Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

STUDIEN ÜBER DIE REGENERATION DES SPROSSVEGETATIONSPUNKTES

VON

K. LINSBAUER

AUS DEM PFLANZENPHYSIOLOGISCHEN INSTITUTE DER UNIVERSITÄT GRAZ

MIT 6 TAFELN UND 2 TEXTFIGUREN

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 21. OKTOBER 1915

Inhaltsübersicht.

	Seite	
Einleitung	2	[108]
Material und Methode	4	[110]
Experimenteller Teil	6	[112]
I. Versuche mit *Phaseolus coccineus* L.	6	[112]
1. Adventiv- und Achselknospen	6	[112]
2. Über die Entwicklungsbedingungen von Primär- und Folgeblättern	7	[113]
3. Die Regeneration des Stammscheitels	10	[116]
A. Einfluß von Stichwunden	10	[116]
B. Verletzung durch Einschnitt	11	[117]
C. Verletzung durch Queramputation	12	[118]
II. Versuche mit *Polygonatum officinale* All.	14	[120]
A. Verletzung durch Einschnitt	15	[121]
B. Verletzung durch Queramputation	15	[121]
III. Versuche mit *Helianthus annuus* L.	16	[122]
1. Regeneration des Stammscheitels von Keimpflanzen	16	[122]
A. Verletzung durch Einstich	16	[122]
B. Regeneration nach Halbierung des Vegetationskegels	17	[123]
2. Regeneration der Infloreszenzanlage	18	[124]
IV. Über die Differenzierung des »Ersatzvegetationspunktes«	24	[130]
V. Zusammenfassung der Ergebnisse über Regeneration des Stammscheitels	26	[132]
Theoretisches	27	[133]
Zusammenfassung	30	[136]
Literatur	31	[137]
Figurenerklärung	32	[138]

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Einleitung.

Während wir über die Restitutionsvorgänge am Vegetationskegel der Phanerogamen-Wurzel durch eine ansehnliche Reihe sorgfältiger Untersuchungen befriedigend unterrichtet sind — ich nenne hier nur die Arbeiten von Lopriore, Simon, Němec — sind unsere Kenntnisse des regenerativen Verhaltens der Sproßvegetationsspitze mehr als dürftig. Der Grund mag zum guten Teil darin zu suchen sein, daß der Stammscheitel der Operation und Untersuchung wesentlich schwieriger zugänglich ist als die Wurzel. Immerhin hat sich auf Grund der spärlich vorliegenden Untersuchungsergebnisse und wohl insbesondere in Analogie mit dem Verhalten des Wurzelmeristems die Ansicht herausgebildet, daß auch der Sproßscheitel, wenigstens in gewissen Fällen, zu einer echten Regeneration, zu einer Restitution im Sinne Küsters (p. 8) befähigt ist. So äußert sich zum Beispiel Pfeffer (p. 207) unter Hinweis auf die Beobachtungen von Lopriore (II) über das Auftreten von Doppelbildungen beim Spalten von Sproßspitzen: »Diese werden also wahrscheinlich auch den Scheitelpunkt regenerieren können, wenn derselbe durch einen Querschnitt entfernt wird. Tatsächlich hat Beijerinck bei *Salix amygdalina* die Regeneration einer weggeschnittenen Knospe beobachtet.«[1] Bei Jost (III. Aufl., p. 442) heißt es: »Endlich findet auch am längsgespaltenen Sproßvegetationspunkt einiger höherer Pflanzen eine Wiederbildung fehlender Hälften statt (Peters, Kny), während die Reparation des quer abgetrennten Stengelvegetationspunktes bis jetzt nur bei der Pappel festgestellt ist (Reuber).« In der zweiten Auflage von Jost's »Vorlesungen« wird überdies ausdrücklich festgestellt, daß das Vermögen zur Restitution keineswegs eine allgemeine Eigenschaft der embryonalen Gewebe darstellt, daß sie vielmehr »den meisten Farnwurzeln und Sproßvegetationspunkten gänzlich fehlt« (l. c., p. 397). Die Ähnlichkeit im regenerativen Verhalten des Sproß- und Wurzelvegetationspunktes wird auch von Vöchting (p. 67) hervorgehoben. Winkler beruft sich gleichfalls auf Peters und Reuber, vermutet aber, daß sich den wenigen bisher bekannten Fällen zahlreiche andere werden anschließen lassen (p. 660).

Untersuchen wir, inwieweit die den geäußerten Anschauungen zugrunde liegenden Beobachtungen der Kritik standhalten, wobei sich eine gesonderte Besprechung der Quer- und Längsregeneration empfiehlt.

Eine Querregeneration des Sproßvegetationspunktes ist bisher überhaupt nur in zwei Fällen angegeben worden, von denen der eine eine mehr gelegentliche Beobachtung von Beijerinck an *Salix amygdalina* betrifft. Aber schon Goebel (II, p. 432) hält diesen Fall mit Recht für nicht hinreichend geklärt und auch Reuber (p. 336) betont neuerdings, daß es hier an einem stichhältigen Beweise fehlt. Beijerinck beschränkt sich auf die bloße Mitteilung, daß an Stelle einer abgeschnittenen Wurzelknospe eine neue Knospe entstanden wäre. Da genauere Angaben über die Art der Amputation fehlen und eine mikroskopische Untersuchung des angeblichen Regenerats nicht durchgeführt wurde, können wir diesen Fall als nicht beweisend von vorneherein ausschalten. Wenn aber Reuber glaubt, bei dem von ihm studierten Falle von *Populus nigra* eine echte Regeneration des Sproßvegetationspunktes zum ersten Male wirklich sichergestellt zu haben, so kann ich seiner Meinung durchaus nicht beipflichten. Bei Durchführung der Operation ist der genannte Autor allerdings viel vorsichtiger als seine Vorgänger zu Werke gegangen, indem er Schnitte durch die Knospe solange abtrug, bis der Vegetationspunkt mikroskopisch

[1] Natürlich ist hier von Regeneration im engeren Sinne die Rede.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

in einem Querschnitte nachgewiesen werden konnte. Die Untersuchung des Regenerates kann aber nicht den gleichen Anspruch auf Zuverlässigkeit erheben. Verfasser findet zwei Typen von Wachstums- und Bildungsprozessen: In dem einen Fall entwickeln sich die stehengebliebenen Stümpfe des Vegetationskegels bis zum Versuchsende (nach 24 Tagen) zu abgerundeten Zapfen, die im Wesentlichen — von einzelnen Wucherungen abgesehen — keine Neubildung zeigten; beim zweiten Typus verlängerte und verdickte sich der stehengebliebene Stumpf und trug ausgetriebene Sprosse in den Achseln der amputierten Blätter. »Die Lagerung der Gewebe bleibt so wie sie war und die angeschnittenen Gewebe können nach wie vor ganz oder doch fast ganz an die Schnittfläche reichen. Bei einer Reihe dagegen sind Zellteilungs- und Zelldifferenzierungsvorgänge vorgegangen, die zu einer direkten oder echten Regeneration des Vegetationspunktes führen oder vorbereitende Stadien einer solchen verwirklichten« (p. 333). Eine direkte Regeneration des Vegetationspunktes tritt nur »bei geringer Entnahme« auf, »etwa bei einer Entnahme bis zu einem Querschnitt, in dem die Sonderung in die drei Schichten (nämlich: Protoderm, Prokambium und Grundmeristem) zu erkennen ist«. Tritt keine Regeneration ein oder liegt die Schnittfläche weiter basalwärts, so tritt eine lokal beschränkte Sproßvegetationspunktbildung auf, die mit Entfernung vom Scheitel reichlicher wird. Hier wird die Bildung von Sprossen durch den Kallus vermittelt, während sich das Regenerat aus dem Vegetationspunkt direkt »aus den meristematischen Zellen beziehungsweise einer nur äußerst geringen Gewebswucherung bildet« (p. 335).

Wie die Regenerate sich aus dem stehengebliebenen Stummel herausdifferenzieren, wird aus der Darstellung Reuber's nicht klar; ich kann aber auch nicht zur Überzeugung gelangen, daß überhaupt eine echte Regeneration stattgefunden hat. Verfasser beobachtete unter seinen ganzen Versuchen einen einzigen Fall, in welchem ein vollständiger Vegetationspunkt mit Blattanlagen als Regenerat auftrat; in diesem Falle war von der stattgehabten Verletzung keine Spur mehr zu sehen. Was ist aus der doch jedenfalls aufgetretenen Wundnarbe geworden? Man könnte sich vorstellen, daß sich das Regenerat unterhalb der abgestorbenen Zellschichte auf irgend eine Weise »aus dem Meristem direkt, beziehungsweise einer äußerst geringen Gewebewucherung« gebildet hat und daß die Wundnarbe abgestoßen wurde. Es ist aber ebensogut möglich, daß das Wundgewebe etwa durch eine sich kräftig entwickelnde Axillarknospe einfach zur Seite gedrängt wurde und infolgedessen der Beobachtung entging. Nicht minder unklar sind die vom Verfasser geschilderten »blattlosen« Vegetationspunkte, die als Vorstufen der Regeneration bezeichnet werden. Diese merkwürdigen Vegetationspunkte, welche von einer dünnen Schichte angeschnittener und abgestorbener Zellen bedeckt sind, unterscheiden sich vom normalen Vegetationskegel sonst nur »durch größere Steilheit der Wölbung und die Größe des gewölbten Gewebes«. Würde es sich hier wirklich um Vegetationspunkte handeln, was ich nicht für ausgemacht halte, so müßte sich Prokambium und Grundmeristem an seiner Peripherie direkt in ein Protoderm verwandelt haben, was einigermaßen unwahrscheinlich ist. Eine Beweiskraft könnten nur lückenlose Serienschnitte bringen. Leider fehlt aber jede Angabe über die Technik der Präparation sowie jegliche Skizze, so daß es unmöglich ist, sich ein eigenes Urteil zu bilden. Hat sich der Verfasser mit Handschnitten vielleicht sogar an frischem Material begnügt, so sind Irrtümer in der Deutung des Gesehenen nur allzuleicht möglich.

Ich habe diesen Fall ausführlicher geschildert, weil seine Angaben bereits Eingang in unsere Lehr- und Handbücher gefunden haben und weil sie zeigen, wie notwendig die sorgfältigste mikroskopische Kontrolle bei Regenerationsversuchen ist.

Bezüglich der Versuche über Längsregeneration kann ich mich dafür umso kürzer fassen, wobei ich die Beobachtungen über Restitution der Gewebe, die außerhalb des Planes dieser Arbeit liegen, völlig übergehe.

Eine Reihe von Versuchen über Regeneration gespaltener Stammspitzen verdanken wir Lopriore (11); er beobachtete vollständige Regeneration bei *Helianthus, Acer, Vitis, Ampelopsis, Glycine, Amygdalus, Hedera, Nerium, Salix* u. a., von denen nur die drei erstgenannten in ihrem regenerativen Verhalten ausführlicher geschildert werden. Stets hatte der obere Teil des Stengels ein durchaus normales Aussehen und war vom unversehrten Stamme nicht zu unterscheiden. Ob in diesen Fällen jedoch eine »echte«

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Regeneration vorlag, ist aus der vorläufigen Mitteilung, der meines Wissens eine ausführlichere Arbeit nicht nachfolgte, durchaus nicht zu ersehen, da die Entwicklung der »Regenerate« nicht anatomisch verfolgt wurde und die Untersuchung überdies erst Monate nach erfolgter Verletzung vorgenommen wurde. In einem so weit vorgeschrittenen Stadium ist es — wie ich mich oft überzeugen konnte — völlig ausgeschlossen zu entscheiden, ob es sich um ein echtes Regenerat oder einen Achselsproß handelt. Es macht zwar den Eindruck, als würde jede Sproßhälfte nach oben hin allmählich den radiären Bau annehmen, also die fehlende Längshälfte ergänzen, tatsächlich kann aber eine sympodiale Entwicklung vorliegen; der radiär gebaute Teil stellt einen die Richtung der Mutterachse fortsetzenden Achseltrieb dar, der der Achsel einer der jüngsten Blattanlagen entstammt. Eine entscheidende Bedeutung kommt somit auch diesen Untersuchungen nicht zu. Ähnliches gilt für die Beobachtungen über Längsregeneration an Blütenköpfchen von *Helianthus annuus* von Sachs, Kny und Peters, von denen nur der Letztgenannte den Regenerationsvorgang genauer anatomisch verfolgte. Diese Untersuchungen sollen jedoch erst an späterer Stelle gewürdigt werden. Vöchting (p. 75) spaltete nach dem Vorgange von Peters junge Blütenstände von Kohlrabi der Länge nach und beobachtete an den Wundflächen der Teilhälften die Bildung einer neuen Oberhaut, deren Entwicklung jedoch nur an den regenerierten Epidermen junger Knollen eingehend studiert wurde, worüber gleichfalls erst später noch die Rede sein wird.

Die Frage nach dem Regenerationsvermögen des Sproßscheitels schien mir somit durchaus ungeklärt und einer neuen Untersuchung bedürftig. Beziehen sich meine Studien auch in erster Linie auf das regenerative Verhalten des verletzten Sproßvegetationspunktes selbst, so sollen im Rahmen dieser Arbeit doch auch einzelne Beobachtungen über das Austreiben von Achselknospen und Adventivsprossen Aufnahme finden, insoweit sie allgemeineres Interesse verdienen. Im weiteren Sinne können wir mit Goebel auch diese formativen Prozesse unter dem allgemeinen Begriff der Regenerationsvorgänge subsummieren.

Material und Methode.

Zu den ersten Versuchen wurde mit Rücksicht auf die bequeme Präparationsmöglichkeit *Elodea canadensis* herangezogen, doch blieben alle Bemühungen mit dieser Pflanze erfolglos, die Vegetationsspitze widersteht auch nicht der geringsten Verletzung; die Fäulnis setzt frühzeitig ein und schreitet fort, ohne daß das Meristem irgend einen Wundverschluß ausbildet. In der Erwägung, daß unterirdische Rhizome sich in mancher Hinsicht ökologisch wie Wurzeln verhalten und daher vielleicht auch wie diese leicht regenerieren könnten, wählte ich zu den weiteren Untersuchungen Rhizome von *Polygonatum officinale* All. Schon die ersten Versuche führten zu einem anscheinend positiven Ergebnisse. In einer Reihe von Exemplaren wurde die von den älteren Blattanlagen befreite Vegetationsspitze unter dem Binokular median halbiert und die Verwachsung der beiden Hälften durch ein eingeschobenes Stanniolplättchen verhindert. Nach 10 Tagen ließen sich bereits an einigen Exemplaren deutlich zwei getrennte Spitzen makroskopisch erkennen (Taf. I, Fig. 1), die sich in der Folge nach etwa 6 Wochen zu einer deutlichen Doppelbildung (Taf. I, Fig. 1*a*) entwickelten. Es war somit wie in den von Lopriore untersuchten Fällen augenscheinlich eine Restitution der fehlenden Längshälften eingetreten. Auch eine Querregeneration schien erwiesen, da bei Amputation eines Fragmentes des Vegetationskegels ein neuer Vegetationspunkt aufgetreten war, der selbst bei Beobachtung mit dem Binokular an genau gleicher Stelle zu stehen schien. Die Beweiskraft dieser Beobachtungen wurde jedoch erschüttert als unter einer größeren Zahl von derartig operierten Exemplaren gelegentlich auch zwei und drei neue Vegetationspunkte zum Vorschein kamen; die Möglichkeit, daß die scheinbar echten Regenerate nur austreibende Knospen aus den Achseln jüngster Blattanlagen darstellen, ließ sich nicht leugnen. Ein sicheres Ergebnis war nur zu gewinnen, wenn die Operation an vollständig frei gelegtem Vegetationskegel unter dem Binokular durchgeführt und die

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Untersuchung möglichst frühzeitig an lückenlosen Serienschnitten vorgenommen wurde. Die Befürchtung, daß freigelegte Vegetationskegel allzuleicht vertrocknen, erwies sich als nicht zutreffend; die Resistenz der Meristeme war vielmehr über Erwarten beträchtlich. Die Vegetationsspitzen oberirdischer Achsen erwiesen sich in der Folge ebenso geeignet wie die der Rhizome.

Der Vorgang der Operation war somit im allgemeinen — auf Einzelheiten werde ich bei entsprechender Gelegenheit hinweisen — folgender. Die Vegetationskegel wurden mit Nadeln und Pinzette unter dem Binokular sämtlicher Blattanlagen entledigt oder wenigstens vollkommen freigelegt, worauf unter der Lupe eine entsprechende Wunde angesetzt wurde. Zur Anbringung von Stichwunden bediente ich mich fein ausgezogener Quarznadeln oder unter der Lupe zugeschliffener Stahlnadeln. Quer- und Längsschnitte wurden mit Hilfe des Rasiermessers oder besonders hergestellter Lanzettchen ausgeführt. Jedes Objekt kam unmittelbar nach erfolgter Präparation mit oder ohne Verband in den »Schwitzkasten« des Warmhauses. Der Verband, der nur die Aufgabe hatte, bei stärkeren Wunden das Vertrocknen des Meristems zu verhindern, wurde am zweckmäßigsten in der Weise hergestellt, daß zwei etwa 1 *cm* breite und mehrere Zentimeter lange benetzte Filterpapierstreifen kreuzweise und locker über den Vegetationskegel gelegt und am Stamme mit befeuchteter und zu einem Faden gedrehter Baumwolle fixiert wurden. So entwickelte sich die Spitze ohne Behinderung in feuchter Atmosphäre und konnte jederzeit wieder leicht freigelegt werden.

Die Vegetationsspitzen wurden nach entsprechender Zeit unter dem Binokular abgetrennt und in der üblichen Weise fixiert und in Serien zerlegt, eine Arbeit, die sich ungemein zeitraubend gestaltete, da die Gewinnung einwandfreier Schnitte zum guten Teil dem Zufall anheimgegeben werden mußte. Die Untersuchung muß sehr frühzeitig vorgenommen werden, zu einer Zeit, wo auch unter dem Binokular das Regenerat nicht oder nur angedeutet zu erkennen ist. Eine bestimmte Orientierung des Objektes bei der Einbettung ist infolgedessen oft sehr erschwert oder ganz unmöglich; fällt nun, wie es sehr häufig geschieht, die Ebene des Schnittes nicht mit der Richtung des Regenerates zusammen, so ist eine sichere Rekonstruktion oft geradezu ausgeschlossen. Diese und andere Schwierigkeiten bedingen es, daß nur ein verhältnismäßig kleiner Teil der Objekte verwertbar ist. Ich wäre nicht in der Lage gewesen, in relativ kurzer Zeit die erforderlichen Schnittserien herzustellen, wenn sich nicht meine Frau als eifriger Privatassistent dieser Mühe unterzogen hätte. Da ich auf zytologische Details keine Rücksicht nahm, genügte eine einfache Tinktion mit Gentianaviolett, in dem die Schnitte etwa einen Tag verweilten.

Als Versuchsobjekte bewährten sich am besten schnellwüchsige Keimpflanzen, von denen ich *Phaseolus coccineus* L. (= *vulgaris* Willd.) und *Helianthus annuus* L. eingehender untersuchte. Überdies wurde das regenerative Verhalten der Rhizome von *Polygonatum officinale* All. und der Blütenköpfchen von *Helianthus* näher geprüft.[1]

---

[1] Eine gelegentliche Untersuchung des Verhaltens eines durch Einstich verletzten Vegetationspunktes von *Vinca maior* bot gegenüber *Phaseolus* nichts neues. An *Davallia*-Rhizomen angestellte Versuche sind noch nicht zum Abschluß gelangt; jedenfalls ist eine Regeneration der verletzten Scheitelzelle der Sproßachse ebensowenig erzielbar gewesen wie nach den Untersuchungen von Simon und Němec an den Farnwurzeln.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Experimenteller Teil.

