon Taraxacum*. Wurzel, deren apikales Ende durch eine Siegelackkappe an der Regeneration verhindert wurde. Zahlreiche Adventivsprosse sind nahe der Basis aufgetreten.

Fig. 18. *Ophioglossum pedunculatum*. Sprossbildung an abgeschnittenen Wurzeln. I An der Spitze (*Wa* alte, *Wn* scheinbar neue Wurzel, in Wirklichkeit Fortsetzung von *Wa*). II–IV Sprossbildung an Wurzeln, die keine Spitze besaßen. Das schief abgeschnittene Ende ist stets das basale. *B* erstes Blatt des Sprosses.

steht ganz nahe der Spitze eine Knospe, so dass man früher glaubte, es finde eine direkte Umwandlung der Wurzelspitze in einen Spross statt<sup>1)</sup>. Untersucht wurde *Oph. pedunculatum*. Schneidet man Wurzeln ab und legt sie in Wasser, so zeigt sich zunächst, dass bald an

1) Vergl. Rostowzew, Beitr. zur Kenntnis der Ophioglossen, Moskau 1892, Poirault, recherches sur les cryptogames vasculaires. Ann. d. scienc. nat. bot. 8. sér., t. 18, 1894.

allen denen, die eine Spitze haben, nahe derselben Sprossbildung auftritt (Fig. 18, I); mit anderen Worten: alle Wurzeln haben diese Fähigkeit, sie bleibt aber bei manchen zeitweilig oder dauernd latent<sup>1)</sup>. Dass die Sprosse gerade an den Spitzen der horizontal streichenden Wurzeln auftreten, hat übrigens für die Pflanze denselben Vorteil, wie die Bildung der Knospen an den Spitzen der obenerwähnten Farnblätter. Die neuen Pflanzen werden dadurch von den alten entfernt. Dass die Fähigkeit zur Knospenbildung bei den meisten Wurzeln von *Oph. vulgatum* latent bleibt, ist durch Korrelationsverhältnisse bedingt. Schneidet man nämlich den Spross ab, so erfolgt die Knospenbildung auch an den mit der Sprossachse noch in Verbindung stehenden Wurzeln reichlicher. An der abgeschnittenen Wurzel wirkt die Unterbrechung der Verbindung mit dem Spross, speziell der Leitbündel als Reiz. Es ist wohl möglich, dass bei der unverletzten Pflanze gerade die Wurzeln Knospen entfalten, bei denen die Wurzelspitze von der Sprossachse besonders weit entfernt ist<sup>2)</sup>, und dadurch von derselben weniger leicht beeinflusst werden kann. Es sei hier daran erinnert, dass bei *Bryophyllum* ein Austreiben der blattbürtigen Knospen durch Beseitigung sämtlicher Sprossvegetationspunkte herbeigeführt werden konnte.

Während also das Hervorrufen spitzenständiger Knospen leicht und verhältnismäßig rasch bei den Wurzeln gelingt, an denen diese sonst nicht oder doch erst später aufgetreten wären, traten Knospen an solchen abgetrennten Wurzeln, welche keinen Spitzenteil hatten, erst nach viel längerer Zeit, bei meinen Kulturen erst nach 4 Monaten auf. Eine Bevorzugung von „Spitze“ oder „Basis“ trat dabei nicht auf (Fig. 18, II—IV), die Knospen standen an verschiedenen Stellen (vgl. die Figuren III u. IV) doch meist annähernd in der Mitte der betreffenden Wurzel.

Man könnte diese Differenz gegenüber dem gewöhnlichen Verhalten darauf zurückführen, dass man sagt, es entstehen an der abgeschnittenen Wurzel zunächst keine Knospen, sondern Seitenwurzeln, an deren Spitze sehr früh (schon vor dem Durchbrechen durch die Hauptwurzel) eine Knospe sich bildet. Dies ist morphologisch wohl auch richtig, aber ändert an der Thatsache, dass hier die Verteilung der Neubil-

1) Die einzelnen Arten scheinen sich verschieden zu verhalten. Bei *Oph. pedunculatum* ist — wenigstens in der Kultur — die Sprossbildung eine viel reichlichere als bei *Oph. vulgatum*; bei letzterem erzeugen lange nicht alle Wurzeln Sprosse, bei *Oph. pedunculatum* schienen mir alle Wurzeln früher oder später zur Sprossbildung zu schreiten.

