

Über Restitutionserscheinungen an Blättern von Gesneriaceen.

Von

Wilhelm Figdor.

Mit Tafel III und 3 Textfiguren.

Die Keimpflanzen verschiedener Gesneriaceen zeigen unter anderem die Eigentümlichkeit, daß die beiden Cotyledonen bereits im jugendlichsten Alter ungleich groß sind. Normalerweise entwickelt sich nur das eine Keimblatt und zwar das größere mit Hilfe eines an seiner Basis befindlichen Meristems zu einem Assimilationsorgane, dem einzigen, welches seitens des Individuums zeitlebens gebildet wird, während das andere, das kleinere, verhältnismäßig bald sein Wachstum einstellt und sodann abgeworfen wird¹⁾.

Pischinger²⁾ hat an den Cotyledonen von *Streptocarpus Wendlandi* Damm. und *Monophyllaea Horsfieldii* R. Br., Gesneriaceen, welche die eben erwähnten morphologisch höchst interessanten Verhältnisse aufweisen³⁾, Regenerationsversuche ausgeführt und gefunden, daß bei beiden Arten eine Regeneration des größeren Cotyledo meist stattfindet, wenn sein basales Meristem ganz oder wenigstens teilweise erhalten bleibt⁴⁾, hingegen ist *Streptocarpus*

1) Hinsichtlich des morphologischen Aufbaues der Gesneriaceen vgl. K. Fritsch, Die Keimpflanzen der Gesneriaceen usw. bei G. Fischer (Jena) 1904, und die daselbst angeführte Literatur, ferner H. N. Ridley, Note on the foliar organs of *Monophyllaea*. Ann. of botany, Bd. 20, 1906, S. 213.

2) Pischinger, Über Aufbau und Regeneration des Assimilationsapparates von *Streptocarpus* und *Monophyllaea*. Sitzungsberichte der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien, Math. naturwissenschaftliche Klasse, Bd. 111, Abt. I, 1902.

3) Wodurch diese verursacht werden, ist unbekannt; meine Bemühungen, die Ungleichblättrigkeit, oder wie Fritsch sich ausdrückt (a. a. O. S. 116), die „Anisocotylie“ bei *Monophyllaea Horsfieldii* im Experiment (eine einseitige Licht- und Schwerkraftswirkung wurde gleichzeitig ausgeschaltet) zu beeinflussen, blieben gänzlich erfolglos, so daß die fragliche Erscheinung als inhärent induziert angesehen werden muß.

4) Pischinger, a. a. O., S. 296.

Wendlandi allein imstande, den gänzlich (samt dem Meristem) weggeschnittenen Cotyledo neu zu bilden¹⁾, *Monophyllaea* geht regelmäßig zugrunde, wenn der Cotyledo mit dem basalen Meristem entfernt wird²⁾. Daß man nur das letzterwähnte Verhalten von *Streptocarpus Wendlandi* als eine „echte“ Regeneration (Restitution nach Küster)³⁾ bezeichnen kann, ist klar und hebt Pischinger⁴⁾ dies auch sehr richtig hervor. Nach meinem Dafürhalten ist jedoch der Beweis für eine Restitution der Blattspreite bei *Streptocarpus* von Pischinger nicht erbracht worden⁵⁾ und zwar aus folgenden Gründen: Derselbe berichtet, daß bei *Streptocarpus Wendlandi* „bei vollständiger Entfernung des größeren Cotyledo einschließlich seines basalen Meristems an gleicher Stelle ein neues Blatt auftritt“⁶⁾, wie die mikroskopische Untersuchung ergab, also in der Verlängerung des Mesocotyls, „während neu auftretende Laubblätter immer unter der Spitze des Mesocotyls entstehen und überdies durch die Rotfärbung ihrer Stiele leicht zu erkennen sind“⁷⁾. Leider gibt Pischinger (derselbe trennte die Blattspreite samt dem an der Basis befindlichen Meristem durch einen zum Medianus senkrechten Schnitt ab) nicht an, wie lange er das Wachstum der Regenerate verfolgt hat. Man kann deshalb nicht mit Sicherheit entscheiden, ob hier wirklich ein weiterer Fall einer „echten“ Regeneration der

1) Pischinger, a. a. O., S. 293, 294, 300.