I. Versuche mit Phaseolus coccineus.

1. Adventiv- und Achselknospen.

Wird die Hauptachse von *Phaseolus* amputiert oder der terminale Vegetationspunkt geschädigt, so erfolgt in erster Linie durch das Austreiben der frühzeitig angelegten Achselknospen ein regenerativer Ersatz. Unter besonderen Bedingungen kann es jedoch auch zur Bildung von Adventivknospen am epikotylen Stengelgliede kommen, eine Ersatzmöglichkeit, die meines Wissens für unsere Pflanze bisher nicht bekannt war. Sie kommen zum Vorschein, wenn ein Teil des epikotylen Gewebes eine Isolierung in longitudinaler Richtung erfährt, die auf zweifache Weise zustandekommen kann.

Unter dem Einflusse der Laboratoriumsluft kommt es bekanntlich bei genügend hoher Luftfeuchtigkeit gelegentlich vor, daß das Hypokotyl von Keimpflanzen infolge zunehmender Differenzen in der Gewebespannung aufplatzt. Erfolgt das Aufreißen derart, daß ein Gewebekomplex dadurch den Zusammenhang in longitudinaler Richtung nach oben und unten hin verliert, so krümmt es sich konkav nach außen, ohne den Zusammenhang mit der Achse in radialer Richtung einzubüßen. Solche »physiologisch isolierte« Stengelelemente sind es nun, welche Adventivknospen den Ursprung geben können, wie es Fig. 2, Taf. 1 zeigt. Hier ist eine schöne Adventivbildung bei unversehrter Terminalknospe zur Entwicklung gelangt.

Die gleiche Bildung kann auch an fasziierten Kotyledonartrieben (= Seitentriebe aus den Achseln der Kotyledonen) auftreten, bei denen mitunter gleichfalls unter dem Einflusse abnormer Spannungsverhältnisse ein Aufreißen des Stammes zu beobachten ist.

Ich hatte wiederholt Gelegenheit, derartige Adventivknospen zu beobachten, doch gelang es mir bisher nicht, ihre Entwicklung durch künstliche Einschnitte auszulösen. Die Entwicklungsgeschichte dieser adventiven Knospen zu verfolgen, lag nicht in meiner Absicht, auch hätte das mir zur Verfügung stehende Material hiezu nicht ausgereicht, doch möchte ich hervorheben, daß das erste Blatt solcher Adventivtriebe, soweit ich sehe, stets den Charakter eines Primordialblattes trägt.

Von den Achselsprossen beanspruchen nur diejenigen größeres Interesse, welche in den Achseln der Kotyledonen beziehungsweise der Primordialblätter zur Entwicklung gelangen.

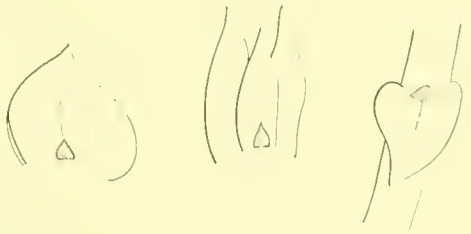
Nach Amputation des epikotylen Stengelgliedes treiben die unter normalen Umständen als Winterknospen (Wettstein, Köck) fungierenden Kotyledonarknospen aus; erfolgt die Verletzung entsprechend frühzeitig, so erscheinen sie, wie Sachs (II, p. 598) zuerst beobachtete, stets fasziiert, während in einem späteren Stadium die Fasziation unterbleibt. Solche nicht fasziierte Triebe gewähren einen klaren Einblick in ihren einfachen morphologischen Bau, während die Fasziation eine zunächst unentwirrbare Häufung von Knospen und Blättern bedingt.

Die Bemerkung von Sachs (II, p. 598), daß die Kotyledonartriebe gedreite Blätter besitzen, gilt durchaus nicht allgemein. Gelegentlich können zuerst auch typische Primordialblätter (P) oder Übergangsformen $\left(\frac{P}{F}\right)$ zwischen solchen und Folgeblättern (F) in der Einzahl oder zu mehreren (aber dann in der Regel nicht opponiert stehend!) auftreten. Eine genauere Beobachtung zeigt, daß aber auch dort wo keine P auftreten, die gedreiten Folgeblätter nicht die ersten zur Entwicklung gelangenden Blätter darstellen, daß ihnen vielmehr schuppenförmige Niederblätter (N) vorausgehen. Ihre Form ist höchst einfach aber nach dem Grade der Entwicklungshemmung verschieden (vgl. Fig. 1). Entweder bestehen sie aus einem Paar Nebenblätter von gewöhnlichem Aussehen, während die eigentliche Blattlamina zu einem winzigen Schüppchen reduziert ist, oder diese fehlt vollständig, oder es kommt schließlich nur zur Ausbildung einer einzigen eiförmig zugespitzten, mit breiter Basis sitzenden Schuppe. Das Achselprodukt des Kotyledo

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

beginnt stets mit zwei oder mehreren *N*, ehe die Bildung höher entwickelter Blattformen einsetzt (Taf. I, Fig. 3); mitunter stehen sie sehr tief inseriert und entziehen sich einer flüchtigen Beobachtung, doch habe ich nie vergebens nach ihnen gesucht. Die ersten *N* stehen häufig opponiert, die übrigen oder auch alle abwechselnd. Meist nimmt der Grad der Hemmung in akropetaler Richtung ab, doch kann ausnahmsweise die regelmäßige Aufeinanderfolge der Blattformen auch gestört sein, indem zum Beispiel auf ein *P* wieder

Fig. 1.



a *b* *c*

ein *N* folgt. Schon in sehr frühem Entwicklungsstadium findet man in der Achsel jedes *N* eine Achselknospe auftreten, die ihrerseits wieder mit Niederblättern beginnt. Bei frühzeitiger Amputation der Hauptachse treiben sie fast gleichzeitig mit ihrem Muttersproß aus, dem sie oft an Mächtigkeit gleichkommen und machen daher den Eindruck von serialen Beiknospen (Wettstein 1898, p. 6, Köck[1]). Am Grunde der Kotyledonartriebe können aber anscheinend überdies noch Adventivsprosse gebildet werden; ich beobachtete wenigstens an dieser Stelle gelegentlich wulstartige Anschwellungen, welche einer Anzahl Knospen den Ursprung geben können.[2] Da ihre Entwicklung unter dem Druck der Kotyledonen vor sich geht, ist ihre unregelmäßige Anordnung und ihre oft stark tangential abgeplattete Form verständlich. Auch sie wachsen nach frühzeitiger Amputation der Hauptachse aus, den morphologischen Aufbau des Achselsprosses noch weiter komplizierend.

Die Achseltriebe aus den Primordialblättern, welche nach einer Amputation des zweiten Internodiums zur Entwicklung veranlaßt werden, fasziieren nicht, gleichen aber sonst in vieler Hinsicht den Kotyledonartrieben. Auch sie entwickeln nicht eher gedreite Folgeblätter, ehe nicht eine Anzahl Niederblätter aufgetreten ist, die hier wie dort eine verschieden weitgehende Entwicklungshemmung aufweisen. Echte Primordialblattformen sind jedoch nur selten zwichen *N* und *F* eingeschaltet. Sind die ersten *N* ganz an der Basis der *P*-Triebe inseriert, so machen die aus ihren Achseln gelegentlich austreibenden Sprosse III. Ordnung den Eindruck serialer Beiknospen.

Die Achseltriebe der Folgeblätter entbehren der *N*-Formen; sie beginnen von Anfang an *F* zu entwickeln. Wir können somit ganz allgemein sagen: Seitensprosse von *Phaseolus coccineus*, welche aus den Achseln von in ihrer Entwicklung gehemmten Blättern entspringen, beginnen ebenso wie die Adventivknospen aus dem Epikotyl ihrerseits selbst wieder Hemmungsformen hervorzubringen.

2. Über die Entwicklungsbedingungen der Primär- und Folgeblätter.

Wie wir sahen, bildet die Bohne drei verschiedene Blattypen aus, die untereinander durch Übergänge verbunden sind aber nicht sämtlich an allen Teilen des Sprossystems zur Entwicklung kommen müssen.

Welches sind nun die Bedingungen ihrer Entstehung? Von vornherein können natürlich verschiedene Möglichkeiten in Betracht kommen. Die Bedingungen, welche zur Bildung von Primordialblättern (Jugendblattformen) und Folgeblättern führen, brauchen in den verschiedenen Fällen durchaus nicht identisch zu sein; eine Verallgemeinerung ist von vornherein jedenfalls unstatthaft.

---

[1] Vgl. insbesondere die Bemerkungen über *Tetragonolobus purpureus* und *Scorpiurus subvillosa* (p. 109); hier tritt eine offenbar wesentlich gleichartige Verzweigung in der normalen Entwicklung auf.

[2] Derartige adventive Knospen sind es wohl auch, die an isolierten Kotyledonen auftreten können (v. Portheim).

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Die Bohnenkeimlinge sind zur experimentellen Lösung der Frage wenig geeignet, da sie (von vereinzelten Ausnahmen abgesehen) konstant nur ein einziges *P*-Paar entwickeln. Bei der weiten Verbreitung analoger Fälle scheint mir aber eine Diskussion der Frage an dieser Stelle angebracht, wenngleich meine bisherigen Beobachtungen noch keine endgültige Beantwortung zu geben vermögen.

K. Goebel (I, p. 16) stellt die Bohne im Gegensatz zu *Solanum tuberosum* als Beispiel einer Pflanze hin, bei welcher sich die Abhängigkeit der Blattform von der Ernährung nicht so einfach erweisen läßt wie bei der Kartoffel. Ist es hier möglich, durch eine einfache Verminderung der Quantität der verfügbaren Reservestoffe — Entwicklung von Trieben aus isolierten »Augen« — die Pflanze zur Entfaltung von Jugendblattformen zu zwingen, so versagen bei der Bohne analoge Versuche. Keimpflanzen, die sich ohne Kotyledonen entwickeln, zeigen nichtsdestoweniger die normalen Blattformen, das heißt es folgen auf das erste Primordialblattpaar sofort die dreizähligen Folgeblätter. Im Dunkeln kultivierte Pflanzen verhalten sich bekanntlich ebenso und ich kann noch hinzufügen, daß auch oberhalb der Kotyledonen abgeschnittene und in Sand gesteckte Keimlinge die normale Form und Folge der Blätter nicht verändern. Es hat also weder die allgemeine Verringerung der Reservestoffe und Assimilate, noch auch die Erschwerung der Wasserversorgung irgend einen Einfluß auf die Blattform. Goebel bemerkt, daß es dabei nicht auf die Menge, sondern auf die Qualität der Baustoffe ankommen könnte. »Es ist auch bekannt, daß die Kotyledonen der Bohne abgetrennt eingepflanzt zwar sehr viele Wurzeln aber keine Sprosse bilden, es fehlen ihnen also offenbar Substanzen, welche zur Sproß- und Blattbildung notwendig sind« (l. c. p. 17). Ich glaube, daß die oben erwähnten Beobachtungen überhaupt nach keiner Richtung hin beweisend sind. Man kann sich nämlich leicht davon überzeugen, daß schon am Embryo des ungekeimten Samens *P*- und *F*-Blätter angelegt sind.[1] An ihnen vermag das Experiment nichts mehr zu verändern. Sind aber einmal *F* vorhanden, dann wird, wie uns vielfache Erfahrungen beweisen, ihre Bildung auch in der Regel zähe beibehalten. Beobachtet man auch gelegentlich einen Rückschlag zur Jugendblattform, wie ihn neuestens auch Lundegårdh (p. 542) für *Ipomoea Leari* angibt und wie er bekanntlich auch ausnahmsweise bei der Bohne vorkommt, so erfolgt er ohne ersichtliche Veränderung in den Lebensbedingungen und so vereinzelt, daß er für das Experiment keine Handhabe bietet.

Viel geeigneter zum Studium unserer Frage scheinen mir daher die Kotyledonar- und Primordialachseltriebe zu sein, welche, wie wir gesehen haben, sich in bezug auf die Ausbildung verschiedener Blattformen nicht so starr wie die Hauptachsen verhalten.

Ich habe schon vor Jahren gelegentliche aber ziemlich umfangreiche Untersuchungen über den Einfluß der Ernährung auf die Blattform der Bohne durchgeführt, die aber zu keinem befriedigenden Ergebnisse führten. Die Häufigkeit des Auftretens von *P*-Blättern schien auch an den Achseltrieben in keiner deutlichen Beziehung zur Quantität der Nährstoffe zu stehen. Der Grund des Versagens dieser Versuche scheint mir nun darin gelegen, daß ich damals mein Augenmerk hauptsächlich auf das Auftreten der *P*- und $\frac{P}{F}$-Formen legte und den *N* zu geringe Aufmerksamkeit schenkte. Sie sind aber zweifellos in gleicher Weise wie die Primordialblätter als Hemmungsbildungen aufzufassen und von diesen nur graduell durch die Stärke der Entwicklungshemmung verschieden; sie gehören somit in dieselbe Kategorie wie die *P* und dürfen nicht vernachlässigt werden.

Wir können daher der eingangs gestellten Frage die allgemeinere Fassung geben: Unter welchen Bedingungen treten bei der Bohne Hemmungsformen der Blätter auf? — Wir finden sie bei unserer Pflanze: 1. An der Hauptachse als erstes Blattpaar in Form von *P*, doch treten sie bei verwandten Leguminosen auch hier zuerst als *N* auf; 2. an den Kotyledonar- und Primordialachselsprossen, regelmäßig aber in wechselnder Zahl als *N* oder überdies auch als *P*; 3. an Adventivknospen in Form von *P*. Wir treffen somit die Hemmungsformen gerade unter Umständen an, unter denen Reservestoffe in

[1] Sachs (II, p. 574) spricht allerdings von »nackten« Knospen.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

reichlichstem Maße zur Verfügung stehen.[1] Es könnte infolgedessen angenommen werden, daß ein Übermaß an Nährmaterial eine Entwicklungshemmung der Blätter bedingt, was zunächst sehr unwahrscheinlich klingt oder daß die Hemmungsformen überhaupt nicht durch die Quantität der Nahrung bedingt werden.

Es wäre naheliegend vielleicht eher an einen Effekt der Stoffqualität zu denken, wie ihn Lundegårdh (l. c., p. 439) für einen analogen Fall, die Blattheteromorphie bei *Ipomoea Leari*, wahrscheinlich zu machen suchte. Auch hier finden sich Primär- und Folgeblätter sowie Mittelbildung, welche den allmählichen Übergang zwischen beiden Blattypen herstellen. Die Tendenz zur Ausbildung der Folgeblätter ist an den Achselsprossen verschieden stark entwickelt. Von besonderem Interesse ist für uns der in Fig. 8 (p. 442) abgebildete, als Steckling benützte Ausläufer, welcher an seiner Basis und seiner Spitze je einen Achselsproß zur Entwicklung brachte. Der erstere entfaltete vier Primärblätter und einige Zwischenformen, ehe er zur Bildung von Folgeblättern überging, der letztere hingegen schritt sofort zur Entwicklung von gelappten Folgeblättern. Es ist somit, wie der Verfasser feststellte, ein Einfluß des »morphologischen Ortes« (Vöchting, Organbldg. im Pflanzenreiche, 1878, Bd. 1) unverkennbar; er wird dahin präzisiert, »daß die Neigung der Seitenknospen erster Ordnung, Folgeblätter zu bilden, mit der Entfernung von der Basis der Hauptachse zunimmt«. Ein prinzipiell übereinstimmendes Verhalten läßt sich unschwer für die Bohnen (und jedenfalls auch für zahlreiche andere Keimlinge) feststellen, wenn wir *P* und *N* in gleicher Weise als Hemmungsbildungen gelten lassen: Die basalen Achselsprosse aus den Kotyledonen und Primärblättern beginnen mit einer mehr oder minder großen Anzahl von Hemmungsformen (*N* oder *P*), die Achselprodukte der Folgeblätter, also die apikalen Sprosse, dagegen setzen sofort mit der Bildung der dreizähligen Blätter ein. Die Analogie geht übrigens noch weiter. So findet Lundegårdh (p. 444), daß die Folgeblätter an Keimpflanzen viel früher auftreten wie an basalen Ackselknospen mancher Stecklinge. In unserem Falle bildet in ähnlicher Weise die Keimpflanze an der Hauptachse nur ein Paar von »Hemmungsblättern« aus, während ein basaler Seitensproß (zum Beispiel ein Kolyledonarsproß) in der Regel eine ganze Anzahl schuppenförmiger Niederblätter entwickelt, ehe die Bildung von *F* einsetzt.

Die Annahme quantitativer Ernährungsdifferenzen reicht nun nach Lundegårdh zur Erklärung dieser Fälle nicht aus; er macht vielmehr — abgesehen von inneren »Dispositionsverhältnissen«, die uns hier weniger interessieren — qualitative Differenzen für die Verschiedenheit in der Blattbildung verantwortlich, also »organbildende Substanzen« im Sinne von Sachs oder »Wuchsenzyme« (Beijerinck), die allerdings trotz der schönen Untersuchungen von Doposcheg-Uhlár ihren rein hypothetischen Charakter noch nicht verloren haben. Unter Zugrundelegung dieser Hypothese wäre also anzunehmen, »daß diese transitorischen Stoffe (nämlich Assimilate und im Wasser gelöste Salze) bei der Wanderung im Stamme von *Ipomoea* Veränderungen erfahren, so daß die Beschaffenheit derselben an der Basis und Spitze verschieden ist«. Es könnten dabei die wirksamen Stoffe selbst eine polar differenzierte Ansammlung erfahren oder es könnte sich infolge der veränderten stofflichen Zusammensetzung die aktive Wirkung der Reizstoffe an Spitze und Basis in verschiedenem Maße äußern. Kann diesem Erklärungsversuch der Vorzug der Anschaulichkeit nicht abgesprochen werden, so darf doch nicht übersehen werden, daß zu seiner Stütze weitere Hilfshypothesen herangezogen werden müssen.

Die in prinzipieller Hinsicht weitgehende Analogie in der Ausbildung der verschiedenen Blattformen bei *Phaseolus* und *Ipomoea* gestattet den Versuch, die Hypothese der Wuchsenzyme auch auf unseren Fall zu übertragen, wobei es im Wesentlichen zunächst gleichgültig ist, ob die Anwesenheit oder das Fehlen des postulierten Enzyms die Entwicklungshemmung, das heißt die Produktion von *N* oder *P*, bedingt. Nehmen wir an, es wäre ein spezifischer Stoff zur Bildung der Folgeblätter erforderlich, so müßte er schon im reifen Samen zur Entwicklung gelangt sein, da schon in diesem Stadium die *F* am Vegetationspunkte differenziert sind, was auch Lundegårdh für *Ipomoea* voraussetzt (p. 445); er führt die

[1] Auch Wasser und Nährsalze stehen in diesem Stadium jedenfalls in hinreichendem Maße zu Gebote.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tatsache, daß am Keimling Folgeblätter früher als an basalen Achselknospen mancher Stecklinge auftreten, darauf zurück, »daß die Samen verschiedene Stoffe gespeichert haben, die erst in einer voll entwickelten Pflanze zubereitet werden können.« Wie wir sahen, beginnen nun aber die nach Verletzung des Hauptsprosses sich entwickelnden Kotyledonar- und Primordialsprosse ihrerseits neuerlich mit der Produktion von Hemmungsblättern; es treten mit anderen Worten *P*- oder *N*-Blätter auf, obgleich der für die *F* spezifische Stoff schon in hinreichender Menge im Keimling vorhanden sein muß. Wir müßten zu einer weiteren Annahme greifen, daß nämlich das Wuchsenzym für *F* infolge der Verletzung oder Amputation wieder verschwunden ist oder daß es aus irgend welchen Gründen nicht aus dem Samen in die basalen Achselknospen gelangen kann. Warum aber beginnen dann die Achselprodukte aus höher inserierten Blättern von vornherein mit *F*? Mit der Annahme von »Wuchsenzymen« kommen wir, wie man daraus ersieht, nicht zum gewünschten Ziel. Wollen wir das Fehlen eines Spezifikums für die Ausbildung der *F* verantwortlich machen, so ergibt sich ein ganz ähnlicher Gedankengang und dieselbe Schwierigkeit.

Ich glaube infolgedessen, daß, wenn überhaupt stoffliche Bedingungen für die Ausbildung der verschiedenen Blattformen maßgebend sind, sie wenigstens in unserem Falle nicht in den qualitativen Verhältnissen gelegen sein können. Es scheint mir vielmehr möglich, daß sich der Goebel'sche Befund an *Solanum* mit einer gewissen Modifikation ohne weiteres auch auf unseren und analoge Fälle übertragen läßt.