2) Bei *Oph. pedunculatum* schwankte die Länge, welche die Wurzeln erreichten, bis sie zur Sprossbildung schritten zwischen 6 und 14 cm. Da die an den wurzelbürtigen Sprossen stehenden Wurzeln nach einiger Zeit wieder zur Sprossbildung schreiten, kommen lange Verbände von Sprossen, welche durch die Wurzeln zusammenhängen, zu stande.

dungen eine andere ist, nichts, auch die Wurzeln müssten ja nach der gewöhnlichen Regel am apikalen Ende entstehen.

Sehen wir uns diesen Fall zunächst genauer an, so zeigt sich also bei *Ophioglossum*, dass bei mit Spitzen versehenen Wurzeln das Abschneiden als Reiz wirkt, der die Anlegung der Knospen resp. das Austreiben schon angelegter veranlasst, es wird nur die normale Disposition zur Knospenbildung durch die Unterbrechung der Verbindung mit dem Hauptspross in Thätigkeit versetzt. Bei spitzenlosen Wurzeln muss erst eine „Umordnung“ eintreten. Die Wurzeln bilden gewöhnlich Seitenwurzeln überhaupt nicht aus<sup>1)</sup>, eine besondere örtliche Disposition ist weder für Knospen- noch für Wurzelbildung vorhanden, auch keine ausgesprochene Verschiedenheit längs des Wurzelstückes etwa in der Weise, dass das basale an Reservestoffen erheblich reicher wäre als das apikale. Damit hängt es meiner Ansicht nach zusammen, dass auch bei der Regeneration der Ort, wo die Neubildungen auftreten, kein fest bestimmter ist. Für die Bevorzugung des mittleren Teiles weiß ich keinen Grund anzugeben, möglicherweise fand (bei den in Wasser liegenden) Wurzeln von den Schnittflächen aus eine ungünstige Beeinflussung statt, die gegen die Mitte hin natürlich am wenigsten sich geltend macht, wir werden Aehnliches auch für *Fegatella* unten anzuführen haben.

Für die gewöhnlichen Wurzeln tritt zunächst bei der Entstehung der neuen Wurzeln am abgeschnittenen apikalen Ende auch nur die schon vorher vorhandene normale Disposition neue Wurzeln nach der Spitze hin zu bilden hervor. Was die Knospen anlangt, so wissen wir, daß eine Anzahl Wurzeln Knospen auch im unverletzten Zustand bildet; ähnlich wie dies bei den oben beschriebenen Blättern der Fall ist, wie bei diesen alle Abstufungen bis herunter zu einer nur infolge eines Reizes aktivierten Disposition vorhanden sind, so auch bei den Wurzeln. Die Hypothese, daß das Material, welches zur Knospenbildung verwendet wird ein anderes ist als das zur Wurzelbildung geeignete, scheint mir eine durchaus berechnigte, weil sie übereinstimmt mit Anschauungen, die sich auch sonst aufdrängen, namentlich wurde ja überall auf die Bedeutung der Leitungsbahnen bei der Regeneration hingewiesen. Wir sehen bei dem oben angeführten Versuch, daß die Knospenbildung umgeordnet werden kann und sehen darin einen Grund zu der Annahme, daß in der Wurzel der betreffenden Pflanzen Material zur Knospenbildung vorhanden ist, das normal nach aufwärts sich bewegt (nach dem Sprosse hin) und infolgedessen auch bei abgeschnittenen Wurzeln am basalen Ende zunächst Knospenbildung hervorruft.

1) Als Seltenheit ist bei *Oph. vulgatum* eine Gabelung der Wurzeln beobachtet worden.

2. Spross. Das gewöhnliche Verhalten bei der Regeneration abgesehnener Sprossstücke kann hier als bekannt vorausgesetzt werden. Betont sei nur folgendes.

Wie schon aus älteren Versuchen, so namentlich denen Hansteins hervorgeht, spielt die Unterbrechung der Leitungsbahnen bei der Anordnung der neugebildeten Teile eine wichtige Rolle. Wenn man an einem Steckling (der sich unter allseitig gleichen äusseren Verhältnissen befindet) ein ringförmiges Stück der Rinde entfernt, so tritt oberhalb der Ringwunde Auswachsen von Wurzeln unterhalb derselben das von Sprossknospen ein (so z. B. an Weidenstecklingen), aber nur wenn keine marktständigen Siebröhren vorhanden sind. Ist dies, wie bei den Solaneen, der Fall, so tritt durch die Unterbrechung der Rinde eine Polarität in der Wurzelansbildung nicht hervor, es treten oberhalb der Ringwunde entweder keine Wurzeln auf, oder sie sind doch nicht auf diese Stelle beschränkt<sup>1)</sup>. Es ist also auch hier besonders deutlich, daß die Unterbrechung der Leitungsbahnen (speziell der Siebröhren) das Austreiben der Wurzeln und Sprosse einerseits, andererseits die räumliche Verteilung derselben bei der Regeneration bestimmt. Dazu kommen noch die Thatsachen, die sich bei einigen Sprossen abweichenden Verhaltens ergeben haben.