2) Pischinger, a. a. O., S. 296 und 300.

3) Küster, Pathologische Pflanzen-Anatomie, Jena (Fischer) 1903, S. 4. Derselbe behauptet in dem Kapitel Restitution (a. a. O., S. 9), „daß die bisher noch offene Frage, ob auch verstümmelte Blätter das Verlorene zu regenerieren imstande sind, in jüngster Zeit durch die Untersuchungen von Pischinger (*Streptocarpus*, *Monophyllaea*) im positiven Sinne beantwortet worden ist“. Bezüglich der *Monophyllaea* ist dies unrichtig. Vgl. das vorhergehende Zitat.

4) Pischinger, a. a. O., S. 296.

5) Auch Němec erscheint es fraglich, „ob die von Pischinger an *Streptocarpus* und *Monophyllaea* beobachteten Ersetzungen der Laubspreite echte Regenerationen darstellen; seiner Meinung nach stehen sie der Restitution sehr nahe“. Vgl. Němec, Studien über die Regeneration, Gebr. Borntraeger, Berlin 1905, S. 4.

6) Pischinger, a. a. O., S. 296.

7) Pischinger, a. a. O., S. 297. Meiner Auffassung nach sind diese „gestielten Laubblätter“ nichts anderes als Adventivbildungen von demselben morphologischen Aufbau, welchen die Keimpflanzen zeigen. Vgl. Figdor, Über Regeneration bei *Monophyllaea Horsfieldii* R. Br., Österr. botan. Zeitschr. 1903, S. 393 und Fritsch, a. a. O., S. 156 u. 182. Irrtümlicherweise steht in meiner Mitteilung auf S. 396, 8. Zeile von oben an Stelle „für *Streptocarpus Wendlandi*“ „für verschiedene *Streptocarpus*-Arten“.

Blattspreite¹⁾ vorliegt oder nur eine Adventivbildung in einem jungen Entwicklungsstadium; es wäre ja möglich, daß an Keimpflanzen gerade an der Verwundungsstelle eben dort, wo sich der wegoperierte Cotyledo befand, ein neues Blatt auftritt, und erst nach längerer Zeit zwischen diesem und dem Stumpfe des ursprünglichen Mesocotyls ein neues Mesocotyl eingeschaltet wird²⁾. Eine derartige Entwicklungsfolge der einzelnen Teile von Adventivbildungen konnte ich z. B. bei einer anderen Gesneriacee, welche mit dem Genus *Streptocarpus* nahe verwandt ist, bei *Monophyllaea Horsfieldii* beobachten³⁾. Zudem sieht man auf der der Arbeit Pischingers beigegebenen Taf. I, Fig. 8⁴⁾ einen sechs Wochen alten regenerierten Cotyledo abgebildet, dessen Gestalt merklich von der normalen abweicht. Die größeren Cotyledonen annähernd gleichaltriger Pflanzen, welche ich in zahlreichen Kulturen an verschiedenen Orten zu sehen bekam, waren niemals an der Spitze abgestumpft und eingebuchtet. Nach meinem Dafürhalten wäre es höchst merkwürdig, daß das Regenerat eines Keimblattes, dessen an der Basis befindliches Meristem sich noch nicht entwickelt hat — in einem solchen Stadium wurden die Pflanzen operiert⁵⁾, — so aussieht wie ein Assimilationsorgan, welches nur einen sekundären Zuwachs aufweist und dessen primäre Keimblattspreite bereits gänzlich abgestorben ist. Die Betrachtung der in Rede stehenden Figur machte diesen Eindruck auf mich. Über die histologische Untersuchung des Regenerats, welche uns betreffs des Wertes der Neubildung unzweifelhaft hätte Aufschluß geben können⁶⁾, liegen keine Angaben vor.

1) Die einschlägige Literatur habe ich a. a. O. angeführt. Vgl. Figdor, Über Regeneration der Blattspreite bei *Scolopendrium scolopendrium*. Ber. d. Deutschen Bot. Ges., Bd. 24, 1906, S. 13. Ferner Goebel, Allgemeine Regenerationsprobleme, in den wiss. Ergebnissen des internat. bot. Kongresses Wien 1905 (bei G. Fischer in Jena 1906) und H. Przißram, Die Regeneration als allgemeine Erscheinung in den drei Reichen. Vortrag, gehalten auf der 78. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Stuttgart 1906.