Das Auftreten von Hemmungsblättern bei besonders reicher Ernährung, wie wir es bei Bohnenkeimlingen beobachteten, ist eine überaus häufige Erscheinung, ich erinnere nur an die Entwicklung von Niederblattformen an Rhizomen, Ausläufern usw. Gerade in solchen Fällen ist die Entwicklung des Achsenteiles des Sprosses besonders gefördert. Besteht nun eine Wachstumskorrelation zwischen Achse und Blatt, so wird in diesem Falle die Blattbildung gehemmt werden, die Achse entwickelt sich gewissermaßen auf Kosten der Blätter. Trotz der besonders günstigen Ernährung des Sprosses, man könnte geradezu sagen wegen ihr, ist die Versorgung der Blätter beeinträchtigt; es treten ebenso wie bei *Solanum* einfachere Blattformen auf. In beiden Fällen führt eine quantitative Verminderung der verfügbaren Nährstoffe zur Ausbildung der Hemmungsformen; maßgebend ist jedoch nicht das gesamte der Pflanze zu Gebote stehende Nährmaterial, sondern nur derjenige Anteil, der der Blattanlage unmittelbar zugute kommt. Sie kann sich in »physiologischem Hungerzustand« befinden, wenn auch der zugehörige Achsenteil reichlich ernährt wird.[1]

Eine solche Korrelation zwischen Blatt- und Achsenentwicklung, die von vornherein schon wegen des allgemeinen Roux'schen Prinzips des »Kampfes der Organe« wahrscheinlich ist, müßte natürlich in die Vegetationsspitze selbst verlegt werden. Erst vor kurzem hat O. Schuepp (p. 338) die Blattbildung als eine »Folge des Formwechsels des ganzen Vegetationspunktes« hingestellt, wobei der Formwechsel auf »Faltung des Dermatogens durch mechanische Kräfte« beruht. Form und Größe der Falten, welche die endgültige Ausbildung der Blätter jedenfalls in hohem Maße beeinflussen, werden ihrerseits unter anderem durch die Form, die Entwicklungsintensität und die inneren Spannungszustände des Vegetationskegels bedingt sein. Auch diese Überlegung weist auf eine korrelative Beziehung zwischen der Blatt- und Stammentwicklung hin, deren Annahme somit nicht allzugewagt sein dürfte.

3. Die Regeneration des Stammscheitels.

A. Einfluß von Stichwunden.

An den 3 bis 5 *cm* hohen Keimlingen wurden die Primärblätter samt ihren Nebenblättern abgetrennt und unter dem Binokular die Anlagen der Folgeblätter soweit entfernt, bis die Spitze des Vegetationskegels für die Operation frei lag; gleichfalls unter der Lupe wird möglichst zentral eingestochen; die Pflanzen gelangen unmittelbar nach der Operation zur Weiterkultur in den Schwitzkasten. Im Folgenden werden

[1] Ich glaube übrigens, daß diese Deutung auch für den Fall von *Ipomoea* zutreffen dürfte.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

stets nur einige der bestgelungenen oder aus anderen Gründen instruktivsten Fälle besprochen werden. Die Versuche sind nach der Bezeichnung im Protokoll angeführt, die hier nicht erläutert zu werden braucht.

Versuch *P*II, a_2; 20./II. 1915. — Fixiert nach 3 Tagen.

Die unverletzten Blattanlagen haben sich weiter entwickelt und überdecken den Vegetationskegel mehr oder minder vollständig.

Mikroskopischer Befund: In den Achseln sämtlicher Blätter und Blattstummeln, selbst in den Achseln der jüngsten Blattanlagen beginnen sich die Achselprodukte sichtlich zu entwickeln (Taf. II, Fig. 7). Die Wunde ist deutlich zu erkennen aber verflacht und völlig nach der Seite verschoben. Den Wundverschluß besorgt wohlausgebildeter Kallus, dessen Zellreihen senkrecht zur Wundfläche orientiert sind; gelegentlich sind auch antikline Teilungen zu beobachten, welche die Verbreiterung und Verflachung der Wunde bedingen. Der Kallus ist deutlich von den plasmareichen, unversehrten Zellen des Urmeristems abgegrenzt. Seitlich der Wunde ist ein völlig normal aussehender Vegetationspunkt zu erkennen, der sich in die Verlängerung der Achse eingestellt hat. Auf der Figur ist er nicht median getroffen; auf dem Medianschnitt sind die Histogene so deutlich wie an einem normalen Vegetationspunkt zu erkennen.

Ob der Stich genau zentral geführt wurde, läßt sich am Präparate nicht mehr sicher entscheiden; jedenfalls muß aber der Scheitel des ursprünglichen Vegetationspunktes annähernd zentral getroffen worden sein. Bei v' hat sich somit, wie man bei Durchsicht der Serien deutlich erkennt, aus dem unversehrt gebliebenen Meristem ein neuer Vegetationskegel — wir wollen ihn Ersatzvegetationspunkt nennen — herausdifferenziert.

Der Kegel v' kann nicht etwa als gefördertes Achselprodukt der jüngsten Blattanlage aufgefaßt werden, wogegen schon seine Lage spricht; an einem tiefer situierten Schnitt ist die wahre Achselknospe an der Basis von v' deutlich zu erkennen.

Versuch *P*II, c_3; 20./II. 1915. — Material nach 3 Tagen fixiert.

Befund im Wesen derselbe wie bei dem vorerwähnten Objekt. Um die noch deutlich als solche erkennbare Stichwunde ist ein vielschichtiger Kallus zu sehen, der namentlich seitlich, weniger deutlich in den axialen Zellen zur Entwicklung gekommen ist; das Dermatogen ist an seiner Bildung nicht beteiligt. Die in der Fig. 13 (Taf. II) linke Hälfte des ursprünglichen Meristems ist ganz zur Kallusbildung aufgebraucht. Der aus dem intakten Anteil des Urmeristems gebildete Ersatzvegetationspunkt v' ist annähernd median getroffen. Der Ersatzvegetationspunkt ist zweifellos exogen und ohne Vermittlung des Kallus entstanden. Die jüngsten Blattanlagen (bl_1) haben noch keine Achselknospen angelegt.

Versuch *P*II, b_2; 20./II. 1915. — Fixiert nach 3 Tagen.

Der Stich hat nur eine kleine Gruppe von Dermatogenzellen genau am Scheitel des Vegetationskegels getroffen (Taf. II, Fig. 12). Ein Kallus ist noch nicht gebildet, nur wölben sich die angrenzenden Zellen leicht gegen die Wunde vor. Trotz der minimalen Verletzung ist ein nach der Seite verschobener Ersatzvegetationspunkt aufgetreten, der aber erst an einem tiefer situierten Schnitt deutlich hervortritt. (Das Bild ist dem in Fig. 10 dargestellten Falle ähnlich.) Unabhängig davon sind in den Achseln der jüngsten Blätter bereits Ackselknospen zum Vorschein gekommen.

B. Längsregeneration (Verletzung durch Einschnitt).

Derartige Versuche sind technisch wesentlich schwieriger durchzuführen, der Prozentsatz gelungener Versuche daher sehr gering. Um eine sichere Schnittführung zu ermöglichen, müssen so weit als möglich die Blattanlagen entfernt werden, wodurch die Gefahr des Vertrocknens natürlich zunimmt, namentlich

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

dann, wenn der Schnitt tiefer ins Meristem eindringt. Trotz eines lockeren Verbandes und sofortiger Übertragung in den Schwitzkasten konnte das Absterben der Vegetationsspitzen nicht immer verhindert werden. Die günstigsten Bilder erhält man natürlich, wenn die Mikrotomschnitte senkrecht zum angebrachten Einschnitt orientiert sind, worauf ich leider anfänglich zu wenig achtete. Immerhin zeigten einige Objekte die Art der Regeneration mit wünschenswerter Klarheit.

Versuch P^{v}I, d_3; 1./III. 1915. — Fixiert nach 3 Tagen.

Der Einschnitt erwies sich ziemlich genau median aber ganz seicht. In der Umgebung des Schnittes finden sich zahlreiche abgestorbene Zellen, die durch die starke Tinktion ihres Inhaltes auffallen; das Absterben dieser vom Schnitt nicht direkt getroffenen Zellen ist vielleicht eine Folge der unvermeidlichen Quetschung durch das eindringende Messer oder eine Vertrocknungserscheinung, was nicht näher untersucht wurde. Achselknospen sind noch nicht entwickelt, ebensowenig ist eine Kallusbildung im Bereiche des verletzten Meristems zu beobachten. In der Figur 14, Taf. III, erkennt man beiderseits der Wunde je einen aus dem unversehrten Rest des Meristems herausdifferenzierten »Ersatzvegetationspunkt« v'. Die beiden Regenerate haben eine verschiedene Lage zur Schnittebene; während der linke Vegetationskegel mehr median getroffen wurde, ist der regenerierte Vegetationspunkt auf der rechten Seite der Figur nur tangiert und schräg getroffen. Daß die beiden Vegetationskegel keine Achselknospen aus den jüngsten Blattanlagen darstellen, ergibt sich daraus, daß solche an anderen Schnitten unterhalb der Regenerate zu beobachten sind.

Versuch P^{v}V, a_2; 19./III. 1915. — Fixiert nach 2 Tagen.

Mikrotomschnitte parallel zur Ebene des Einschnittes orientiert. Kallus im Bereiche des Meristems noch nicht ausgebildet, wohl aber an tieferer Stelle. Ein umfangreicher Vegetationskegel ist in der Achsel der einen der jüngsten und durch den Schnitt verletzten Blattanlagen aufgetreten. Die Durchmusterung der Schnittserien ergibt, daß die eine Hälfte des ursprünglichen Vegetationskegels völlig abgestorben ist, während die andere einen kleinen Ersatzvegetationspunkt lieferte.

Versuch P^{v}III, a_4; 1./III. 1915. — Fixiert nach 5 Tagen.

Ergebnis wie bei vorigem Versuch.

Versuch P^{v}I, d_3; 1./III. 1915. — Fixiert nach 3 Tagen.

Bei Entfernung der Blattanlagen wurde unbeabsichtigt die Achselknospe eines Primordialblattes durch einen Schnitt der ganzen Länge nach halbiert und die äußere Hälfte völlig abgetrennt; der Schnitt setzt annähernd am Scheitel ein und verläuft gegen die Basis der jüngsten, nach außen hin gelegenen Blattanlage. Kallus und Achselknospen sind noch nicht entwickelt. Ein ansehnlicher, aus der unversehrten Meristemhälfte hervorgegangener Ersatzvegetationspunkt hat sich in der Richtung der Achse entwickelt (Taf. II, Fig. 9).

Versuch P^{-}V, b_4; 19./III. 1915. — Fixiert nach 2 Tagen.

Wie beim vorerwähnten Objekt unabsichtlich verletzt; die äußere Hälfte der zweitjüngsten Achselknospe abgetrennt. Die stehengebliebene innere Hälfte beginnt seitlich einen Ersatzvegetationspunkt vorzuwölben.

Versuch P^{-}VI, b_1; 3./IV. 1915. — Fixiert nach 2 Tagen.

Wie vorerwähnter Versuch.

C. Querregeneration (Verletzung durch Queramputation).

Ein Querschnitt durch den Vegetationskegel wird natürlich je nach der Höhe, in welcher er geführt wurde, ein verschiedenes Ergebnis haben. Die äußerste Kuppe des Kegels genau senkrecht zur Achse

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

abzutragen, stößt auf erhebliche Schwierigkeiten; oft gleitet das Messer ab oder es dringt schräg oder tiefer als beabsichtigt ein. Die Lupe reicht nicht aus, um die Art der Schnittführung von vornherein mit genügender Sicherheit zu bestimmen. Hier sind nur solche Fälle zu besprechen, bei welchen der Querschnitt im Bereiche meristematischen Gewebes geführt wurde.

Versuch P^{-}I, b_5; 2./III. 1915. — Fixiert nach 3 Tagen.

Amputation unterhalb der jüngsten Blattanlagen. Jüngstes Internodium stark herangewachsen; sämtliche Zellen, in denen noch lebhafte Teilungen vor sich gegangen sind, im Übergange zu Dauergewebe. Die Prokambienanlagen reichen bis gegen die Wundfläche, welche deutliche Kallusbildung aufweist und von einem Schorf aus abgestorbenen Zellen bedeckt ist. Embryonale Zellen fehlen gänzlich, demnach ist auch jede Regeneration im Bereiche des Vegetationskegels unterblieben.[1]

Versuch P^{-}VI, b_2; 3./IV. 1915. — Fixiert nach 2 Tagen.

Der etwas schräg geführte Querschnitt hat auf einer Seite oberhalb der jüngsten Blattanlage eingesetzt, die gegenüberliegende Anlage hingegen ganz entfernt. Die stehengebliebene Blattanlage ist jedoch ebenso wie die benachbarten Urmeristemzellen abgestorben (Taf. II, Fig. 8). Kallus an der Wundfläche noch nicht entwickelt. Die intakten Zellen des Vegetationspunktes im Übergang zu Dauergewebe; keine regenerative Tätigkeit zu konstatieren.

Versuch P^{-}VI, c_3; 3./IV. — Fixiert nach 2 Tagen.

Der Querschnitt war exakt senkrecht zur Achse geführt und hat die Spitze des Vegetationspunktes bis knapp unmittelbar zur Insertion der jüngsten Blattanlagen abgetragen. Kallusbildung noch nicht eingetreten. Es ist so wenig wie in den vorerwähnten Versuchen eine Spur einer beginnenden Regeneration zu beobachten.

Versuch P^{-}II, a_2; 3./III. — Fixiert nach 5 Tagen.

a) Terminalknospe.

Querschnitt genau orientiert; nur die alleräußerste Spitze des Vegetationskegels entfernt, so daß oberhalb der Insertion der jüngsten Blattanlagen noch ein Rest meristematischen Gewebes vorhanden geblieben ist. Eine dieser Blattanlagen ist völlig unversehrt, von der anderen nur die äußerste Spitze verletzt. — An der Wundfläche noch kein Kallus, aber auch keine Regeneration, hingegen wölben sich (am Medianschnitte; Taf. II, Fig. 11) beiderseits der Wunde aus dem stehengebliebenen Meristem Ersatzvegetationspunkte vor.

b) Achselknospe.

Im selben Objekte wurde auch eine Primordialachselknospe durch einen schief geführten Querschnitt unabsichtlich verletzt; auf der Innenseite ist das jüngste Blattprimordium und ein Rest des Spitzenmeristems erhalten, auf der Außenseite hingegen ist der Schnitt unterhalb der Blattanlage durchgegangen. Dementsprechend hat der innere Meristemanteil einen neuen Vegetationskegel produziert. Daß es sich nicht etwa um einen in der Entwicklung geförderten Achselvegetationspunkt handelt, ist in diesem Falle besonders klar, da ein solcher an der Basis des Ersatzvegetationspunktes zur Entwicklung gelangt ist.

Versuch P^{-}III, a_3; 10./III. — Fixiert nach 3 Tagen.

Amputationsfläche etwas von rechts oben nach links unten und etwas nach vorne (in bezug auf die Ebene der Mikrotomschnitte) geneigt, Regenerat daher schwer erkennbar. Die Durchsicht der Schnittserie ergibt jedoch, daß sich aus dem erhaltenen Rest des Spitzenmeristems ein neuer Vegetationskegel herausdifferenziert hat.

---

[1] Eine Regeneration (im weiteren Sinne) wird nur durch das Austreiben der Achselknospen erzielt.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Versuch P^{-}V, b_4; 19./III. — Fixiert nach 2 Tagen.

Amputationsfläche etwas zur Achse geneigt. Auf einer Seite (Taf. II, Fig. 10 und 11 rechts) ist ein Teil des äußersten Vegetationskegels stehen geblieben, während auf der Gegenseite die infolge des Schnittes abgestorbenen, in der Figur entsprechend der intensiven Tingierbarkeit dunkel getönten Zellen bis knapp an die Insertion des Blattprimordiums reichen. Auf der rechten Seite der Figur ist durch Vorwölbung des restlichen Meristems ein Ersatzvegetationspunkt (v') regeneriert. Kallus noch nicht gebildet.

Die Ergebnisse der vorgeführten Versuche lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1. Stichwunden, welche den Scheitel des Vegetationspunktes wenn auch noch so geringfügig verletzen, veranlassen die Entwicklung eines neuen Vegetationspunktes (»Ersatzvegetationspunkt«) durch eine seitwärts der Wunde erfolgende Vorwölbung des unversehrt gebliebenen Meristems.

2. Eine Längsregeneration findet nie in der Weise statt, daß die verloren gegangene Hälfte ersetzt wird, sondern stets dadurch, daß die intakt gebliebenen Teile der äußersten Vegetationsspitze einen Ersatzvegetationspunkt ausbilden.

3. Eine Querregeneration unterbleibt, wenn durch die vorgenommene Amputation das gesamte Meristem in der Höhe der jüngsten Blattanlagen oder in einer tiefer gelegenen Zone entfernt wird; Regenerationsfähig ist ausschließlich die oberhalb der letzten Blattprimordien gelegene Spitze des Vegetationskegels. Das Regenerat entsteht hier wie in den vorerwähnten Fällen durch Vorwölbung des unverletzten Meristemkomplexes seitlich der Wundfläche. Geschieht die Vorwölbung nach zwei Seiten hin, so kann die Entstehung von Doppelbildungen veranlaßt werden.

4. Das Regenerat stellt sich von vornherein in die Richtung der Organachse ein.

5. Die Bildung des »Ersatzvegetationspunktes« ist von der Entwicklung eines Kallus unabhängig und wird nicht durch einen solchen vermittelt.

II. Versuche mit Polygonatum.

Haben wir bei *Phaseolus* das regenerative Verhalten des Vegetationspunktes eines schnellwüchsigen Dikotylenkeimlings kennen gelernt, so betreffen die nachfolgenden Versuche die Regenerationsfähigkeit der Vegetationsspitze eines monokotylen Rhizoms mit verhältnismäßig geringer Wachstumsgeschwindigkeit, also einen in biologischer und physiologischer Hinsicht durchaus anderen Typus.

Der Vegetationskegel bildet hier eine ziemlich breite und flache Kuppe, die von den umfassenden Blattanlagen überdacht wird, wie es in Fig. 15, Taf. III dargestellt ist. Die vollständige Freilegung des Kegels ist etwas mühsam. Die größeren Blätter wurden an der Basis durch einen Kreisschnitt abgetrennt und dann abgehoben, die jüngeren Blattanlagen mit Nadel und Pinzette entfernt. Ob auch die jüngsten, den Scheitel überwölbenden Anlagen entfernt waren, ließ sich jedoch auch unter dem Binokular nicht immer sicher erkennen. Für Verletzungen durch Einschnitt war auch eine völlige Freilegung unnötig, da der Scheitel der Wölbung immer sicher zu erkennen war. Bei einer auf die äußerste Spitze beschränkten Queramputation war es aber von vornherein nicht ausgemacht, ob der Schnitt auch tatsächlich die Spitze erreichte oder nur die Kuppe der Blattanlage entfernte; den Erfolg mußte die nachträgliche anatomische Untersuchung lehren.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

A. Verletzung durch Einschnitt.

Versuch $Pl^{v}Ib^{1}$; 15./V. — Fixiert nach 6 Tagen.

Der Einschnitt erfolgte nicht median, sondern nach der Seite der einen Blattanlage hin verschoben; der ursprüngliche Scheitel ist jedoch mit in die Kallusbildung einbezogen worden, für welche die ganze rechte Hälfte des Vegetationskegels aufgebraucht wurde. Die unversehrte (linke) Hälfte hat einen ansehnlichen neuen Ersatzvegetationskegel produziert.

Versuch $Pl^{v}II, b_2$ und b_4; 21./V. — Fixiert nach 10 Tagen.