Zunächst hat Wakker<sup>2)</sup> gefunden, daß Sprossstücke von *Begonia discolor* am basalen, nicht am apikalen Ende Adventivsprosse erzeugen. Nun ist dies eine der Arten, die eine Ruheperiode besitzen, welche hier übrigens weniger streng ausgesprochen ist als bei anderen Knollenbegonien, bei denen nur eine Sprossknolle vorhanden ist, die als Reservestoffbehälter dient. Diese Knolle bildet sich neben einer Anzahl kleiner axillärer Knöllehen, an der Sprossbasis. Nach ihr muss der Strom der Assimilate gerichtet sein, nach der Sachs'schen Auffassung auch der der sprossbildenden Substanzen. Demgemäß ist es nicht überraschend, dass vegetationspunktlose Sprossstücke bei der Regeneration sich hier anders verhalten, als die gewöhnlichen Sprosse, würde ein Kartoffelstammstück im stande sein, Adventivsprosse zu bilden, so würde man wohl dieselben Resultate erhalten.

Ganz damit übereinstimmend verhalten sich einige von Lindemuth untersuchten Pflanzen<sup>3)</sup>. Manche monokotyle Pflanzen setzen nie oder doch nur sehr selten Samen an. Man kann aber den Samenansatz bei *Lilium candidum* z. B. dadurch hervorrufen, dass man abgesechnittene Blütenstände (mit befruchteten Blüten) in Wasser stellt. Das Unterbleiben des Samenansatzes tritt hier also offenbar deshalb ein, weil die Baustoffe, welche zur Samenausbildung Verwendung

1) Vergl. Hanstein in Jahrb. für wissensch. Botanik, II, p. 440.

2) Dessen Arbeit mir zur Zeit der Abfassung der „Organographie“ noch unbekannt war.

3) Vergl. Organographie, p. 35.



finden könnten, nach den unterirdischen Reservestoffbehältern, den Zwiebeln hinwandern <sup>1)</sup>). Hier ist also ein nach abwärts gerichteter Strom von Baustoffen vorhanden. Ist eine derartige Sprossachse, wenn sie abgeschnitten wird, zu Neubildungen befähigt, so wird man diese auf Grund der eben vertretenen Anschauungen als an der Basis auftretend erwarten. So ist es auch z. B. bei *Lachenalia luteola*. *Hyacinthus orientalis* dagegen bildet an abgeschnittenen Blütenschäften an der Spitze Knospen. Hier findet normaler Samenanatz und demgemäß Wanderung von Baustoffen nach oben statt.

Auch für die Sprosse kommen wir also, ebenso wie für die Wurzel zu dem Resultate, dass nicht das unbegrenzte Wachstum, sondern die Richtung, in welcher die Baustoffe, die zur Sprossbildung dienen, wandern, für die Anordnung bei der Regeneration (neben dem Wundreiz) von Bedeutung ist.

3. Organe begrenzten Wachstums. Dass an regenerationsfähigen abgeschnittenen Blättern die Neubildung von Wurzeln und Sprossen meist an der Basis erfolgt, ist oben mehrfach erwähnt worden. An den Blättern mancher Sukkulente (z. B. denen von *Gasteria*) entwickelt sich an der Basis ein Wurzelsystem von erstaunlicher Mächtigkeit, welches den neu entstandenen Sprossen Wasser und darin gelöste Nährstoffe zuführt, bis sie durch eigene Wurzelbildung selbständig werden. Im Blatte kam es, soweit es keine Vegetationspunkte besitzt, nur eine Strömungsrichtung für die Baustoffe, die nach der Basis, d. h. nach der Sprossachse zu, geben. Damit steht unserer Ansicht nach der Mangel einer Polarität hier im Zusammenhang, und ebenso die Thatsache, dass die basale Anordnung der Neubildungen an Organen begrenzten Wachstums keineswegs eine allgemeine ist. Dies müssten wir aber erwarten, wenn sie mit dem begrenzten Wachstum kausal verknüpft wäre. Lehrreich ist dafür das Verhalten der Blätter einiger Lebermoose, welches von Schostakowitsch <sup>2)</sup> und dem Verfasser früher untersucht wurde. Die Blätter der Lebermoose bestehen nur aus einer einzigen Zellschicht, und besitzen nur eine sehr kleine Oberfläche. Der „Strom“ von Baustoffen, der sich von hier aus in den Stamm bewegt, wird also ein unbedeutender sein. Wenn wir ein Blatt abschneiden, wird er wenig in Betracht kommen gegenüber der weitergehenden Assimilationsthätigkeit der einzelnen Zellen. Die Neubildungen werden also — wenn nicht etwa bestimmte Stellen des

1) Morgan bezweifelt dies (a. a. O. p. 89). Es ist aber ein sehr altes und leicht zu wiederholendes Experiment, das oben angeführt wurde und wohl allgemein so aufgefasst wird. Natürlich handelt es sich nicht allein um „Stärke“, wie Morgan meint.