Der Einschnitt ist etwas schräg geführt. Die Fig. 18 bis 20, Taf. III entsprechen drei Schnitten der Serie, die jedoch nicht unmittelbar aufeinanderfolgen. In Fig. 19 ist der Einschnitt am tiefsten, aber ganz gegen die Basis der links situierten Blattanlage verschoben. Die Wunde ist durch einen ansehnlichen Kallus abgeschlossen. Auf der entgegengesetzten Seite ist der Ersatzvegetationspunkt tangiert und eine deutliche Achselknospe entwickelt. Auf der folgenden Skizze erscheint der Einschnitt mehr gegen die Mitte gerückt; der aus dem unverletzten Meristem der rechten Hälfte vorgewölbte, ansehnliche Ersatzkegel ist annähernd median getroffen. In der Fig. 18 ist das Regenerat wieder nur tangiert; die Wunde zieht sich bis gegen die Mitte des ursprünglichen Kegels.

B. Verletzung durch Queramputation.

Wird der Vegetationskegel ganz oder zum größten Teile durch einen Querschnitt entfernt, so wölbt sich das Ende des noch wachsenden Rhizoms zu einer ansehnlichen Kuppel vor, die makroskopisch einer Terminalknospe nicht unähnlich sieht. Sie stellt jedoch nur einen blattfreien, von einem Schorf bedeckten Zapfen dar. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß das gesamte noch teilungsfähige Gewebe nach Erlöschen des ansehnlichen Dickenwachstums bis zu der von Kallus gebildeten Scheitelregion in Dauerzustand übergegangen ist. Eine Wachstumsregulation muß somit auch in dem eines Urmeristems beraubten Stammende noch weiter in gesetzmäßiger Weise eingreifen, um zur Ausbildung einer gleichmäßig gewölbten Endkuppe zu führen. Diese einer näheren Untersuchung werte Erscheinung ist keineswegs auf den vorliegenden Fall beschränkt, wenngleich sie hier wegen des starken primären Dickenwachstums besonders auffällig ist. *Phaseolus* verhält sich unter gleichen Bedingungen ganz analog und Reuber erwähnt bei *Populus* gleichfalls zapfenförmige Bildungen bei Unterbleiben der Regeneration der Stammspitze. — Hier sollen wieder nur solche Fälle Erwähnung finden, bei welchen die Amputation im Bereiche des Meristems erfolgte.

Versuch $Pl^{-}II\ b_2$; 21./V. — Fixiert nach 10 Tagen.

Die äußerste Spitze des Vegetationskegels bis zur Ansatzstelle der jüngsten Blattprimordien quer amputiert. Sämtliche Elemente im Übergang zu Dauerelementen, keinerlei Regeneration zu beobachten.

Versuch $Pl^{-}I\ a_2$; 15./V. — Fixiert nach 6 Tagen.

Der etwas schräge Querschnitt hat nur die alleräußerste Spitze getroffen. Aus dem oberhalb der jüngsten Blattanlagen erhaltenen Meristem hat sich ein Regenerat herausdifferenziert (Taf. III, Fig. 16 und 17).

Versuch $Pl^{-}I\ a, a_2$; 15./V. — Fixiert nach 6 Tagen.

Querschnitt durch die äußerste Spitze des Kegels annähernd genau senkrecht zur Achse orientiert. Am Medianschnitt wölben sich beiderseits der Wundfläche zwei neue Ersatzvegetationspunkte aus dem Meristem hervor; es ist somit zur Entstehung einer Doppelbildung gekommen (Taf. III, Fig. 21). Am Grunde der Regenerate treten überdies den jüngsten Blattanlagen zugehörige Achselknospen auf.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Zusammenfassend ergibt sich somit für *Polygonatum*, daß eine Längs- und eine Querregeneration nur von einem intakt gebliebenen Anteil des Urmeristems ausgehen kann, welcher oberhalb der jüngsten Blattprimordien gelegen ist und daß sich diese meristematischen Komplexe seitlich der Wundfläche und somit ohne Vermittlung des Kallus zu einem Ersatzvegetationspunkte vorwölben.

Die Regeneration geht sonach in genau derselben Weise wie bei *Phaseolus*-Keimlingen vor sich.

III. Versuche mit Helianthus annuus.

1. Regeneration des Stammscheitels der Keimpflanze.

Die Keimlinge dieser Pflanze sind für Regenerationsversuche weit weniger geeignet als Bohnenkeimlinge. Ihr Vegetationskegel hat nur eine geringe Ausdehnung und ist für Verletzungen umso schwerer zugänglich, als er flach ausgebreitet zwischen den jüngsten Blattanlagen liegt und daher im Binokular nur schlecht hervortritt. Aber gerade der Umstand, daß hier ein anderer Typus einer Vegetationsspitze vorliegt, bestimmte mich zur Wahl dieses Materials; überdies wäre nach den Untersuchungen Peters' ein anderer Regenerationsmodus zu erwarten, da hier das Regenerat durch Vermittlung eines Kallus entstehen sollte.

Wird der terminale Vegetationspunkt in einem entsprechend frühzeitigen Stadium — die benützten Keimlinge hatten zur Zeit der Operation eine Länge von etwa 4 bis 5 *cm* — ganz oder zum Teile entfernt, so entwickelt sich, wie ich im Gegensatze zu Köck (l. c. p. 66) oftmals konstatieren konnte, eine Ersatzknospe in der Achsel der Kotyledonen. Wenn Köck zu einem negativen Ergebnisse gelangte, so ist es wohl darauf zurückzuführen, daß er die Entknospung in einem späteren Entwicklungsstadium vollzog, in welchem die Fähigkeit zur Anlage von Achselknospen bereits erloschen ist. Die Besonderheit unseres Falles liegt ausschließlich darin, daß die Anlage der Kotyledonar-Achselprodukte[1] erst durch die Verletzung des Stammscheitels ausgelöst wird, natürlich nur so lange als noch entsprechend jugendliches Gewebe an der Blattbasis vorhanden ist. Diese erste Anlage, die wegen ihrer geringen Ausdehnung leicht übersehen werden kann, falls nicht Schnittserien zu Gebote stehen, liegt nicht immer genau in der Blattachsel, sondern erscheint mitunter auf die Basis des Kotyledonarstieles etwas hinaufgerückt.

A. Verletzung durch Einstich.

Um den Vegetationspunkt für die gewünschte Art der Verletzung zugänglicher zu machen, wurde der eine Kotyledo und die ersten Laubblattpaare entfernt; trotzdem blieb jeder Versuch, den Vegetationskegel mit einer entsprechend feinen Nadel median anzustechen, vergebens. Die nachträgliche Untersuchung ergab immer wieder, daß die Nadel durch den Widerstand der jüngeren noch über dem Vegetationspunkt zusammenschließenden Anlagen aus ihrer Richtung abgelenkt war. Ich ging schließlich so vor, daß nach Entfernung des einen Kotyledo solange Tangentialschnitte abgetragen wurden, bis der flache Vegetationspunkt erkennbar war, worauf der Einstich ausgeführt wurde. Aber trotz dieser umständlichen Präparation zeigte nur eines von zahlreichen Objekten annähernd den gewünschten Erfolg, während sonst der Stich mehr oder minder weit neben den Initialen vorbeiging und infolgedessen auf die Weiterentwicklung keinen Einfluß ausübte.

Versuch *H I*, c_2; 26./II. — Fixiert nach 3 Tagen.

Die beiden jüngsten zur Zeit der Operation eben angelegten Blätter sind beträchtlich herangewachsen. Der deutlich erkennbare Einstich hat wohl die Initialien selbst kaum getroffen, ist aber in ziemlicher Nähe vorbeigegangen. Wie aus der Verfolgung des Verlaufes der Histogene hervorgeht und namentlich

[1] Es gibt übrigens auch eine durch ihre Mächtigkeit auffallende, völlig unverzweigte *Helianthus*-Rasse, welche auch in den Achseln der Folgeblätter unter normalen Umständen keine Seitenknospen anlegt.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

bei Durchsicht der ganzen Schnittserie deutlich wird, liegt der Scheitel des Vegetationskegels zur Zeit der Untersuchung bei v', somit dem in der Figur (Taf. VI, Fig. 29) rechten Blatte genähert; zu beiden Seiten desselben erheben sich bereits in sanfter Wölbung die Anlagen neuer Blätter. Dieser Vegetationspunkt ist mit dem vor der Verletzung tätig gewesenen jedenfalls nicht identisch, denn dieser muß mit seinem Scheitel genau in der Mitte zwischen den vor dem Einstich angelegten Blättern $b_1 b_1$ gelegen sein. Es hat somit infolge des gegen die linke Seite hin erfolgten Einstiches eine Verlagerung der Initialen oder — was dasselbe bedeutet — eine Verlagerung des Vegetationskegels nach rechts hin stattgefunden. Der Vorgang ist dem bei *Phaseolus*-Keimlingen beobachteten prinzipiell durchaus gleich, nur deshalb weit weniger auffällig, weil sich die Vegetationspunkte bei *Helianthus* nicht kuppelförmig vorwölben.

B. Halbierung des Vegetationskegels.

Die Vorbereitungen zur Operation waren dieselben wie im vorigen Versuch. Von der Stammspitze wurden Tangentialschnitte bis zur Freilegung des flachen Scheitels abgetragen. Ob dieser selbst median halbiert oder vom Schnitte nur tangiert war, konnte leider im Binokular nicht mit Sicherheit erkannt werden. Aus der nachträglichen Untersuchung war erst zu entnehmen, wie tief der Schnitt geführt worden war.

Versuch $H'I$, b_2; 13./II. — Fixiert nach 2 Tagen.

Ein Medianschnitt senkrecht zur Amputationsfläche ist in der Skizze Taf. IV, Fig. 22 wiedergegeben, in welcher der Verlauf der Periklinen und die Lage der Achse (durch die mittlere, stärker ausgezogene Linie) angedeutet ist. Die wachsende Spitze hat sich von der Wundfläche weggewendet. Der Längsschnitt traf den Vegetationskegel außerhalb der jüngsten Blattanlage *bl*, die sich unversehrt weiterentwickelte. Die Vegetationsspitze setzt ihr Wachstum unbeschadet der schweren Verletzung fort. Die Wundfläche selbst ist von Kallus bedeckt, der nicht die geringsten Anzeichen einer beginnenden Neubildung erkennen läßt. Wie der Anschluß des Neuzuwachses, insbesondere des Prokambiums an die Elemente der verletzten Seite zu einem späteren Zeitpunkt vollzogen wird, wurde nicht weiter verfolgt.

Das gleiche Bild der Verletzung mit ihren Folgen habe ich in zahlreichen Fällen erhalten. Sie bieten aber kein weiteres Interesse, da die in ihrem apikalen Teile unverletzte Vegetationsspitze einfach weiterwächst und in normaler Weise Gewebe produziert; von einer Regeneration ist hier keine Rede.

Versuch $H'Ia$; 13./II. — Fixiert nach 3 Tagen.

Der Schnitt ist tiefer eingedrungen als im vorerwähnten Falle, indem ihm noch die jüngste Blattanlage zum Opfer fiel. Es ist somit nur der Teil der Vegetationsspitze, welcher einem vorgewölbten Kegel der äußersten Kuppe entspricht, unversehrt geblieben. Das Ergebnis ist trotzdem das gleiche wie im vorigen Versuche: Weiterwachstum der Spitze, keine Regeneration des amputierten Teiles.

Auch dieser Befund konnte des öfteren bestätigt werden.

Versuch $H'Va$; 12./V. — Fixiert nach 3 Tagen.

Der Schnitt hat den Vegetationskegel an der inneren Ansatzstelle der jüngsten Blattanlage getroffen. Im Anschluß an die Wunde ist ein Komplex von Urmeristemzellen bis in den Bereich der Initialen abgestorben; es fehlt somit die rechte Hälfte des ursprünglichen Scheitels (v in Taf. IV, Fig. 25). Auf der linken Hälfte der Figur ist ein Prokambiumstrang getroffen. Man erkennt mehr oder minder deutlich die Tendenz der Zellenzüge, auf der verletzten Seite gegen links hin zu konvergieren, wo sich etwa in der durch den Aster gekennzeichneten Partie ein neuer Scheitel ausbildet. Bei Verfolgung der Schnittserie wird dieses Ergebnis natürlich wesentlich deutlicher und bestimmter: die unversehrte Hälfte des Vegetationspunktes hat einen Ersatzvegetationspunkt regeneriert.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Versuch $H''I$, a_2; 12./V. — Fixiert nach 3 Tagen.

Mehr als die Hälfte des ursprünglichen Vegetationskegels ist der Amputation zum Opfer gefallen. Der erhaltene Meristemkomplex hat einen Ersatzvegetationspunkt ausgebildet. Das Ergebnis ist noch klarer wie im vorigen Versuche; es wird durch die Fig. 26 und 27, Taf. V, erläutert. Die letztere, welche den etwa bei v' gelegenen Ersatzvegetationspunkt nur tangiert, zeigt deutlich das Konvergieren der Schichten gegen links hin (man verfolge die Zellzüge, welche durch ein * markiert sind), woraus erhellt, daß die Initialen des ursprünglichen Vegetationskegels, die durch den Schnitt entfernt wurden, etwa bei v zu suchen sind. Zu beachten ist dabei, daß sich der der Wunde anliegende Teil des Meristems etwas vorgewölbt hat; er wird der nächsten Blattanlage den Ursprung geben. Fig. 26, welche einen etwas tiefer liegenden Schnitt darstellt, hat dagegen das Regenerat annähernd median getroffen. Daß sich in der Gegend von v' neue Initialen ausgebildet haben, ist unverkennbar. [1]

Das Ergebnis, zu welchem die Versuche mit *Helianthus*-Keimlingen führte, deckt sich somit vollkommen mit den Befunden an *Phaseolus:* Regenerationsfähig ist nur der zwischen den jüngsten Blattprimordien gelegene Anteil des Vegetationspunktes, also nur der äußerste Teil des Urmeristems; die Regeneration des Stammscheitels erfolgt dadurch, daß ein unversehrter Komplex dieser Partie sich zu einem Ersatzvegetationspunkt umbildet. (Vgl. im übrigen die Zusammenfassung auf p. 14 [120].)

2. Regeneration des Infloreszenzscheitels von Helianthus.

Die Regeneration der Blütenköpfchen von *Helianthus* spielt in unserer Frage eine wichtige Rolle; die vorliegenden Angaben bedürfen daher einer ausführlicheren Darstellung.

Die erste Beobachtung verdanken wir Sachs (I, p. 567), der seiner Darstellung die Schilderung einer zufällig aufgefundenen »Monstrosität« eines *Helianthus*-Köpfchens zugrunde legt. Nach seinen durch eine schematische Zeichnung erläuterten Ausführungen war der zentrale Scheitel des in der Mitte der Scheibe gelegenen Vegetationspunktes durch einen Zufall zerstört worden; »das ihn zunächst umgebende junge Gewebe hat die Natur des Vegetationspunktes verloren, sich aber in Form eines Hügels emporgehoben, während an der Basis des letzteren eine Zone embryonalen Gewebes sich herstellte; nur an dieser Zone entstehen nun die Anlagen neuer Blüten und zugehöriger Deckblätter.« Während nun bei ungestörter Tätigkeit des normalen Vegetationspunktes die Blüten in zentripetaler Folge entstehen, verhielt sich dagegen nach der Verletzung der frühere Scheitel so, als ob er der älteste Teil des Hügels wäre. Im Umfange des erwähnten neugebildeten embryonalen Gewebskomplexes stehen sowohl die jüngsten normal gebildeten als auch die jüngsten abnorm gebildeten Blütenanlagen. Es hat sich also gewissermaßen das organische Zentrum nach außen verschoben; die Blütenentwicklung ist aber nach wie vor eine progressive.

Wenn dieser Fall der Wundheilung in der Literatur als Beispiel echter Restitution hingestellt wird, so ist dagegen einzuwenden, daß nach Sachs' Darstellung die Regeneration gar nicht von der Wundfläche ausgeht, daß sich vielmehr unterhalb derselben eine Art interkalaren Meristems ausgebildet hat. Goebel (I, p. 214) faßt es auch als solches auf und vergleicht es direkt mit dem Wurzelmeristem, das nach unten hin Gewebe der Wurzelhaube, nach oben den Wurzelkörper bildet. Die Hemmung, welche das in den Boden vordringende Wurzelmeristem infolge des Bodenwiderstandes erleidet, soll in derselben Weise zur Ausbildung eines interkalaren Meristems geführt haben wie die Verletzung des Stammeristems bei *Helianthus*.

---

[1] Vgl. auch p. 24 [130].

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Nach Goebel spricht der Sachs'sche Befund überdies dafür, daß die Meristemzellen nicht schon selbst polar differenziert sind — die Entwicklungsfolge der nach der Verletzung entstandenen Blüten ist im Hinblick auf den ursprünglichen Vegetationspunkt anscheinend zentrifugal geworden — die anscheinende Polarität des Meristems vielmehr durch die älteren Teile bestimmt wird. Ich komme auf diese Fragen nach Schilderung der eigenen Befunde zurück.

In der Folge ist es bekanntlich Kny gelungen, durch künstliche Einschnitte in jugendliche Köpfchenanlagen die Ausbildung von Doppelköpfchen experimentell zu veranlassen. Damit war die Existenz einer Längsregeneration festgestellt. Da jedoch nur die fertigen Entwicklungszustände Monate nach der Verletzung zur Untersuchung kamen, läßt sich der Modus der Regeneration nicht mehr erkennen und die Frage, ob eine echte Regeneration wie bei der Wurzel vorlag, nicht entscheiden.

Peters hat die Regenerationsversuche an *Helianthus*-Köpfchen mit gleichem Erfolge wiederholt und den Ausheilungsprozeß in diesem Falle und bei *Polygonum cuspidatum* sehr eingehend anatomisch verfolgt. Hier interessieren uns nur die bezüglich der Regeneration der Stammspitze erzielten Ergebnisse, von denen die wichtigsten dem der Arbeit beigegebenen Resumé wörtlich entnommen seien:

»Alle durch den Stich freigelegten Gewebe, auch die des Stichkanals, reagieren auf die Verletzung mit Bildung eines Kallus, des Primärkallus.«

»Die eine gewisse Zeit vor Anlage der Köpfchen verletzten Pflanzen regenerieren aus dem Kallus[1] der Stammspitze die verlorene Hälfte des Vegetationspunktes.«

»Die nach Anlage der Köpfchen verletzten Pflanzen regenerieren an Organen nur Zungenblüten und die obersten Deckblätter. Eine kurze Strecke der obersten regenerierten Gewebe dieser Pflanze kann regelmäßig sein, gewöhnlich sind auch oben die Gewebe nicht in normaler Ausbildung regeneriert.«

»Die meristematische Stammkuppe, aus welcher im normalen Entwicklungsgange noch Organe und Gewebe sich bilden, regeneriert am besten: Normale Organe und Gewebe können aus ihr neugebildet werden.«

Trotz der zweifellos sorgfältigen und detaillierten Untersuchung können diese Befunde nicht als einwandfrei bezeichnet werden; es fehlt eine genauere Untersuchung über die Art und Weise des Zustandekommens der Regeneration. Der Verfasser untersuchte die Entwicklung der nach einem zentralen Einstich mit einer feinen Lanzette auftretenden Wundgewebe nach drei und nach acht Tagen. Im ersten Fall sind die Wundgewebe »naturgemäß überall weniger stark entwickelt«, 300 μ unter der Stammspitze findet sich »ein etwa 100 μ dicker, anscheinend meristematischer, jedenfalls aber gerbstoffreicher Kallus« (p. 49); von einer Regeneration des Stammscheitels war natürlich noch nicht die Rede. Bei dem älteren Material ist hingegen die Regeneration bereits fertig vollzogen: »Die Hälften des Vegetationspunktes sind zu zwei selbständigen aber noch nicht ganz regelmäßigen Stammspitzen regeneriert« (p. 47). Daß die Stammspitzenhälfte regenerierte, in dem Sinne, daß die verlorengegangene Hälfte neu gebildet wurde, geht aus diesen Befunden ebensowenig hervor als die Art und Weise wie die Regeneration aus einem Kallus erfolgt. Daß eine Regeneration im weiteren Sinne stattgefunden hat, unterliegt keinem Zweifel; fraglich ist es jedoch, ob sie als »echte« Regeneration (Restitution im Sinne Küster's) zu gelten hat. Meine anfänglichen Zweifel an der Richtigkeit der von Peters gegebenen Deutung wurden durch die oben mitgeteilten Befunde an anderen Objekten, darunter den Keimlingen derselben Pflanze, nur bestärkt, da sonst eine Restitution durch Vermittlung des Kallus nie zu beobachten war. Ich zog daher auch diesen Fall in den Bereich meiner Untersuchungen.

Eine Anzahl von Blütenknospen wurde durch Anstechen mit einer Nadel oder einer feinen Lanzette oder durch möglichst exaktes Halbieren der ganzen Knospe verletzt.

Die Veränderung des Stammvegetationskegels beim Übergang zur Bildung des Blütenköpfchens hat schon Sachs (I, p. 560) geschildert. Darnach flacht sich der Vegetationspunkt zu dieser Zeit zu einer fast ebenen Scheibe — ich will sie im Folgenden »Vegetationsscheibe« nennen — ab.

---

[1] Von mir gesperrt.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Erst nach Erreichung des scheibenförmigen Stadiums wurde die entsprechende Operation vollzogen, nachdem vorher die Hüllblätter vollständig oder doch zum größten Teil entfernt worden waren, um die Verletzung mit größerer Sicherheit vornehmen zu können. Wie sich herausstellte, entwickeln sich die Köpfchen unbeschadet der schweren Operation ohne jeden Schutz weiter. Bei einem Durchmesser der Vegetationsscheibe von 10 bis 15 *mm* war die ganze meristematische Fläche bereits von Blütenanlagen bedeckt; ein operativer Eingriff in diesem Stadium hat nur die Entwicklung von Wundgewebe zur Folge, löst aber keine regenerativen Vorgänge mehr aus, die Entwicklung nimmt ihren normalen Verlauf. Dasselbe ist auch — wenigstens scheinbar — noch in jüngeren Stadien, bei einem Durchmesser von etwa 5 *mm* aufwärts der Fall, obgleich hier mit der Lupe erst die randständigen Blütenanlagen hervortreten. Ein Regenerationserfolg ist hingegen bei noch jüngeren Infloreszenzanlagen von einem Durchmesser von 2 bis höchstens 4 *mm* mit Sicherheit zu erwarten, solange noch keine oder nur die ersten Reihen der Blütenanlagen beobachtet werden können, also im »jüngsten« Blütenköpfchen, wie schon Kny und Peters bemerkten.

Die Beobachtungen an fertigen Entwicklungszuständen bestätigen durchaus die bereits vorliegenden Angaben: die Natur der regenerierten Seitenorgane hängt vom Zustand der Infloreszenzanlage zur Zeit der Verletzung ab. Ich kann mich somit auf die Besprechung einiger weniger Fälle beschränken, aus welchen der Erfolg von Einstichverletzungen zu entnehmen ist, die bisher noch nicht untersucht wurden. Der Effekt ist übrigens ganz analog dem, der nach Halbierung des Scheitels beobachtet wurde. Fig. 4, Taf. I stellt ein in sehr frühzeitigem Entwicklungsstadium mit feiner Nadel angestochenes Köpfchen dar; man beobachtet deutlich in der Mitte der Infloreszenz in der Umgebung der Einstichstelle die Entwicklung einer Anzahl grüner, derber Hüllblätter, die sich nur durch geringe Größe und stumpfere Form von den typischen Hüllblättern unterscheiden. Wird die Verletzung in einem etwas späteren Stadium angebracht, so treten in der Peripherie der Wunde dagegen Randblüten (Fig. 5) auf, und zwar zu einer Zeit, in welcher die inneren Scheibenblüten noch nicht entwickelt sind. Es wird somit nicht nur die Art der Anlagen im Umkreis der Wunde durch die Verletzung beeinflußt, sondern auch ihre Entwicklung wesentlich beschleunigt. Mit der Größe der Wunde nimmt auch die Zahl der abnormen Anlagen zu.

In einem noch späteren Stadium ist der Erfolg der Verletzung im fertigen Zustande kaum oder überhaupt nicht mehr zu erkennen. Fig. 6, Taf. I gibt einen Längsschnitt durch ein aufgeblühtes Köpfchen wieder, das mit Hilfe einer sehr zarten Lanzette angestochen war; der Schnitt steht senkrecht zum Einschnitt. Man erkennt deutlich, wie sich in der Peripherie der Wunde ein blütentragender Wulst ausgebildet hat, welcher einen Teil der Blüten in den erweiterten Stichkanal hineindrängt, die dadurch an ihrer Entfaltung behindert sind. Die Untersuchung mit der Lupe ergibt das Vorhandensein von ziemlich verkümmerten Strahlblüten am innersten Wulstrande. Wären nur mehr Scheibenblüten regeneriert worden, so wäre die Regeneration überhaupt nicht mehr nachweisbar, umso weniger, wenn die Anlage der inneren, normalen Blütenkreise mit der der abnormen Blüten im Umkreis der Wunde zeitlich zusammentrifft, so daß auch der Unterschied in der Größe und der Zeit des Aufblühens wegfällt. Sind sämtliche Blüten zur Zeit der Verletzung bereits angelegt, dann hat die Wunde natürlich tatsächlich keinerlei Einfluß mehr auf die Organbildung; die Entwicklung verläuft dann durchaus normal, der Defekt ist am aufgeblühten Köpfchen noch unverändert wahrnehmbar, abgesehen davon, daß sich die Wunde wie immer infolge des allseitigen Wachstums bedeutend vergrößert hat.

Wesentlich instruktiver gestaltet sich die Untersuchung früherer Entwicklungsphasen.

Die Entwicklung der unverletzten Infloreszenz geht in der Weise vor sich, daß die Hüllblätter sowie die Spreuschuppen mit den in ihren Achseln angelegten Blütenknospen vom Rande gegen die Mitte der Scheibe hin in streng zentripetaler Folge ausgebildet werden. Untersucht man ein halbiertes oder in anderer Weise verletztes Köpfchen einer im Freiland kultivierten Pflanze nach etwa 10 bis 14 Tagen, so beobachtet man, daß die ganze Wundfläche von einem Kallus bedeckt ist. Das unversehrt gebliebene Meristem hat sich am Wundrande schwach wulstartig vorgewölbt und läßt nun an dieser Stelle Blatt- und Blütenanlagen erkennen. Die Entwicklungsprozesse am Wundrande (das heißt die Bildung von Seitenorganen) erfahren

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

somit an dieser Stelle eine beträchtliche Förderung. Das Ergebnis ist von der Form der Wunde ganz unabhängig. Bei Stichwunden kommt es häufig vor, daß die Wunde Einrisse in das umgebende Meristem aufweist, die sich mit zunehmendem Wachstume vergrößern und erweitern; unversehrte Meristemlappen, gelegentlich auch fast völlig isolierte aber intakte Komplexe springen dann gegen den Stichkanal vor. Soweit sie an die Wunde grenzen, sind sie von einem Saum von Blütenanlagen umgeben.

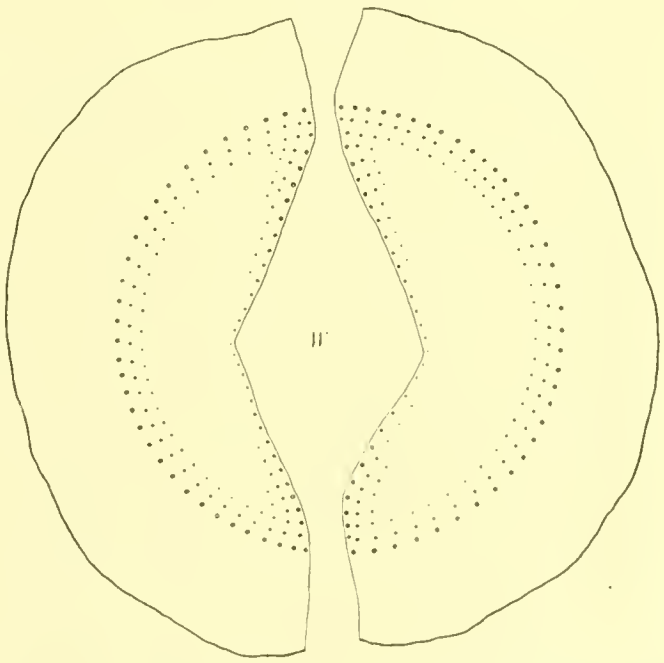
Wenngleich es somit am Wundrande zu einer abnorm frühzeitigen Anlage von Blüten kommt, so ist doch auch hier die akropetale Entwicklungsfolge beibehalten, was am Flächenbilde halbierter Köpfchen am deutlichsten hervortritt. Sowie von der Peripherie her die Anlagen gegen die Mitte zu weiterschreiten, so beobachtet man, daß an der, das Köpfchen spaltenden Schnittlinie die Blütenanlagen vom Rande gegen das Zentrum an Größe abnehmen. Der Wundrand verhält sich nun genau so wie ein normaler Rand eines Köpfchens: die Blütenbildung schreitet gegen die Mitte des halbierten Köpfchens in akropetaler Richtung fort. Die Mitte der Scheibenhälfte wird mit anderen Worten das organische Zentrum, um welches herum sich die Blüten (beziehungsweise Hüllblätter) gruppieren. Haben sich infolge der Verletzung Lappen oder größere Inseln unversehrten Meristems gebildet, so können diese wieder für sich ein selbständiges Bildungszentrum abgeben.

Besser als umfangreiche Beschreibungen wird das nebenstehende Schema die Entwicklungsfolge in der Anlage der Blüten vor Augen führen, wobei die an Größe abnehmenden Punkte die Blütenanlagen abnehmenden Alters darstellen sollen.

Man ersieht daraus, daß die normale Entwicklung progressiv (zentripetal) fortschreitet, daß aber die Anlage der Blüten längs des Wundrandes *W* und von hier aus gegen die Mitte des unversehrten Meristems in gleichem Sinne erfolgt.

Zur weiteren Erläuterung mögen einige Einzelfälle an Längsschnitten dargestellt werden. Fig. 28, Taf. VI gibt das Verhalten eines Köpfchens wieder, das 12 Tage vorher durch einen zentralen Einstich

Fig. 2.



verletzt worden war. In der Mitte des Köpfchens ist noch deutlich die vom Einstich herrührende Wundnarbe (*W*) zu erkennen; von der Peripherie her wurden eine Anzahl Blüten in progressiver Folge angelegt ($h_1 - h$). Das Meristem, welches dem Wundrande anliegt, hat sich etwas vorgewölbt und an seiner inneren Peripherie gleichfalls Blütenanlagen (b') hervorgebracht, die sich somit vorzeitig entwickelt haben. Ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium ist in Fig. 23, Taf. IV skizziert, welche nur einen Teil des Köpfchens zur Darstellung bringt. Von den normal angelegten Blüten sind nur die innersten Reihen

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

($h_4 - h_1$) wiedergegeben. In diesem Falle sind auch von der Wundfläche her bereits eine Anzahl Blütenanlagen entwickelt ($h'_6 - h'_1$); wie man sieht, ist auch ihre Entwicklungsfolge eine progressive, natürlich nicht in bezug auf den ursprünglichen, durch den Einstich zerstörten Scheitel, sondern im Hinblick auf das neu aufgetretene bei v' gelegene organische Zentrum. Nicht selten treffen wir an Serienschnitten Bilder wie in Fig. 25, Taf. IV. Hier ist ein unversehrter Meristemlappen im Schnitt getroffen, der beiderseits von Wundgewebe flankiert wird. Deutlich ist an beiden Wundrändern die Förderung der Blütenanlagen zu erkennen; es ist der erhaltene Meristemkomplex gewissermaßen zu einer selbständigen Infloreszenz geworden, insoferne als die Anlage der Blüten auch an diesem engbegrenzten Bezirk von dessen Peripherie gegen das eigene Zentrum hin orientiert fortschreitet.

Auf Grund dieser Beobachtungen können wir uns nun leicht eine Vorstellung über das weitere Schicksal der operierten Infloreszenzen machen. Wurde das Köpfchen frühzeitig durch einen radialen Längsschnitt gespalten, so müssen sich zwei selbständige Köpfchen ausbilden, wie es in den Versuchen von Kny und Peters der Fall war. Je weiter die Blütenanlage zur Zeit der Operation vorgeschritten war, desto mehr muß sich das Bildungszentrum (das heißt der Scheitel des Ersatzvegetationspunktes) der Mitte des Wundrandes nähern, desto exzentrischer erscheinen die fertigen Köpfchen. War hingegen ein Einstich angebracht worden, der nur die noch nicht differenzierte Mitte der Köpfchenanlage traf, so ist zu erwarten, daß sich im ganzen Umkreise der Wundfläche Hüllblätter beziehungsweise Strahlblüten entwickeln. Einen derartigen Fall gibt Fig. 4, Taf. I wieder. Das organische Zentrum — um bei dem hier allerdings nicht mehr zutreffenden Ausdrucke zu bleiben — ist somit ringförmig ausgebildet.

Vergleichen wir unsere Befunde mit der von Sachs gegebenen Darstellung, so liegt die wesentlichste Differenz darin, daß Sachs irrtümlich ein interkalares Meristem an der Basis der von ihm beobachteten zentralen Kuppe zu sehen glaubte; da ihm nur ein Objekt in weit vorgeschrittenem Zustande zur Untersuchung vorlag, ist ein solches Versehen leicht begreiflich. Das Auftreten der beschriebenen Kuppe ist jedenfalls nur die Folge einer besonderen Art der Verletzung und für den Regenerationsprozeß von keinerlei Bedeutung. Ist die angebrachte Verletzung sehr seicht, so daß die tiefer situierten, aber noch wachsenden Gewebe ihren Zusammenhang bewahren, so erklärt sich die Entstehung der Kuppe ohneweiters als mechanische Folge des Wachstums in radialer Richtung; da die Wundnarbe selbst dem Wachstume nicht entsprechend folgeleisten kann, so müssen die wachsenden Gewebe um Platz zu gewinnen nach oben ausbiegen.

Die von Goebel an die Sachs'sche Deutung angeknüpften Bemerkungen haben mit der veränderten Sachlage natürlich auch ihre Gültigkeit verloren. Von einer Umkehr der Polarität (vgl. p. 19 [125]), die Goebel auf Grund der Sachs'schen Darlegung annehmen mußte, ist nach unseren Beobachtungen keine Rede; sie wäre nur dann vorhanden, wenn die erwähnte »Kuppe« den Charakter eines Vegetationskegels hätte, was ebensowenig zutrifft wie das Auftreten des interkalaren Bildungsgewebes. Die Entwicklungsfolge ist nach wie vor progressiv nur insoferne geändert, als sie jetzt vom Scheitel des allein tätigen »Ersatzvegetationspunktes« beherrscht wird, während sie sich vor der Operation nach dem terminalen Vegetationspunkt richtete. Von einer Veränderung der Polarität könnte man (in einem etwas anderen Sinne) höchstens insoferne sprechen, als die Deszendenten derselben Zelle die bei normaler Entwicklung eine Polarisation im Sinne des terminalen Vegetationspunktes gezeigt hätten, nach Auftreten des »Ersatzvegetationspunktes« sich nach diesem richten; in bezug auf den verletzten oder nicht mehr tätigen Vegetationspunkt ist wohl eine Umpolarisierung oder vielleicht besser gesagt Umorientierung ihrer Polarität eingetreten, das heißt aber nichts anderes, als daß die Polarität einer Zelle durch die Lage oder die Tätigkeit des Vegetationspunktes beziehungsweise seiner Initialen bestimmt wird, dessen Bereich sie angehört. Es hat den Anschein, als wäre die Polarität durch die Richtung des dem tätigen Initialenkomplex zugeführten Nahrungsstromes bedingt, doch ist die gesetzmäßige Lenkung der Nahrungszufuhr offenbar bereits ein sekundäres Moment, das seinerseits wiederum durch die Aktivität der in lebhafter Teilung begriffenen Initialengruppe bestimmend beeinflußt wird. Durch ihre Tätigkeit wird der Grund gelegt für

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

die Anordnung, spezifische Form, Symmetrie und Polarität der sich entwickelnden Elemente; man könnte sie direkt als formative Zentren bezeichnen.

Was die Angaben Peters' über Organregeneration am *Helianthus*-Köpfchen betrifft (vgl. p. 19 [125]), so kann ich sie im allgemeinen bestätigen; unzutreffend ist nach meinen Beobachtungen nur die Vorstellung, daß eine Längsregeneration des halbierten Köpfchens »aus dem Kallus« vor sich geht. Die fehlende Hälfte des Vegetationskegels wird überhaupt nicht ergänzt, es wächst vielmehr der erhaltene Teil des Meristems zu einer neuen Vegetationsscheibe aus, die ihrerseits in normaler Weise Organanlagen und Gewebe produziert.

Ohne auf die von Peters sorgfältig studierte Geweberegeneration bei *Helianthus* einzugehen, eine Frage, welche ich als außerhalb des gesteckten Rahmens liegend nicht eingehender untersuchte, möchte ich in diesem Zusammenhange nur der angeblichen Regeneration der Epidermis gedenken.

Peters konstatierte, daß sowie im ganzen die Regelmäßigkeit der regenerierten Gewebe von oben nach unten hin abnimmt, auch die Epidermis allmählich in gleicher Richtung Borsten, Haare und Spaltöffnungen verliert. »Die Dimensionen der Zellen werden unregelmäßiger, es findet abnormale Verdickung besonders der Längsradialwände statt.« Überdies treten Längsrippen und in der Richtung des Organs gestreckte Korkwülste auf (vgl. Peters, insbesondere p. 53*f*, 57, 111), welche die Unregelmäßigkeit noch vergrößern. Das Äußere der Erscheinung kann ich vollkommen bestätigen. Besonders auffällig und überraschend war das Bild, welches eine in frühem Entwicklungszustand zentral angestochene Infloreszenzachse darbot. Das entfaltete Köpfchen wies einen über 10 *cm* tief in die Achse eindringenden, fast im ganzen Verlauf nach außen hin geschlossenen Stichkanal auf, der von einigen Korkleisten abgesehen von einer glatten, »inneren« Epidermis bekleidet war. Stomata fehlten in der ganzen Ausdehnung völlig; die auf der Außenseite vielgestaltigen Trichome (Borsten, Drüsenhaare) mangelten der Innenseite gleichfalls gänzlich oder waren nur zu kümmerlicher Ausbildung gelangt. Die von Peters erwähnten Längsrippen traten namentlich an Querschnitten (vgl. Taf. VI, Fig. 30 und 31) deutlich hervor, an welchen auch der im allgemeinen zartere Bau und die unregelmäßigere Anordnung der Oberhautzellen der Innenseite auffällt.[1]

An Stelle der auf einem basalen Zellpolster stehenden derben Trichome sind stellenweise nur die »Polster« selbst zur Entwicklung gekommen, während die Ausbildung der eigentlichen Haarzelle unterdrückt ist. Die gefältelte Kutikula zieht sich stellenweise zwischen die Seitenwände der Epidermiszellen hinein und dringt bis in die subepidermale Zellschichte vor. Die Bildung der Kutikularsubstanz setzt, wie man an entsprechend klaren mit Sudan gefärbten Schnitten erkennen kann, beiderseits der Mittellamelle ein, die zunächst noch als feine, helle Linie zwischen den tingierten Kutinschichten zu erkennen ist (siehe Fig. 30 *a*, Taf. VI).