2) Schostakowitsch, Ueber Reproduktions- und Regenerationserscheinungen bei Lebermoosen, Flora, 79. Bd. (Ergänzungsband z. Jahrgang 1894, p. 350—384.

Blattes besonders zu solchen disponiert sind<sup>1)</sup> — nicht basal angeordnet sein. So ist es auch bei einer Anzahl untersuchter Arten. Als Erläuterung diene Fig. 19. Sie stellt ein Stammstück einer in Südamerika gesammelten nicht näher bestimmten *Plagiochila* dar, welche neue Pflänzchen auf den Blättern schon im unverletzten Zustand bildet<sup>2)</sup>, ganz ähnlich, nur reichlicher verläuft die Neubildung auch bei unserer einheimischen *Pl. asplenoides* an abgetrennten Blättern. Die Neubildungen sind kleine Zellkörper (Fig. II), aus einer der Zellen entwickelt sich die Scheitelzelle einer neuen *Plagiochilapflanze*. Eine bestimmte Anordnung für die Neubildungen ist nicht vorhanden, an

Fig. 19.



*Plagiochila* sp. I Stück einer Pflanze mit zwei Blättern, auf denen neue Pflänzchen (durch Kreise angedeutet) auftreten. II Stück der Blattoberfläche mit drei- bis vierzelliger Anlagen stärker vergrößert. III Ein Zellkörper, an dem ein junges Pflänzchen entstanden ist.

dem abgebildeten Stück stehen sie mehr nach dem Ende des Blattes zu, das ist aber bei anderen Blättern anders. Besonders lehrreich

1) Bei *Radula* z. B. ist es der Blattrand. Die „Brutknospen“, die hier entstehen, sind nichts anderes als Keimscheiben (wie sie auch aus der keimenden Spore entstehen), an denen später neue *Radulapflänzchen* auftreten. Schneidet man ein nicht mit Brutknospen versehenes Blatt ab, so ist zu erwarten, dass Neubildungen am Rande auftreten. Der Versuch scheint diese Annahme zu bestätigen, leider gingen meine Kulturen durch ein Versehen bald zu Grunde, so dass ich nicht mit Sicherheit die Richtigkeit meiner Annahme behaupten kann.

2) Man kann bei manchen Lebermoosen in günstiger Jahreszeit die Regeneration auf Blättern schon durch Entfernung des Sprossvegetationspunktes hervorrufen, so bei *Frullania* im Winter, wo reichlich Baustoffe vorhanden sind (Schostakowitsch a. a. O.). Es ist also, ähnlich wie bei *Bryophyllum*, sehr wohl möglich, dass auch eine Hemmung der Sprossachse die Regenerationserscheinungen an unverletzten Blättern auslöst.

erscheint mir das Verhalten thalloser Lebermoose. Der Vegetationskörper ist bei ihnen bekanntlich bandförmig, auf der Unterseite mit einer von den Seitenteilen mehr oder minder scharf abgesetzten Mittelrippe versehen. Untersucht wurde *Fegatella conica*, und zwar Exemplare, die sich in der Winterruhe befanden. Schneidet man die Spitze eines Thallus ab, so zeigen sich, wie zu erwarten war<sup>1)</sup>, neue Thallusanlagen nahe der abgeschnittenen Spitze. Werden Seitenteile des Thallus durch einen Längsschnitt entfernt, so ist das Resultat ein verschiedenes, je nachdem diese Seitenteile noch ein Stück der Mittelrippe besitzen oder nicht. Ist ersteres der Fall, wie in Fig. 20, I, so

Fig. 20.