In Fig. 32 und Fig. 33 sind Flächenschnitte der Epidermis des Stammes von der Innen- und Außenseite nebeneinandergestellt, welche der gleichen Querzone entstammen. Um einen leichteren Vergleich zu ermöglichen, wurde auch von der Außenseite eine trichomfreie Partie zur Darstellung gewählt. Trotz des kleinen Ausschnittes fällt die größere Unregelmäßigkeit der »inneren« Epidermis auf, die an größeren Partien natürlich noch viel charakteristischer hervortritt; die Zellen sind bald im Sinne der Achse, bald schräg gegen sie orientiert. Gegenüber der äußeren typischen Oberhaut sind sie überdies im Durchschnitt beträchtlich kleiner und weniger stark getüpfelt. Auch im Zellinhalte treten deutliche Unterschiede hervor, die aber nicht weiter untersucht wurden. Die Differenzen erstrecken sich übrigens auch auf das subepidermale Kollenchym, das auf der Innenseite zarter und unregelmäßiger angeordnet ist. Trotz der bestehenden ansehnlichen Unterschiede ist jedoch — was mit besonderem Nachdrucke hervorgehoben sei — die Entstehung der inneren Epidermis und des anschließenden Kollenchyms eine durchaus normale; von einer Geweberegeneration ist hier keine Rede. Ist die Verletzung hinreichend frühzeitig angebracht, so werden eben nicht allein Hüllblätter und Blüten, sondern auch Achsen-

[1] Die Unregelmäßigkeit ist stellenweise noch auffälliger als in dem in Fig. 30 wiedergegebenen Querschnitt.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

teile in der Umgebung des Wundrandes von Seiten des »Ersatzvegetationspunktes« in durchaus normaler Weise angelegt. Die Epidermis der sich streckenden Achse ist aus dessen Dermatogen hervorgegangen und keinesfalls ein Regenerationsprodukt.[1] Worauf die beobachteten Differenzen in der anatomischen Ausbildung der Gewebe zurückzuführen sind, entzieht sich derzeit unserer Erkenntnis; es wäre vom Standpunkte der experimentellen Anatomie eine dankenswerte Aufgabe, an unserem Objekte die Bedingungen für die verschiedene Ausbildung der Oberhaut speziell für die Unterdrückung der Trichomentwicklung des näheren zu untersuchen.[2]

Vergleichen wir zum Schlusse das regenerative Verhalten der Infloreszenzanlage mit den Ergebnissen, welche an Sproßvegetationspunkten in der vegetativen Region erzielt wurden, so ergibt sich eine vollkommene Übereinstimmung. Indem sich am Wundrande der Meristemscheibe des *Helianthus*-Köpfchens »vorzeitig« Blatt- und Blütenanlagen entwickeln, wird ein neues Organisationszentrum geschaffen; es wird mit anderen Worten der tätige Scheitel gegen die Mitte des erhalten gebliebenen Meristemkomplexes verschoben oder — um die frühere Ausdrucksweise beizubehalten — es wird auch hier aus dem unversehrt gebliebenen Meristem ein neuer Ersatzvegetationspunkt herausdifferenziert.

IV. Über die Differenzierung des „Ersatzvegetationspunktes".

Wir konnten in allen untersuchten Fällen übereinstimmend konstatieren, daß aus dem bei der Verletzung unversehrt gebliebenen Meristem ein neuer Ersatzvegetationspunkt entwickelt wird. Dieser Vorgang setzt natürlich voraus, daß infolge der Verletzung Vermehrung, gegenseitige Lagerung und Wechselbeziehung der Deszendenten des verfügbaren Meristemkomplexes in andere Bahnen gelenkt wird. Von diesen intimeren Vorgängen, welche dem Regenerationsprozesse zugrunde liegen, war bisher noch nicht die Rede; eine genauere Untersuchung lag auch nicht in meiner Absicht. Nur eine Frage soll hier kurz berührt werden.

Wie ein Blick auf die beigegebenen Figuren (vgl. zum Beispiel Fig. 13, Taf. II; Fig. 14 und 17, Taf. III), ergibt, erfolgt die Differenzierung des Ersatzvegetationspunktes exogen. Daraus erhellt, daß das ursprüngliche Dermatogen die neuen Dermatogeninitialen geliefert hat. Bezüglich der Periblem- und Plerominitialen liegen jedoch zwei Möglichkeiten vor: die neuen Initialen könnten aus den analogen Histogenen des ursprünglichen Scheitels hervorgegangen sein, also in einem, wenn auch nicht unmittelbaren entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang mit den ursprünglichen Initialen stehen oder sie könnten ganz unabhängig von diesen entstanden sein. Eine direkte Entscheidung wäre, wenn überhaupt möglich, äußerst schwierig und zeitraubend, da sie exakte Medianschnitte voraussetzte, deren Erzielung schon unter normalen Umständen mit ansehnlichen technischen Schwierigkeiten verknüpft ist; einen Schnitt aber, der gleichzeitig ursprünglichen Scheitel und Regenerat median trifft, zu erhalten, ist geradezu aussichtslos. Die Frage läßt sich jedoch auch auf indirektem aber viel einfacherem Wege entscheiden. Das Periblem, das den Scheitel des Vegetationskegels in einfacher Lage überkleidet, wird gegen dessen Basis hin drei- (bis mehr)-schichtig. Entsteht nun der Ersatzvegetationspunkt an einer solchen Stelle und würden die neuen Plerominitialen aus den Elementen des ursprünglichen Pleroms hervorgehen, so müßte das Periblem, beziehungsweise dessen Initialen am Scheitel des Regenerates mehrere Lagen einnehmen; ist hingegen auch am Ersatzscheitel an einem annähernd medianen Schnitte nur eine einzige Periblemlage vorhanden, so erhellt schon daraus mit Sicherheit, daß die neuen Plerominitialen sich aus den tieferen Lagen des Periblems entwickelt haben müssen.

Ich verweise insbesondere auf die Fig. 26 und 27 (Taf. V), welche Schnitte aus dem regenerierten Scheitel von *Helianthus* darstellen. In Fig. 28 ist die Anlage des neuen Scheitels tangiert. Man erkennt an

[1] Der von Vöchting studierte Fall der Epidermisregeneration bei »Kohlrabi« (p. 73 ff.) liegt somit vollkommen anders, wenigstens an den eingehend untersuchten Seitenknollen (p. 77): Die Epidermis entsteht hier aus dem Kork.

[2] Äußere Bedingungen scheinen in diesem Falle wenn überhaupt so doch nur eine ganz untergeordnete Rolle zu spielen.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

dem Verlauf der Periklinen an dieser Stelle noch deutlich das Konvergieren der Zellzüge gegen die Stelle des ursprünglichen Vegetationspunktes, also gegen *v* hin (vgl. die Darstellung auf p. 18 [124]).

Die zweite Figur stellt einen etwas tiefer gelegenen Schnitt dar; hier konvergieren die Zellreihen von beiden Seiten her gegen den Ersatzvegetationspunkt *v'*. Die Periblemreihen — die Abgrenzung gegen das Plerom ist etwas stärker ausgezogen — lassen sich ungezwungen verfolgen und weisen auf eine durch einen besonders großen Zellkern ausgezeichnete Zelle als Initialzelle hin. Sind auch die Plerominitialen nicht mit der gleichen Deutlichkeit zu erkennen, so geht doch aus der ganzen Disposition der Zellen unzweifelhaft hervor, daß sie sich aus der ursprünglich zweiten, vielleicht auch dritten Periblemreihe herausdifferenziert haben. Die gleiche Tatsache konnte ich wiederholt nicht nur bei *Helianthus*, sondern auch bei *Phaseolus* und *Polygonatum* beobachten.

In diesem Verhalten liegt ein neuer Beweis für die potentielle Gleichartigkeit der Periblem- und Pleromelemente im Bereiche des äußersten Vegetationskegels. Die Deszendenten der Periblem- und Plerominitialen sind mit anderen Worten zunächst äquipotent. Ob eine solche potentielle Gleichartigkeit auch zwischen Dermatogen und Periblem vorhanden ist, vermögen unsere Untersuchungen natürlich nicht zu entscheiden, da letzteres gar nicht in die Lage kommt, das Dermatogen zu ersetzen.[1]

Was die Bedingungen des Auftretens der Ersatzbildungen in unserem Falle betrifft, so will ich mich auf einige kurze Bemerkungen beschränken, ohne die oft diskutierte Frage eingehender zu behandeln.[2]

Wie wir gesehen haben, ist jeder Meristemkomplex von entsprechender Ausdehnung im Bereiche der äußersten Vegetationsspitze zur Bildung eines individualisierten Vegetationskegels befähigt, doch wird diese Fähigkeit erst durch die angebrachte Verletzung ausgelöst. Sollen wir auch hier stoffliche Beziehungen zwischen den einzelnen Bezirken eines Vegetationskegels annehmen, deren Störung die Entwicklung eines isolierten Meristemteiles zu einem neuen Vegetationspunkte auslöst? Denkbar wäre es wohl, daß die von Goebel vertretene Ernährungstheorie auch auf unseren Fall anwendbar ist. Man könnte sich vorstellen, daß im normalen Vegetationskegel ein osmotisches Gefälle besteht, das gegen die Initialen hin an Höhe zunimmt, so daß diese als osmotisches Zentrum fungieren. Werden sie verletzt oder amputiert, so werden nun andere Teile des erhalten gebliebenen Meristems ihre relative osmotische Überlegenheit zur Geltung bringen; es wird die Stoffverteilung auf diese Stellen hin zentriert. Dank dieser Förderung wachsen sie zu neuen Vegetationspunkten aus oder es entsteht nur ein einziger Ersatzvegetationspunkt, wenn, wie es die Regel sein wird, die stärkere Förderung eines bestimmten Komplexes die Entwicklung der übrigen Meristembezirke unterdrückt.

Eine solche Vorstellung könnte wohl zur Not die selbständige Entwicklung eines intakt gebliebenen Meristemteiles veranschaulichen, ist aber kaum geeignet, das Wesentliche an der Sache befriedigend zu erklären. Es handelt sich eben nicht nur um das Weiterwachsen des restlichen Meristemkomplexes, sondern auch um dessen harmonische Umbildung zu einem neuen Vegetationskegel, was nur durch eine bestimmte Regulierung der Teilungsfolge und Teilungsrichtung der Zellen möglich ist. Hier und in anderen Fällen der Regeneration ist meines Erachtens scharf zu unterscheiden zwischen Anlage und Entwicklung der Anlage. Die Ernährungstheorie, welche hauptsächlich auf den Erscheinungen des Austreibens der Organanlagen fußt, betrifft nur den zweiten Punkt.

In diesem Zusammenhange verdient das Verhalten des *Helianthus*-Köpfchens nach erfolgter Verletzung besonderes Interesse. Wir beobachteten, daß die Wundränder in ihrer Entwicklung gefördert sind, was sich in der vorzeitigen Organanlage an diesen Stellen äußert. Indem nun die Entwicklung vom Wund-

---

[1] Ich muß mich leider mit diesen wenigen Andeutungen über diesen Gegenstand begnügen. In der Wurzel, welche derartigen Untersuchungen viel leichter zugänglich ist, scheinen die Verhältnisse etwas anders zu liegen. Nach Němec (l. c., p. 313, vgl. auch p. 254 f.) kann hier das Dermatogen weder Periblem noch Pleromelemente bilden, während das Periblem direkt aus sich heraus Dermatogen zu differenzieren vermag, nicht aber das Plerom. Eingehendere vergleichende Untersuchungen über die Beteiligung der Elemente des Stammvegetationspunktes am Regenerationsvorgange wären sehr erwünscht. Es wäre dabei besonders zu beachten, ob und in welchem Maße Entdifferenzierungsvorgänge an der Neubildung der Histogene beteiligt sind.

[2] Vgl. die Diskussion bei Jost (p. 446); hier auch weitere Literatur.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

rande aus in gleicher Weise wie vom unversehrten Köpfchenrande allmählich gesetzmäßig fortschreitet, wird der in der Differenzierung zurückbleibende, also am längsten im ursprünglichen embryonalen Zustande verharrende Teil zum Scheitel des Ersatzvegetationspunktes. Die Frage ist nur, worauf die Entwicklungsförderung am Wundrande zurückzuführen ist. Daß eine gesteigerte Stoffzufuhr an diese Stellen die primäre Ursache der Entwicklungsförderung sein sollte, halte ich kaum für wahrscheinlich; ich glaube eher, daß die infolge der Störung des normalen Gewebeverbandes veränderten Spannungsverhältnisse dabei eine maßgebende Rolle spielen. Eine experimentelle Entscheidung ist derzeit nicht möglich; für derartige Studien in dieser Frage sei jedoch das Kompositenköpfchen besonders empfohlen.

Ganz unabhängig von diesem Problem ist die Frage nach den Bedingungen, welche über die Qualität der am Vegetationspunkte entstehenden Organe entscheiden. Es ist jedenfalls höchst auffällig und beachtenswert, daß das Ersatzköpfchen an dem der Wunde zugekehrten Rande je nach dem Zeitpunkte der Verletzung Hüllblätter oder Deckblätter mit Blütenanlagen produziert, wie bereits von Kny und Peters angegeben wurde und was ich durchaus bestätigen kann. Sind zur Zeit der Operation die Hüllblätter an der Peripherie bereits angelegt, so unterbleibt ihre Bildung am Regenerat; es setzt von Anfang an die Bildung von Rand- (Strahl-) blüten ein. In jedem Zeitpunkte der fortschreitenden Entwicklung ist somit das Köpfchen nur zur Bildung bestimmter Organe von unter sich gleicher Dignität befähigt. Wenn man will, kann man in diesem Verhalten eine Stütze der Theorie der organbildenden Stoffe erkennen.[1]

V. Zusammenfassung der Ergebnisse über Regeneration des Stammscheitels.

Ist die Zahl der in den Bereich der Untersuchung gezogenen Objekte nur eine kleine, so vertreten sie doch recht verschiedenartige Typen. Zur Untersuchung gelangte ein flacher und ein kuppelförmiger Vegetationskegel eines dikotylen Keimlings (*Helianthus* beziehungsweise *Phaseolus*), ein Vertreter einer Monokotylen (*Polygonatum*) neben dikotylen Formen, der Vegetationsscheitel eines Rhizoms (*Polygonatum*) und einer Infloreszenzachse (*Helianthus*-Köpfchen) neben solchen oberirdischer, vegetativer Achsen. Da die Regenerationsversuche am Stammscheitel durchaus verschiedenartiger, ziemlich willkürlich herausgegriffener Objekte zu vollkommen übereinstimmenden Ergebnissen führten, so kann der beobachtete Vorgang wohl als Regel angesehen werden, womit nicht gesagt sein soll, daß sich jeder Stammscheitel dem gleichen Regenerationsschema unterordnet.

Die beobachteten Fälle führten zu folgenden allgemeinen Ergebnissen:

1. Jede Wunde im Bereiche des Stammscheitels wird durch einen Kallus verschlossen, dessen Ausbildung im Bereiche des äußersten Urmeristems am spätesten einsetzt.

2. In völliger Unabhängigkeit von dieser Kallusbildung wird bei beliebiger Verletzung des Scheitels (Einstich, Längseinschnitt, Querschnitt) ein vollkommenes Regenerat ausgebildet, sofern ein entsprechender Meristemkomplex unversehrt erhalten geblieben ist.

3. Die Regeneration geht stets in der Weise vor sich, daß sich der unversehrte Meristemteil zu einem neuen »Ersatzvegetationspunkt« umbildet, der in der Folge in ganz normaler Weise Gewebe und Organe produziert.

4. Zur regenerativen Neubildung ist ausschließlich der äußerste Teil des Urmeristems geeignet bis zu der Zone, an welcher die jüngsten Blattanlagen ausgegliedert werden. Tiefer liegende, wenngleich meristematische Zonen sind niemals mehr regenerationsfähig.

5. Die neuen Initialen des Ersatzvegetationspunktes stehen in keinem genetischen Zusammenhange mit den Abkömmlingen der gleichartigen Initialen des ursprünglichen

[1] Ich möchte jedoch an dieser Stelle insbesondere auf die zu wenig gewürdigten Einwände gegen diese Theorie von Driesch (p. 114 ff.) hinweisen.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Scheitels; die neuen Plerominitialen gehen vielmehr aus der inneren Periblemzone des verletzten Vegetationskegels hervor.[1]

Theoretisches.

Wie aus der vorhergehenden Darstellung erhellt, geht die Regeneration des Sproß- und Wurzelvegetationspunktes — entgegen unseren Erwartungen — in prinzipiell verschiedener Weise vor sich.

Ich brauche den Vergleich im Einzelnen nicht durchzuführen, da ich die so eingehend untersuchten Vorgänge am Wurzelscheitel (vgl. namentlich Simon und Němec) als bekannt voraussetzen kann und beschränke mich daher nur auf einige Bemerkungen.

Der Unterschied liegt natürlich nicht im erzielten Endergebnisse des Regenerationsvorganges; in beiden Fällen kann sowohl nach Längs- wie nach Querschnitten ein vollständiger Ersatz des Scheitels geschaffen werden. Wesentlich verschieden sind dagegen Mittel und Wege, welche zur Ersatzbildung führen. Bei der Wurzel entsteht das Regenerat stets an der Wundfläche selbst, es kommt unter Umständen zu einem vollkommen adäquaten Ersatz des verloren gegangenen Teils, zu einer »restitutio in integrum«; beim Stammvegetationspunkte unterbleibt hingegen die Ersatzbildung an der Wundfläche selbst, es wölbt sich das benachbarte Meristem zu einem neuen Scheitel vor. Es wird somit hier nicht »das Fehlende ergänzt«, sondern vielmehr ein ganz neuer Vegetationspunkt gebildet, der bei seiner Weiterentwicklung die Tätigkeit des verletzten Scheitels in völlig normaler Weise aufnimmt. Fällt das Verhalten der Wurzel unter den Küster'schen Begriff der »Restitution«, der echten Regeneration im engeren Sinne, so können wir diese Bezeichnung auf die Regeneration des Stammscheitels offenbar nicht anwenden; der Sproßvegetationspunkt ist nicht zu einer Restitution befähigt.[2] Wir haben daher in der bisherigen Darstellung den Begriff Regeneration stets nur in der weiteren Fassung angewendet, die ihm Goebel gegeben hat, als Ausdruck für jede Art der Ersatztätigkeit. Ist diese weite Umgrenzung des Begriffes insoferne zweckmäßig und gerechtfertigt, als das Ziel aller regenerativen Tätigkeit das gleiche ist, so ist es doch vom Standpunkte der Entwicklungsphysiologie durchaus angebracht und notwendig, die Regenerationsvorgänge nach dem Modus der Ersatzbildung möglichst scharf voneinander zu unterscheiden. Es ist meines Erachtens von diesem Gesichtspunkte durchaus nicht nebensächlich, ob das Regenerat direkt oder indirekt durch Vermittlung eines Kallus entsteht, ob die Ersatzbildung in der Entwicklung von Organreserven besteht oder ob sich das Regenerat an der Wundfläche differenziert u. dgl. Es ist vielmehr von vorneherein möglich und sogar wahrscheinlich, daß die Bedingungen, welche verschiedene Formen des regenerativen Geschehens beherrschen, sehr verschiedenartiger Natur sind. Das Austreiben einer normal gehemmten Achselknospe nach Inaktivierung des terminalen Vegetationspunktes, das im Grunde genommen nur eine Fortsetzung der normalen autogenetischen Entwicklung darstellt, ist voraussichtlich auf einen ganz anderen Bedingungskomplex zurückzuführen, wie etwa die Anlage von Adventivknospen im Kallus oder eine echte Restitution. Ein tieferes Eindringen in die Mechanik des regenerativen Geschehens setzt somit voraus, daß wir zunächst die Formen der Regeneration nach entwicklungs-physiologischen Gesichtspunkten möglichst auseinander halten.

---

[1] Ich möchte bei dieser Gelegenheit nebenher bemerken, daß ich häufig Gelegenheit hatte, die Entwicklung junger und jüngster Blattanlagen zu verfolgen, welche bei der Operation absichtlich oder unabsichtlich mehr oder minder weitgehend verletzt worden waren. Auch hier besorgte ein Kallus den Wundverschluß, eine Regeneration war aber auch nicht in einem Falle zu beobachten; der Defekt blieb bei der Weiterentwicklung stets erhalten. Die gegenteiligen Angaben, welche gelegentlich gemacht wurden, sind — abgesehen von den bekannten Beobachtungen an Farnwedeln (Goebel, Figdor I) und Gesneraceenblättern (Pischinger, Figdor II) — durchaus nicht beweisend und einer Nachprüfung bedürftig.