*Fegatella conica*. Regeneration an der Länge nach abgetrennten Thallusstücken. Der unverletzte Rand ist stets nach links gekehrt, das basale Ende schief, das apikale Ende quer abgeschnitten. I—III Flächenansichten von unten, IV Querschnitt von I (*M* Mittelrippe), V Querschnitt von II.

erfolgt die Regeneration an der Spitze, hier war von der Mittelrippe am meisten vorhanden. Spaltet man die Sprosse längs der Mittelrippe, so treten öfters auch längs der Wundfläche Adventivsprosse auf, was wir ähnlich wie bei den Scorzonerawurzeln (vgl. p. 492) dem Wundreiz zuschreiben dürfen. Doch tritt auch dann, ebenso wie bei *Scorzonera* die Bevorzugung des Apikalendes meist deutlich hervor. Dünne Seitenteile ohne Mittelrippe zeigten dagegen einen konstanten Gegensatz von Spitze und Basis nicht, obwohl reichlich Regeneration eintrat. Die Adventivknospen standen stets auf der Unterseite. Der Thallus ist streng dorsiventral gebaut. Die Zellen der unteren Thallus-

1) Vergl. Vöchting, Die Regeneration der Marchantien. Jahrb. für wissenschaftl. Botanik, Bd. XVI. 1885.

schichten sind zu dieser Zeit dicht mit Reservestoffen, namentlich Stärkekörnern angefüllt, die sich auch in dem (nach oben liegenden) Assimilationsgewebe aber in geringerer Menge finden. Ich hatte erwartet, dass die Neubildungen gegen den Rand der Stücke zu auftreten würden, welcher ursprünglich der Mittelrippe zugekehrt war. Denn die Randteile des Thallus sind diejenigen, die hauptsächlich assimilieren. Die Assimilate werden von ihnen aus nach der Mittelrippe geleitet und von dieser nach der Stelle des Verbrauches, speziell nach dem Vegetationspunkte hin. Das Resultat entsprach insofern nicht ganz der Erwartung, als die Adventivsprosse etwa in der Mitte zwischen Rand und seitlicher Wundfläche auftraten (Fig. 20, II), ein Verhalten, das an das vor *Ophioglossum* Wurzeln früher angeführte erinnert, und vielleicht<sup>1)</sup> gleichfalls darauf zurückzuführen ist, dass von der Wundfläche aus eine Schädigung ausgeht, welche für die Entstehung von Neubildungen nicht günstig ist, thatsächlich waren die Zellen an der Wundfläche auch meist gebräunt und abgestorben. Wie dem nun auch sei, das Resultat entspricht doch der Hauptsache nach den Voraussetzungen: wir sehen, dass die Seitenteile nicht in der Längsrichtung der *Thallus* polarisiert sind<sup>2)</sup>, wohl aber die Mittelrippe, diese entspricht gewissermaßen der Sprossachse, die Randteile den Blättern. Die Pflanzen wurden in der Winterruhe benützt, weil hier die Stoffbewegung im Stillstand ist, sie wurde erst nach der Abtrennung der Stärke durch die Kultur bei höherer Temperatur angeregt. Es ist ja klar, dass da die Mittelrippe und Randteile bei diesen Pflanzen nicht scharf getrennt sind, auch die Bewegung der Baustoffe nicht in beiden Teilen so verschieden sein wird, wie oben zunächst angenommen wurde, deshalb wurden Sprosse gewählt, in denen eine Bewegung der Baustoffe nach vorne noch nicht eingetreten war, wie sich die Pflanze im Frühjahr verhält, wurde nicht untersucht. Wenn man sich denkt, dass an einem Thallus der Scheitel und der hintere Teil abgeschnitten würde und man den Scheitelteil hinten aufpfropfen könnte, so würde nach einiger Zeit

1) Es wäre natürlich auch möglich, dass die Zellen in der mittleren Region besonders leicht auswachsen können. — Nach den Erfahrungen mit anderen Marchantien ist anzunehmen, dass auch das Assimilationsgewebe regenerationsfähig ist, diese Eigenschaft aber nicht entfaltet, solange es mit dem mehr zur Regeneration disponierten Speichergewebe der Thallusunterseite in Verbindung ist.

2) Für *Lunularia* gelangte Vöchting zu einem anderen Resultat, es muss hier dahingestellt bleiben, ob die Verschiedenheit der weniger ausgeprägten Verschiedenheit von Mittelrippe und Seitenteilen oder anderen Verhältnissen zuzuschreiben ist. Für *Corsinia* (eine andere in den Verwandtschaftskreis der Marchantien gehörige Lebermoosform) fand Schostakowitsch, dass wenn man das Assimilationsgewebe durch einen der Thallusoberfläche parallelen Schnitt abtrennt, aus ihm eine Menge von Adventivsprossen ohne erkennbare Verschiedenheit von Apikal- und Basalende entstehen (a. a. O. p. 328).

unserer Ansicht nach die Polarität der Mittelrippe bei der Regeneration umgekehrt werden, indes bietet der Versuch aus verschiedenen Gründen (auch wenn man das Regenerationsbestreben der Thallus unterdrücken würde) wohl wenig Aussicht auf Gelingen. Die angeführte Vermutung sollte auch nur weiter verdeutlichen, wie die Anordnung bei der Regeneration von der in der unverletzten Pflanze nach den Vegetationspunkten hin stattfindenden Stoffbewegung abhängt, und wie die Vegetationspunkte als Anziehungscentren für die Stoffbewegung dienen. Darauf, dass die Anziehung nur auf eine begrenzte Entfernung wirksam ist, wurde a. a. O. p. 41 zurückgeführt, dass an älteren Sprossstücken von *Marchantia* und anderen Pflanzen die Polarität weniger ausgeprägt ist, und dass bei älteren Farnprothallien an der Basis auch ohne Verletzung Adventivsprossungen auftreten, die wir auch bei jungen Prothallien leicht erzielen können, wenn wir den Vegetationspunkt zerstören. Es braucht kaum bemerkt zu werden, dass auch die für die Blattregeneration bei Cyelamen und *Streptocarpus* oben angeführten Thatsachen für uns derselben Deutung unterliegen.

#### § 4.

Dass die bei der Regeneration entstehenden Neubildungen abhängig sind von dem Entwicklungszustand der Pflanze, welche die Regeneration ausführt, tritt nicht überall deutlich hervor. Doch haben wir oben darauf hingewiesen, dass ein in Knollenbildung begriffenes *Aconitum* nach Entfernung der Knolle eine neue Knolle (nicht etwa einen vegetativen Seitenzweig) an der dazu prädisponierten Basis der Pflanzen erzeugt, eine einjährige Pflanze, deren Blüten entfernt werden, neue Blüten. An abgetrennten Pflanzenteilen kennen wir dafür bis jetzt nur wenige Beispiele. Wakker fand, dass an den Blättern von *Begonia discolor*, wenn man sie im Herbst zur Regeneration veranlasst, nicht Laubsprosse, (wie dies im Frühjahr und Sommer geschieht), sondern Knöllchen entstehen, die Pflanze ist zu dieser Zeit in das Stadium der Knollenbildung eingetreten, es entstehen außer der basalen Knolle auch Knöllchen in den Blattachsen. Ganz analog ist die von Sachs gemachte Erfahrung, dass bei *Begonia Rex* die Adventivsprosse von Blättern, die blühreifen Pflanzen entnommen waren, viel früher zur Blütenbildung schreiten, als die der Blätter nicht blühreifer Pflanzen. Von Achimenes habe ich Analoges a. a. O. erwähnt und abgebildet<sup>1)</sup>. Sachs hat seine Erfahrung mit als Stütze für seine Annahme blütenbildender Stoffe verwertet. Ich habe a. a. O. bemerkt, dass dazu kein

1) Die Fig. 19 (a. a. O.) ist bei Morgan nicht sehr gelungen reproduziert. Zu seinen anderen, der botanischen Litteratur entnommenen Abbildungen sei noch bemerkt, dass die Fig. 9, D—F nicht „*Lunularia communis*“ darstellt, sondern *Marchantia polymorpha*. Die „fruiting heads“ von *Lunularia* sehen ganz anders aus.

zwingender Grund vorliege, weil auch angenommen werden könne, dass die Blätter blühreifer Pflanzen ärmer an Baumaterial sein werden, und die an ihnen entstehenden Adventivsprosse infolgedessen von vornherein geschwächt und dadurch zur Blütenbildung geneigt sein könnte. Es ist ja eine bekannte Erfahrung, dass Hemmung des vegetativen Wachstums die Blütenbildung vielfach begünstigt. Auf den von Wakker beschriebenen Fall lässt sich aber eine derartige Erwägung nicht anwenden. Hier scheint mir die Annahme die nächstliegende, dass die Knollenbildung bedingt wird durch eine in den Blättern entstehende Verbindung, die man mit Beijerinck als ein Wuchsenzym bezeichnen könnte. Dieses „Wuchsenzym“ veranlasst die Sprosse sich als Knöllchen auszubilden und da es sich gegen den Herbst hin besonders stark ausbildet, muss auch bei der Regeneration die genannte Erscheinung auftreten. Ehe es gelingt, ein solches „Wuchsenzym“ zu isolieren und mittelst desselben Sprosse zur Umbildung zu Knöllchen zu bringen, ist die Annahme natürlich ein bloßer Vergleich des Vorganges mit anderen, z. B. den bei der Gallenbildung eintretenden, aber es scheint mir durchaus nicht unwahrscheinlich, dass wir solche Wuchsenzyme wirklich werden gewinnen können.