[2] Daß bei der Regeneration des *Helianthus*-Köpfchens keine »echte« Regeneration (= Restitution) vorliegt, erhellt übrigens schon aus der von Sachs gegebenen Darstellung, aus der ebenso wie aus der beigegebenen Skizze deutlich hervorgeht, daß die Wundfläche an der Regeneration unbeteiligt ist.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Jost hat im Sinne dieser Forderung in seinen »Vorlesungen« sehr zweckmäßig unterschieden zwischen Wiederbildung (Reparation), Neubildung (Entstehung der Ersatzbildung in der Nähe der Wunde oder im Wundkallus) und Neuentfaltung (Austreiben der nächstgelegenen Organanlage), betont jedoch, daß sich in der Praxis die beiden letzteren Fälle schwer voneinander sondern lassen.

Ich möchte nachstehend den Versuch unternehmen, eine etwas abweichende Gliederung der Ersatzvorgänge zu begründen, wobei ich mich ausschließlich auf die Besprechung der Organregeneration beschränke.

Zunächst ist es erforderlich, dasjenige Entwicklungsstadium festzustellen, auf welchem die Regeneration eines Organes als beendet angesehen werden kann. Von einem Abschluß der Regeneration in dem Sinne zu sprechen, daß »alles Fehlende« ersetzt wurde, wäre nur bei Organen mit begrenzter Entwicklungsfähigkeit (mit begrenztem Wachstum) möglich. Für Wurzeln und Sprosse mit potentiell unbeschränkter Entwicklung ist jedoch, wie nicht weiter ausgeführt zu werden braucht, diese Abgrenzung von vorneherein untunlich. Aber auch in diesen Fällen muß eine — wenn auch nur theoretisch fixierbare — Grenze zwischen regenerativer Entwicklung und normalem formativen Geschehen vorhanden sein. Der durch Verletzung (oder Inaktivierung) ausgelöste Regenerationsprozeß wird also dann als abgeschlossen zu betrachten sein, wenn die weitere Entwicklung mit den Mitteln und nach den Gesetzen der normalen Ontogenese vor sich geht. Die Regeneration ist somit schon als beendet anzusehen, wenn eine fertig »differenzierte Anlage« geschaffen ist. Die weitere Entwicklung und Ausgestaltung des Regenerates hängt mit den eigentlichen regenerativen Vorgängen nur mehr lose zusammen, indem sie von der Form der »Anlage« und den durch sie neu geschaffenen Korrelationen beeinflußt wird. Es ist somit ein wesentlicher Unterschied, ob eine fertige Anlage nach Beseitigung einer Entwicklungshemmung auswächst oder ob eine neue differenzierte Anlage erst regenerativ geschaffen werden muß.

Der Begriff »Anlage« bedarf jedoch noch einer weiteren Erläuterung. Versteht man darunter eine potentielle Fähigkeit, so hat der von Goebel (II, p. 386) aufgestellte Satz: »Bei den Regenerationserscheinungen handelt es sich um eine Entfaltung schlummernder (latenter) Anlagen« jedenfalls allgemeine Berechtigung.

In diesem Sinne ist eine »schlummernde« Knospe ebenso eine Sproßanlage wie eine Gruppe von Zellen oder eine Einzelzelle, die unter Umständen einer Knospe den Ursprung gibt. Goebel betont denn auch ausdrücklich, daß derartige Anlagen makroskopisch oder mikroskopisch nachweisbar oder aber auch vollständig »verborgen«, also morphologisch nicht faßbar sein können; alle derartige Anlagen werden als »Organreserven« zusammengefaßt. Bei dieser rein funktionellen Fassung des Begriffes »Anlage« kann natürlich zwischen Neubildung und Neuentfaltung (welche Jost unter dem Namen Regeneration im Gegensatz zu Reparation zusammenfaßt) keine Grenze gezogen werden, was aber dann der Fall wäre, wenn man »»unter »Anlagen« eines Organs nur bereits fertig differenzierte Zellmassen verstehen will«« (Jost, p. 442).

Ich sehe jedoch keinen zwingenden Grund, den Begriff »Anlage« nicht in diesem »morphologischen« Sinne zu fassen. Eine Gruppe nicht differenzierter Meristemzellen ist von diesem Standpunkte aus noch keine Sproßanlage; sie stellt nur das mehr oder minder embryonale Zellenmaterial dar, welches auf einen Reiz hin durch das Auftreten bestimmt orientierter Zellteilungen zur Sproßanlage wird, die durch einen Komplex charakteristisch angeordneter meristematischer Zellen, vor allem der Initialen, gekennzeichnet ist. Ist auf einen Regenerationsreiz hin aus indifferentem Material die Anlage differenziert, so ist damit die Regeneration im Wesentlichen abgeschlossen; die weitere Entwicklung geht nach den Gesetzen der normalen Ontogenese vor sich.

Wird etwa wie bei gewissen Begonien eine einzige Epidermiszelle zum Ausgangspunkte des Regenerates, so ist auch diese Zelle im morphologischen Sinne keine Sproßanlage, wenngleich sie besonders disponiert erscheint, den Ausgangspunkt zu deren Differenzierung zu bilden. Setzt die Regeneration ein, so muß zunächst ein Entdifferenzierungsvorgang einen Komplex embryonaler Zellen

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

schaffen, in welchem die Differenzierung der »Anlage« vor sich gehen kann. In gleicher Weise beobachten wir, daß auch eine Kalluszelle oder eine Gruppe von solchen nicht unmittelbar zu einem Sproß oder einer Wurzel werden kann; auch in diesem Falle setzen erst neuerliche Zellteilungen ein, wenngleich ihre Zahl mitunter auf ein geringes Maß reduziert sein kann, welche zur Bereitstellung indifferenter Zellen führen, aus denen sich die entsprechende Anlage entwickelt. Ein »schlafendes Auge« hingegen ist wie jede Achselknospe genau genommen schon über das Stadium der eigentlichen Anlage hinaus; durch die normale Tätigkeit der Initialengruppe hat sich bereits eine mehr oder minder weitgehende Gewebedifferenzierung vollzogen, es sind bereits Blätter und Internodien angelegt. Der die Regeneration — im weitesten Sinne — auslösende Reiz beschränkt sich in diesem Falle auf eine bloße Aufhebung der normalen Entwicklungshemmung.

Nach Driesch vollzieht sich die Regeneration, welche beim tierischen Organismus etappenweise vor sich geht, in zwei Phasen, die wir als Anlage (im morphologischen Sinne) und Ausgestaltung bezeichnen können (l. c. p. 49). Die Anlage selbst setzt aber schon die Anwesenheit indifferenten Zellenmaterials voraus, das unter Umständen erst aus mehr oder minder bestimmt determinierten Elementen durch Entdifferenzierung geschaffen werden muß. Es lassen sich somit im vollkommensten Falle drei, natürlich teilweise ineinandergreifende regenerative Zustände unterscheiden:

1. Bereitstellung indifferenten Zellenmaterials, 2. Differenzierung der Organanlage, 3. Ausgestaltung (= Weiterentwicklung) der Anlage.

Dementsprechend lassen sich auch drei Hauptformen der Organregeneration unterscheiden, die als primäre, sekundäre und tertiäre Regeneration bezeichnet werden können.

1. Primäre Regeneration: Sie durchlauft sämtliche drei Regenerationsstufen. Ein solcher Fall liegt dann vor, wenn eine Dauerzelle oder eine Kalluszelle oder ein aus solchen bestehender Komplex zum Ausgangspunkt für die Regeneration wird, da in diesem Falle erst hinreichendes indifferentes Zellenmaterial von entsprechend embryonalem Charakter gebildet werden muß. Der Ort, an welchem das Regenerat entsteht, kommt dabei gar nicht in Betracht.

2. Sekundäre Regeneration: Sie liegt dann vor, wenn das erste Stadium übersprungen wird, wenn also schon indifferentes Zellenmaterial verfügbar ist, an welchem die Regeneration einzusetzen vermag, die zunächst zur Differenzierung einer Organanlage wird.

3. Tertiäre Regeneration: Die regenerative Tätigkeit beschränkt sich darauf, eine bereits vorhandene, ruhende Anlage zur weiteren Entwicklung (durch Beseitigung einer Entwicklungshemmung) anzuregen.

Erwägen wir schließlich, in welche Kategorie die Regeneration des Sproßscheitels einzureihen wäre. Wie wir ermitteln konnten, setzt sie stets an dem unversehrt gebliebenen Meristem des äußersten Scheitels ein; hier liegt bereits das erforderliche indifferente Zellenmaterial vor. Damit eine gesetzmäßige Entwicklung einzusetzen vermag, muß nun eine entsprechende Umgruppierung der Zellen vorgenommen werden, das heißt, es bilden sich durch Vermittlung neuer Teilungen neue Initialen aus, deren Tätigkeit zur Vorwölbung eines Ersatzvegetationspunktes führt. Die so geschaffene Sproßanlage entwickelt sich nun in normaler Weise unter gesetzmäßiger Ausgestaltung weiter. Die Regeneration des Sproßvegetationspunktes ist somit als ein Fall sekundärer Regeneration zu bezeichnen.

Unsere Versuche über die Regeneration des Stammscheitels führten zu dem allgemeinen Ergebnisse, daß nur ein beschränkter Teil des Urmeristems die Befähigung besitzt, nach erfolgter Verletzung einen neuen Vegetationspunkt zu konstituieren. Es ist somit die regenerative Befähigung innerhalb des »Urmeristems« nicht gleichmäßig ausgebildet, die dasselbe konstituierenden Elemente sind funktionell nicht gleichwertig. Die Grenze des regenerationsfähigen Urmeristems ist nach unten hin ziemlich scharf durch das Auftreten der ersten Blattanlagen gekennzeichnet.

Sobald sich die Anlage von Seitenorganen zu differenzieren beginnt, ist die Determinierung in großen Zügen beendet, wenigstens insoweit, daß die Zellen obgleich noch lebhaft teilungsfähig nicht mehr zur regenerativen Organbildung direkt befähigt sind. Die unterhalb der jüngsten Blattanlagen gelegenen Teile

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

des Urmeristems sind zur Organregeneration ungeeignet und gehen, soweit sie nicht infolge der Verletzung absterben, relativ frühzeitig in Dauergewebe über.

Um diese im Hinblick auf das regenerative Verhalten potentielle Verschiedenheit der apikalen und basalen Partie des Urmeristems im Namen zum Ausdrucke zu bringen, will ich den ersteren, allein aus allseitsbefähigten Elementen bestehenden Komplex des Urmeristems als Archimeristem bezeichnen. Die weiteren Konsequenzen dieser Auffassung habe ich bereits an anderer Stelle[1] eingehender dargelegt.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

I. Die nach Amputation der Vegetationsspitze von *Phaseolus coccineus*-Keimlingen auftretenden Primordial- oder Kotyledonar-Achseltriebe beginnen ihre Entwicklung ausnahmslos mit Niederblättern oder Primordialblattformen, worauf erst die Bildung dreizähliger Folgeblätter einsetzt. Das gleiche gilt für die unter besonderen Umständen am Epikotyl auftretenden Adventivtriebe. Es wird wahrscheinlich gemacht, daß für die Ausbildung der Hemmungsformen der Blätter beziehungsweise der normalen Folgeblätter nicht qualitative, stoffliche Differenzen (organbildende Substanzen, Wuchsenzyme) maßgebend sind, daß vielmehr eine korrelative Beziehung zwischen Stamm- und Blattentwicklung besteht und eine quantitative Verringerung der den Blättern unmittelbar zur Verfügung stehenden Nährstoffe die Ausbildung von Hemmungsformen bedingt.

II. Wird die Vegetationsspitze selbst durch Einstich, Einschnitt oder teilweise Amputation verletzt, so wird die Wundfläche in allen untersuchten Fällen (Keimlinge von *Phaseolus coccineus* und *Helianthus annuus,* Rhizom von *Polygonatum officinale,* Infloreszenzanlage von *Helianthus*) durch einen Kallus abgeschlossen. Im Gegensatz zur Wurzel ist jedoch die Stammvegetationsspitze zu keiner Restitution (im Sinne Küsters) befähigt. Die Regeneration des Vegetationspunktes geht nach einem anderen Modus vor sich, und zwar derart, daß ein bei der Verletzung unversehrt gebliebener Meristemkomplex sich seitlich der Wunde zu einem neuen »Ersatzvegetationspunkt« vorwölbt.

Zu einer derartigen Regeneration ist nur der äußerste Teil des Urmeristems befähigt, welcher oberhalb der jüngsten Blattprimordien gelegen ist.

Die Initialen des »Ersatzvegetationspunktes« stehen in keiner genetischen Beziehung zu den gleichnamigen Elementen des ursprünglichen Vegetationskegels; die neuen Plerominitialen differenzieren sich vielmehr aus den inneren Schichten des ursprünglichen Periblems.

Die Regeneration des verletzten Blütenköpfchens von *Helianthus* geht in prinzipiell gleicher Weise vor sich, also ohne Vermittlung eines Kallus. Die Bildung des Ersatzvegetationspunktes äußert sich in einer Verlagerung des Organisationszentrums, welche durch die Förderung der Blatt- und Blütenanlagen in dem an die Wundgrenze anschließenden Meristem eingeleitet wird. Die Bildung einer interkalaren Wachstumszone (Sachs) kommt dabei so wenig zustande wie eine Umkehr der Polarität. Die Blütenanlagen entstehen in Hinblick auf den tätigen Vegetationspunkt stets progressiv. In jedem Stadium fortschreitender Entwicklung ist das Köpfchen nur zur Bildung bestimmter Organe von unter sich gleicher Dignität befähigt.

III. Im Verlaufe der Organregeneration lassen sich ganz allgemein im vollkommensten Falle drei Phasen unterscheiden: 1. Bereitstellung undifferenzierten (embryonalen) Zellenmaterials. 2. Differenzierung der Anlage des zu regenerierenden Organs. 3. Ausgestaltung der Anlage. Je nachdem sämtliche Phasen, die beiden letzten oder nur die dritte Phase bei einem speziellen Regenerationsprozeß in Erscheinung treten, läßt sich zwanglos eine primäre, sekundäre und tertiäre Regeneration unterscheiden. Das regenerative Verhalten des Sproßvegetationspunktes bietet ein typisches Beispiel einer sekundären Regeneration.

[1] Vgl. K. Linsbauer, Die physiologischen Arten der Meristeme. Biol. Centralbl., Dez. 1915.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Literaturverzeichnis.

Beijerinck. Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Amsterdam 1886.

Doposcheg-Uhlár Jos. Studien zur Regeneration und Polarität der Pflanzen Flora, N. F. 2. 1911.

Driesch H. Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.

Figdor W. I. Über Regeneration der Blattspreite bei *Scolopendrium Scolopendrium*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 24, 1906.

— II. Über Restitutionserscheinungen an Blättern von *Gesneriaceen*. Jahrb. wiss. Bot., Bd. 44, 1907.

Goebel K. I. Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908.

— II. Über Regeneration im Pflanzenreiche. Biol. Zentralbl., Bd. 22, 1902.

Jost L. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, III. Aufl., Jena 1913.

Kny L. Über künstliche Spaltung der Blütenköpfe von *Helianthus annuus*. Nat. Woch. N. F., Bd. 4, Nr. 47, 1905.

Köck G. Über Kotyledonarknospen dikotyler Pflanzen. Öst. bot. Z., Bd. 53, 1903.

Küster E. Pathologische Pflanzenanatomie, Jena 1903.

Lopriore G. I. Über die Regeneration gespaltener Wurzeln. Nova Acta Leop. Car. D. Akad. d. Naturf., Bd. 66, 1896.

— II. Vorläufige Mitteilung über die Regeneration gespaltener Stammspitzen. Ber. D. bot. Ges., Bd. 13, 1895.

Lundegårdh H. Experimentell-morphologische Beobachtungen. Flora, N. F., Bd. VII, 1915.

Němec B. Studien über Regeneration, Berlin 1905.

Peters L. Beiträge zur Kenntnis der Wundheilung von *Helianthus annuus* und *Polygonum cuspidatum*. In. Diss. Göttingen 1897.

Pfeffer W. Pflanzenphysiologie, II. Bd., Leipzig 1904.

Pischinger F. Über Aufbau und Regeneration des Assimilationsapparates von *Streptocarpus* und *Monophyllaea*. Sitzber. k. Akad. d. Wiss., Wien, math.-nat. Kl., Bd. 111, Abt. I, 1902.

Portheim L. v. Beobachtungen über Wurzelbildung an Kolyledonen von *Phaseolus vulgaris*. Öst. bot. Z. 1903, Nr. 12.

Prantl K. Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln. Arb. Würzburger bot. Inst., Bd. I, 1874.

Reuber. Experimentelle und analytische Untersuchungen über die organisatorische Regulation von *Populus nigra* usw. Arch. für Entwicklungsmechanik, B. 34, 1912.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Sachs J. I. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882.

— II. Physiologische Versuche über die Keimung der Schminkbohne (*Phaseolus multiflorus*). Sitzber. k. Akad. d. Wiss., Wien, Bd. 37, 1859. — Ges. Abh. I, 25, p. 574.

Schuepp O. Wachstum und Formwechsel des Sproßvegetationspunktes der Angiospermen. Ber. D. bot. Ges., Bd. 32, 1914.

Simon S. Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. Jahrb. wiss. Bot., Bd. 40, 1904.

Vöchting H. Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen 1908.

Wettstein R. v. Die Innovationsverhältnisse von *Phaseolus coccineus* L. (= *Ph. multiflorus* Willd.). Ö. bot. Z., Bd. 47, 1897, p. 424, und Bd. 48, 1898, p. 4.

Winkler H. Entwicklungsmechanik und Entwicklungsphysiologie in Handw. d. Nat., III, 1913.

Figurenerklärung.

In den anatomischen Bildern bedeutet: W = Wundstelle; v = ursprünglicher Vegetationspunkt; v' = Ersatzvegetationspunkt; K = Kotyledo; bl_1, bl_2 = Blattanlagen zunehmenden Alters; h_1, h_2 = Blütenanlagen fortschreitender Entwicklung. Punktierte Teile des Vegetationskegels bezeichnen die Lage des Urmeristems; abgestorbene Zellgruppen sind dunkel getönt.

Nachträgliche Anmerkung.

Durch Zufall werde ich nach Abschluß des Druckes auf eine Notiz von P. Richter aufmerksam (»Über Mißbildungen an den Blütenköpfchen der Sonnenrose«, Ber. d. D. bot. Ges. VIII, 1890, p. 231), die mir deshalb hier erwähnenswert erscheint, weil ihr eine sehr hübsche Abbildung der Regeneration einer verletzten *Helianthus*-Infloreszenz beigegeben ist (siehe Taf. XVI). Die vom Verfasser versuchte Erklärung des Zustandekommens der beobachteten »Abnormität« ist jedoch nach unseren Erfahrungen jedenfalls unzutreffend. Wahrscheinlich sind auch andere sogenannte »Monstrositäten« wie zum Beispiel die gelegentlich beobachtete Doppelbildung von Doppelköpfchen bei *Bellis* als Ergebnisse von Regenerationsprozessen infolge frühzeitiger Schädigung des Vegetationspunktes aufzufassen.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel I.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel I.

Fig. 1. Rhizom von *Polygonatum officinale* mit medianem Einschnitt in den Vegetationskegel 10 Tage nach der Verletzung. Deutliche Anlage einer Doppelbildung. Annähernd natürl. Größe.

Fig. 1 *a*. Wie Fig. 1, jedoch 6 Wochen nach der Verletzung. Die Regeneration hat zur Ausbildung zweier ungleich großer Endknospen geführt. Natürl. Größe.

Fig. 2. Adventivknospe an einem Teil des gesprengten Epikotyls von *Phaseolus coccineus* mit deutlichem Primordialblatte. Natürl. Größe.

Fig. 3. Kotyledonartriebe von *Phaseolus* mit Niederblättern (*n*).

Fig. 4. Köpfchen von *Helianthus*; in seiner Mitte um die Stichwunde angeordnet ein Kranz von Hüllblättern.

Fig. 5. Wie Fig. 4; im Umkreis der kleinen Einstichwunde stehen einige wenige Strahlblüten, von denen nur die beiden größten sichtbar sind.

Fig. 6. Längsschnitt durch ein verhältnismäßig spät operiertes Köpfchen. Der Blütenboden ist wulstförmig gegen den Stichkanal vorgewölbt. Die innersten Blüten sind zum Teil abnorm (vgl. Text p. 20).

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Linsbauer, K.: Regeneration des Sprossvegetationspunktes.