Bei den verwickelten Verhältnissen, die bei der Organbildung in Betracht kommen, ist nicht zu erwarten, dass Beziehungen, wie sie für *Begonia* und *Achimenes* erwähnt würden, überall nachzuweisen sein werden. Es mag gestattet sein, ein eigentümliches Beispiel hier noch anzuführen.

Im Oktober 1897 schnitt ich Blütenstände von *Naegelia* (*Tydaea*) *hybrida* und *Klugia Notoniana* ab und behandelte sie als Stecklinge. Obwohl sie keine Laubblätter besaßen, bewurzelten sie sich unter Callusbildung. Die noch unentfalteten Blütenknospen der *Naegelia* streckten meist ihre Stiele und entfalteten ihre Blüten, als ob die Inflorescenz noch an der Pflanze befestigt wäre, auch bei *Klugia* geschah dies bei einzelnen. Die Inflorescenzstecklinge dieser Pflanze gingen aber später zu Grunde, während die von *Naegelia* nach 7 Monaten Folgendes zeigten. An einer Anzahl der Stecklinge befanden sich in der Erde weiße, tannenzapfenähnliche Zwiebel-Knöllchen, wie sie bei manchen Gesneriaceen normal als überwinternde Reservestoffbehälter auftreten, sie schienen aus dem Callus der Stecklinge hervorgegangen zu sein. Bei zweien der Stecklinge dagegen hatte sich die Spitze der Inflorescenz zu einem Knöllchen umgebildet, die Schuppenblätter, in denen die Reservestoffe abgelagert sind, waren hier grün und dicht mit Drüsenhaaren bedeckt. Diese zwei Pflanzen hatten an ihrer Basis keine Knöllchen. Die Zahl der Stecklinge war eine zu kleine, als dass man aus ihrem Verhalten weitgehende Schlüsse ziehen könnte. Immerhin scheint mir aus dem Mitgeteilten folgendes hervorzugehen:

1. Auch die Inflorescenzen nehmen an der Disposition der ganzen

Pflanze in bestimmten Entwicklungsstadien Knöllchen zu bilden teil. Das Material dazu gewinnen sie wohl zum Teile wenigstens durch eigene Assimilation ihrer chlorophyllhaltigen Teile.

2. Darauf ist zurückzuführen, dass bei der an den Inflorescenzen auftretenden „Regeneration“ nicht Laubsprosse, sondern Knöllchen auftreten. Der normale Ort für diese ist die Basis der Stecklinge, wird hier aus irgend einem Grunde die Knöllchenbildung verhindert<sup>1)</sup>, so kann sie bei dem Mangel entwicklungsfähiger axillärer Vegetationspunkte an der Inflorescenzspitze auftreten, die letztere Thatsache zeigt uns zugleich, dass die Begrenztheit des Wachstums der Inflorescenzachse, welche „normal“ stets vorhanden ist, keine in der inneren Beschaffenheit derselben von vornherein gegebenes, sondern eine durch die Verbindung mit der übrigen Pflanze veranlasste („inducierte“) ist.

Es ist am Schlusse dieser Abhandlung nicht notwendig, die Resultate noch einmal kurz zusammenzufassen, denn dies ist schon in der Einleitung geschehen, und eine „Theorie“ oder „Erklärung“ der Regenerationserscheinungen ist, wie mehrfach hervorgehoben, nicht beabsichtigt. Auf die Bedeutung der Korrelationen wurde dabei besonders hingewiesen. Wenn Morgan (a. a. O. p. 272) die Korrelationen besser verständlich zu machen sucht, wenn er annimmt, sie seien verbunden „with some condition of tension in the living part“, so wird darin wohl kaum jemand einen Fortschritt erblicken. Es scheint deshalb nicht erforderlich, darauf näher einzugehen.

#### Nachtrag.

Es wurde oben (p. 433) erwähnt, dass die Blätter der Farne ein günstiges Objekt für Regenerationsversuche darbieten, weil ihre Spitze lange Zeit embryonal bleibt, dass aber die vom Verf. an *Blechnum brasiliense* und *Polypodium subauriculatum* ausgeführten Versuche nicht gelungen seien. Es kommt bei derartigen Versuchen nicht nur auf die Regenerationsfähigkeit allein an, sondern auch darauf, dass das Blatt im stande ist, eine so tiefgreifende Verwundung wie die Halbierung seiner Spitze eine ist, zu ertragen. Ein sehr günstiges Objekt fand sich in *Polypodium Heracleum*. Dieser epiphytisch wachsende Farn besitzt mächtige, derbe, einfach fiederteilige Blätter. An zwei jungen Blättern wurde die eingerollte Spitze möglichst median gespalten, beide zeigten Regeneration, wengleich in verschiedenem Grade. Das eine der Blätter ist — stark verkleinert — in Fig. 21 abgebildet. Das Blatt hat sich infolge der Längsspaltung an der Spitze gegabelt. Jede