1

2

5

3

4

7

6

Aut. phot.

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel II.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel II.

Phaseolus coccineus.

Fig. 7. Regeneration des Stammscheitels nach medianem Einstich bei H'. Der Ersatzvegetationspunkt v' hat sich annähernd in die Achse eingestellt. Kallusgrenze gestrichelt. Sämtliche Achselknospen stark herangewachsen. (Vgl. Fig. 13.) Vers. PII, a_2. Vgr. 40.

Fig. 8. Urmeristem bis zur Basis der jüngsten Blattanlagen abgeschnitten, beziehungsweise abgestorben. Regeneration unterblieben. Vers. P–VI, b_2. Vgr. 40.

Fig. 9. Achselknospe schräg amputiert; der oberhalb des jüngsten Blattprimordiums erhaltene Meristemrest hat den Ersatzvegetationspunkt v' regeneriert. Vers. PVI, d_3. Vgr. 160.

Fig. 10. Nach Amputation der äußersten Spitze des Vegetationskegels sind die Zellen links bis zur Insertionsstelle der jüngsten Blattanlage bl_1 abgestorben, während sich aus dem geringfügigen unversehrten Meristemreste rechts ein Regenerat v' ausgebildet hat. Vers. P–V, b_1. Vgr. 440.

Fig. 10 *a*. Dasselbe im Schema. Vgr. 70.

Fig. 11. Äußerste Spitze des Vegetationskegels senkrecht zur Achse amputiert; beiderseits der Wundfläche wölben sich Regenerate vor. Vers. P–II, a_2. Vgr. 70.

Fig. 12. Medianschnitt durch eine ganz seichte Stichwunde, die an einer tiefer gelegenen Stelle eine Regeneration ausgelöst hat. P–II, a_2. Vgr. 700.

Fig. 13. Regeneration des Sproßscheitels nach erfolgtem Einstich bei H'. *c* Kallusgrenze, *tr* Trichom. Vers. PII, c_3. Vgr. 440.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Denkschriften d. kais. Akad. d. Wiss. mathem.-naturw. Klasse, Bd. 80.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel III.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel III.

Fig. 14. Beiderseits des von einem Kallus umgrenzten Einschnittes haben sich Ersatzvegetationspunkte vorgewölbt, von denen der eine (v', links) mehr median getroffen, der andere (v', rechts) dagegen nur tangiert ist. Vers. $P^{v}I$, d_3. Vgr. 440.

Polygonatum officinale.

Fig. 15. Medianschnitt durch die Vegetationsspitze eines normalen Rhizoms. Vgr. 70.

Fig. 16. Bildung eines Regenerats (v') nach Amputation der äußersten Vegetationsspitze aus dem oberhalb der jüngsten Blattanlage stehengebliebenen Meristem. Vers. $P^{I}I$, a_2. Vgr. 70.

Fig. 17. Dasselbe bei stärkerer Vergrößerung. Der annähernd median getroffene Ersatzvegetationspunkt läßt den Verlauf der Histogene erkennen. Vgr. 70.

Fig. 18—20. Drei Schnitte durch einen, durch Einstich verletzten Sproßscheitel; Regenerat schräg zur Schnittebene orientiert. In Fig. 20 ist der ganze Ersatzvegetationspunkt zu erkennen; in Fig. 19 ist neben dem Regenerat die Achselknospe des jüngsten Blattes sichtbar. Vers. $P^{v}II$, *b*. Vgr. 70.

Fig. 21. Äußerste Kuppe des Vegetationskegels senkrecht zur Achse amputiert; aus dem restlichen Meristem wölben sich beiderseits Regenerate vor. Vers. $P^{I}Ia$ a_2. Vgr. 160.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel IV.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel IV.

Helianthus annuus.

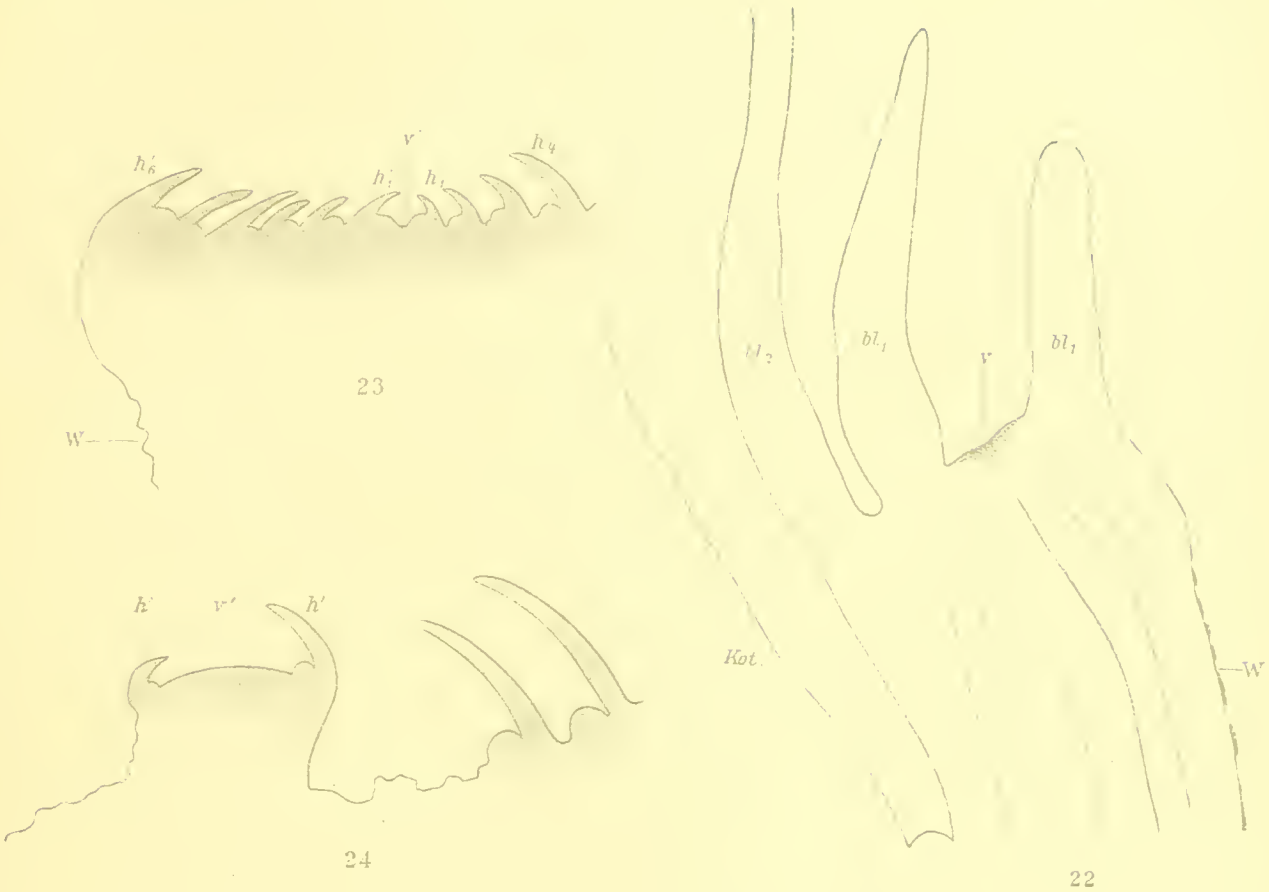
Fig. 22. Längsschnitt durch die Vegetationsspitze, senkrecht zur Amputationsfläche IV (vgl. p. 17 [123]). Vers. H' I, b_2. Vgr. 70.

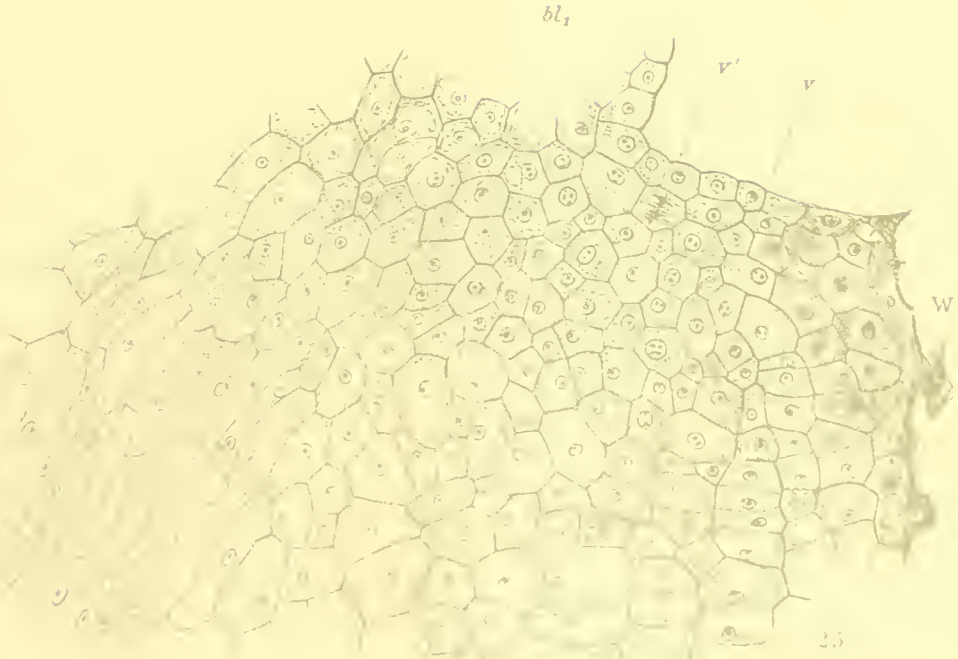
Fig. 23. Regenerierte Köpfchenhälfte nach erfolgtem Einschnitt bei IV; bei v' ist ein neuer Vegetationsscheitel aufgetreten, der beiderseits Blütenanlagen in progressiver Folge ausbildet. Etwas schematisiert. h_1 die jüngste normale, h'_1 die jüngste »regenerierte« Blütenanlage.

Fig. 24. Zwischen den verletzten Teilen des Blütenköpfchens ist ein unversehrter Meristemlappen erhalten geblieben, an dessen Rändern neue Blütenanlagen aufgetreten sind. Schematisiert. Vgr. zirka 40.

Fig. 25. Beginnende Regeneration des Stammscheitels. Die infolge des Schnittes abgestorbenen Zellen reichen bis zur Mitte des ursprünglichen Scheitels v; bei v' entwickelt sich der Ersatzscheitel. Vers. H' V *a*. Vgr. zirka 40.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at





Beyerle, Pollitzer und Lutz: Grundzüge einer Vererbungslehre.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel V.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

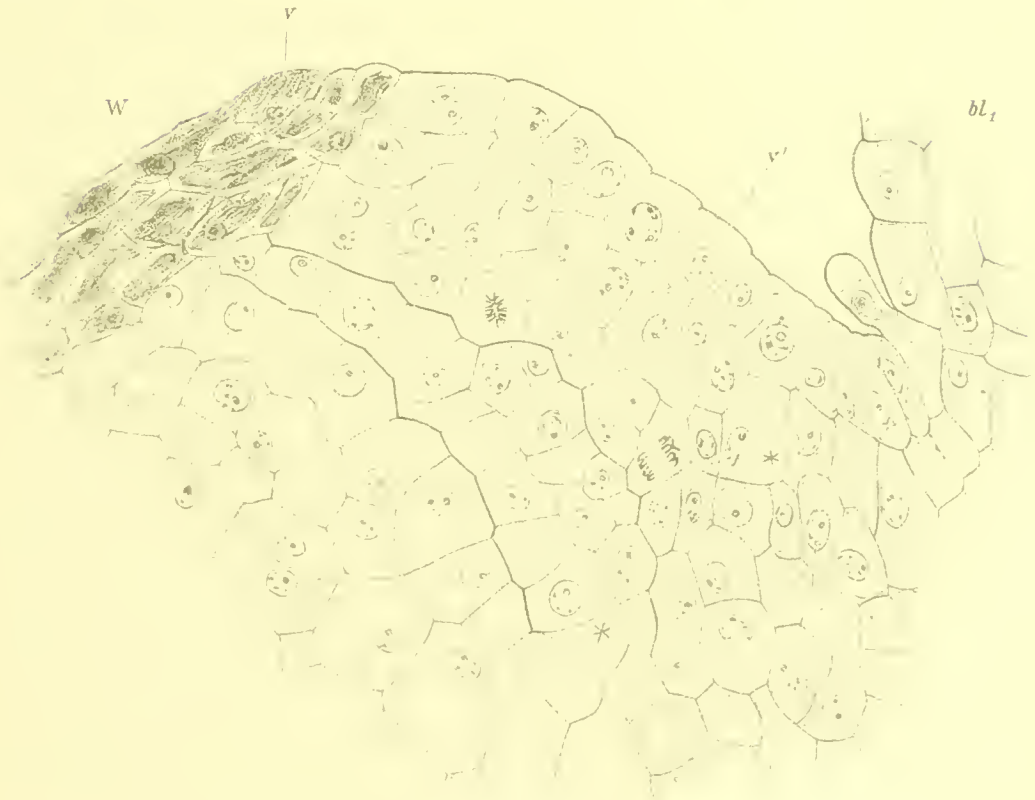
Tafel V.

Fig. 26 und 27. Zwei Schnitte aus dem nach erfolgter Längshalbierung regenerierenden Scheitel. In Fig. 26 ist der Ersatzscheitel (v') mit seinen Histogenen median getroffen; in Fig. 27, in welcher das Regenerat nur tangiert erscheint, erkennt man noch das Konvergieren der Zellzüge gegen den ursprünglichen, bei v gelegenen Scheitel. Vers. H^{v} I, a_2. Vgr. 700.

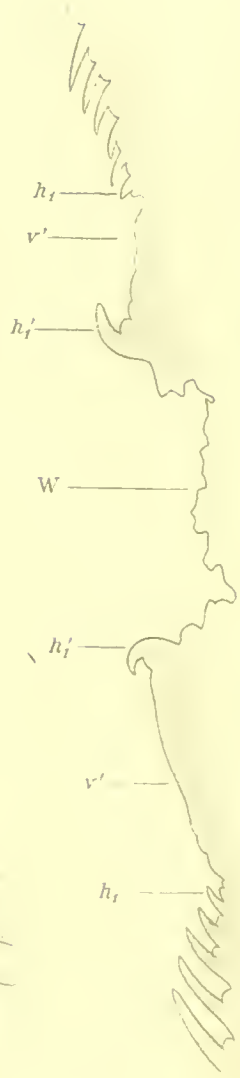
Fig. 28. Regenerierendes durch zentralen Einstich bei W verletztes *Helianthus*-Köpfchen. Am Wundrande sind beiderseits neue, in ihrer Entwicklung geförderte Blütenanlagen aufgetreten; bei v' die zugehörigen Ersatzvegetationspunkte, die zum Organisationszentrum für die beiden regenerierenden Köpfchen werden. h, h' wie in Fig. 23. Etwas schematisiert. Vgr. zirka 40.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

26



27



28

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel VI.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel VI.

Fig. 29. Durch Einstich verletzte Vegetationsspitze eines Keimlings. Für den ursprünglich bei *v* gelegenen Vegetationspunkt ist ein Ersatzvegetationspunkt bei *v'* gebildet worden. Vers. H1, c_2. Vgr. 440.

Fig. 30. Querschnitt durch die »innere«, in Verlängerung des Stichkanals gelegene, scheinbar regenerierte Epidermis. Vgr. 270.

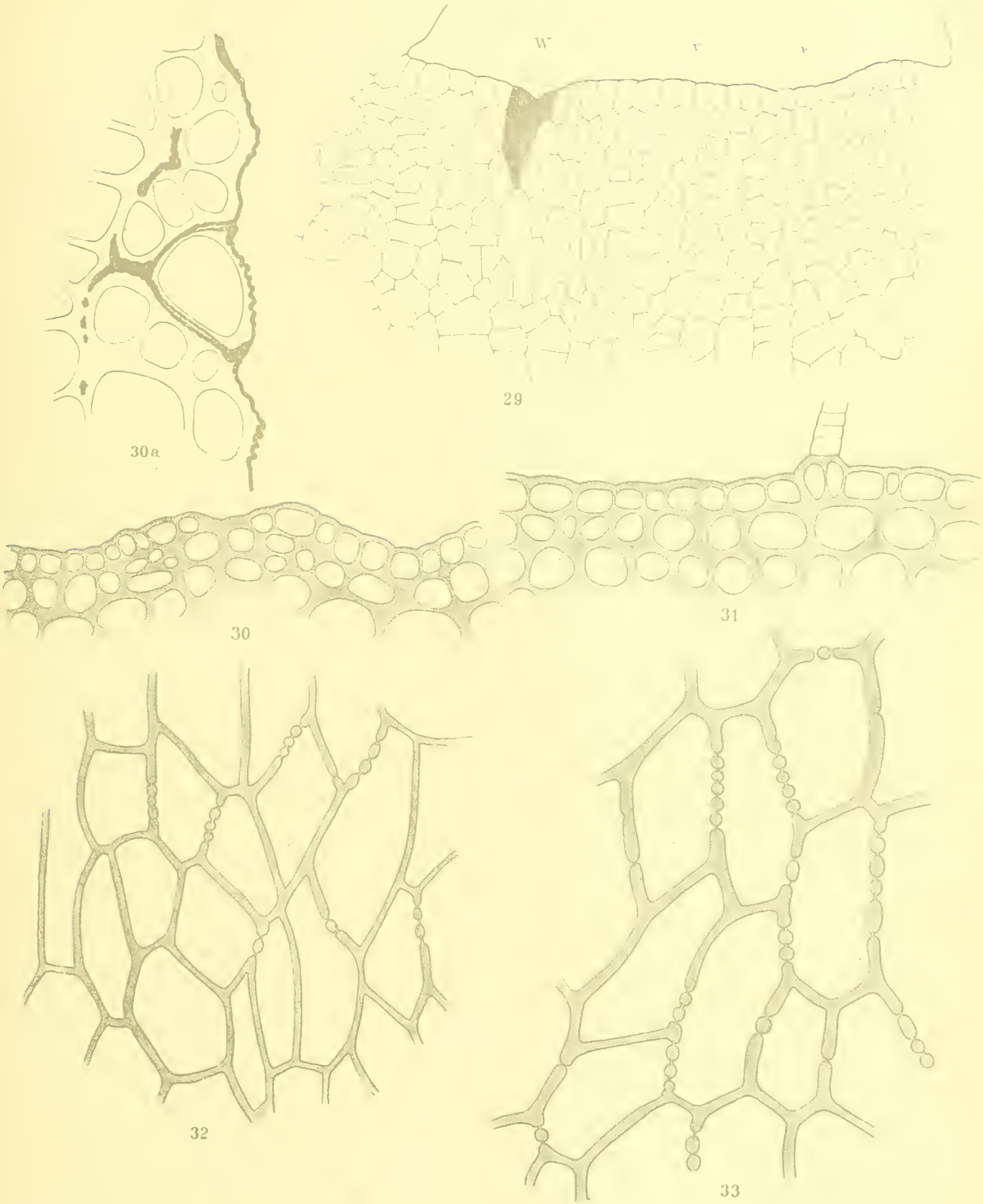
Fig. 30*a*. Dasselbe bei stärkerer Vergrößerung. Die gewellte Kutikula zieht sich der Mittellamelle folgend zwischen die subepidermalen Zellen hinein. Kutikula und Kutinsubstanz dunkel gehalten. Vgr. 700.

Fig. 31. Querschnitt durch die normale äußere Epidermis. Vgr. 270.

Fig. 32. Flächenschnitt der inneren Epidermis. Vgr. 700.

Fig. 33. Flächenschnitt einer trichomfreien Stelle der äußeren Epidermis. Vgr. 700.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Denkschriften der Akademie der Wissenschaften.Math.Natw.Kl. Frueher: Denkschr.der Kaiserlichen Akad. der Wissenschaften. Fortgesetzt: Denkschr.oest.Akad.Wiss.Mathem.Naturw.Klasse.

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: 93

Autor(en)/Author(s): Linsbauer Karl

Artikel/Article: Studien über die Regeneration des Sproßvegetationspunktes (mit 6 Tafeln und 2 Textfiguren). 107-138