1) Bei Achimenes, einer anderen Gesneriacee, kommt es im Sommer nicht selten vor, dass an nicht blühenden Pflanzen oberirdische Knöllchen auftreten. Die Bedingungen dafür sind näher zu untersuchen. Uebrigens giebt es auch Achimenesarten, die in der Nähe der Blüten normal Knöllchen bilden.

der beiden Hälften hat auf der der Spaltungsfläche zugekehrten Seite drei neue Fiedern entwickelt, welche an Größe gegenüber den auf der Außenseite stehenden nicht zurückbleiben. An dem unteren Teil dieser Gabelteile ist die Blattspreite nur unvollständig entwickelt, die hier

Fig. 21.



*Polypodium Heraclium*. Blatt (auf  $\frac{1}{10}$  verkleinert), dessen Spitze vor einiger Zeit gespalten wurde. Beide Spaltstücke haben sich zu vollständigen Blattenden ergänzt, also rechts und links Fiederblättchen hervorgebracht.

stehenden Blattfiedern sind verkrüppelt. (Auf der Unterseite setzt sich die schmale Spreite beiderseits auf den gemeinschaftlichen Teil der Mittelrippe fort. Es ist wohl anzunehmen, dass die getrennten Stücke auf der Blattoberseite eine Strecke weit an ihrer Basis wieder ver-



wachsen.) Es spricht sich darin einerseits die schädliche Wirkung der Verwundung aus, welche später überwunden wird, andererseits waren die hier liegenden Teile bei der Verwundung auch älter als die weiter nach der Spitze zu liegenden, und deshalb weniger regenerationsfähig. Bei dem zweiten operierten Blatte waren die beiden Teilhälften ungleich ausgebildet: die eine hatte auf der Verletzungsseite außer einer verkrüppelten zwei normale neue Fiedern gebildet; die andere mehr seitlich stehende hier nur (nach einiger Zeit) eine Spreite entwickelt, aber keine Fiedern hervorgebracht. Vielleicht hat man es durch die Richtung, in welcher die Längsspaltung erfolgt, in der Hand, gleiche oder ungleich starke Teilhälften zu erzielen, sie werden gleich stark sein, wenn sie vom embryonalen Gewebe der Blattspitze gleich große Teile mitbekommen und beide die Verwundung gleich gut überstehen, bei ungleicher Teilung wird die kleinere Hälfte weniger ausgiebige Regeneration zeigen als die größere. Offenbar schließt sich das Verhalten dieser Blätter bei der Regeneration ganz dem für längsgeteilte Farnprothallien oben erwähnten an, ihr Verhalten ist aber ein besonders lehrreiches, weshalb hier noch kurz darauf eingegangen wurde, auch wird es für spätere Untersuchungen nicht unerwünscht sein, dass in *Pol. Heracleum* ein besonders günstiges Objekt nachgewiesen ist. Gabelung von Blättern tritt bei Farnen übrigens als „Mutation“ der gewöhnlichen Blattform sehr häufig ein, es handelt sich dabei aber nicht um traumatische Beeinflussung.

## Die Mutationstheorie.

### II. Teil.

Von Dr. J. W. Moll.

In einem früheren Aufsatz<sup>1)</sup> habe ich die Grundlagen der Mutationstheorie behandelt. Ich versuchte zu zeigen, dass die erblichen Abweichungen, welche zur Entstehung neuer Arten führen können, diejenigen sind, welche de Vries unter dem Namen von Mutationen zusammengefasst hat. Er rechnet dazu die sogenannten stoßweisen Abweichungen oder Sprungvariationen, welchen die meisten teratologischen Abweichungen sich anreihen, und ferner zumal die von ihm bei *Oenothera Lamarckiana* beobachteten Abweichungen, welche zu der Bildung einer Reihe neuer Formen führten. Ein Hauptergebnis dieser Betrachtungen war ferner, dass die sogenannte kontinuierliche oder fluktuierende Variabilität nicht zur Bildung neuer Artmerkmale führt. Bei statistischer Untersuchung zeigt sich diese Variabilität, welche allen Individuen gemeinsam ist, nur als Schwankung um einen Mittelwert, und zwar nach dem Gesetze der Wahrscheinlichkeitsrechnung.

1) diese Zeitschr., Bd. XXI, 1901, S. 257.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://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. 481-505](#)