2) Daß an älteren, bereits eine Infloreszenz tragenden *Streptocarpus*-Pflanzen (*St. Wendlandi*) Adventivprossen auftreten können, wissen wir durch Goebel (Flora, Bd. 92, S. 138—142). Diese entstehen nach Entfernung des Blütenstandes und des Laubblattes mit Ausnahme seines untersten Teiles, soweit aus der Textabbildung zu ersehen ist, wenn nicht aus dem Wundcallus selbst, so doch in allernächster Nähe desselben.

3) Figdor, Regeneration bei *Monophyllaea*, a. a. O., S. 395.

4) Der Text hierzu Pischinger, a. a. O., S. 294 u. 301.

5) Pischinger, a. a. O., S. 292

6) Pischinger, a. a. O., S. 288.

Die eben erwähnten Momente boten die Veranlassung für mich, nochmals das Verhalten der Blätter von *Streptocarpus Wendlandi* und *Monophyllaea Horsfieldii*¹⁾ einer Verletzung gegenüber zu studieren, und besitzen, wie ich vorgreifend erwähnen will, die Assimilationsorgane erwähnter Pflanzen bis zu einem bestimmten Grade unter gewissen Umständen wirklich die Fähigkeit (Potenz), verloren gegangene Teile wieder zu ersetzen, zu restituieren.

Pischinger²⁾ hat ferner bei den Blattrosetten bildenden *Streptocarpus*-Arten (*St. Gardeni* Hook., *St. hybridus*, *St. Rexii* var. *floribundus*) höchst interessante Korrelationsverhältnisse, welche zwischen der Verletzung des größeren Cotyledo und dem Wachstum des kleineren bestehen, beobachtet. Bei *St. Gardeni* wird nämlich „der größere Cotyledo, ob man ihn ganz oder teilweise wegschneidet, nicht regeneriert, weil es eben die Pflanze, die normalerweise mehrere Laubblätter bildet, nicht nötig hat.“ Der entfernte Cotyledo wird in der Regel durch den kleineren ersetzt, welcher entweder seine primäre Spreite vergrößert oder auch einen sekundären laubblattartigen Zuwachs zeigt. *St. hybridus* verhält sich bei vollständiger Entfernung des größeren Cotyledo ebenso wie *St. Gardeni* (auch hinsichtlich der Entwicklung des kleinen Cotyledo); bleibt jedoch ein Teil des basalen Meristems des größeren Cotyledo erhalten, so wächst dieser nach wie bei *St. Wendlandi*. Aus diesem Verhalten wird gemutmaßt, daß *St. hybridus* das Kreuzungsprodukt einer einblättrigen mit einer Rosetten bildenden Art sei. Ganz ähnliche Erscheinungen wie *St. hybridus* zeigt *St. Rexii* var. *floribundus*³⁾.

Nach Fritsch⁴⁾ wird das Genus *Streptocarpus* in die beiden Untergattungen *Streptocarpella* und *Eu-Streptocarpus* eingeteilt. Erstere ist die phylogenetisch ältere und gehören hierher die „*Cardescentes*“, während die „*Rosulati*“ und „*Unifoliati*“ der letzteren zuzuzählen sind. Nur mit diesen hat Pischinger, wie wir gesehen haben, gearbeitet und erschien es mir wünschenswert, anknüpfend an dessen Untersuchungen, das Verhalten der Keim-

1) Sämtliche *Monophyllaea*-Exemplare wurden aus Keimpflanzen aufgezogen, welche schon innerhalb der Frucht gekeimt hatten. Fritsch (a. a. O., S. 51) erwähnt, daß eine derartige Anzucht seinem Gärtner nicht gelungen ist. In der unten bezeichneten Anstalt werden stets die einzelnen Früchte mit den in denselben gekeimten Pflänzchen piquiert und, wenn die Sämlinge etwas herangewachsen sind, auseinander geteilt.

2) Pischinger, a. a. O., S. 298 u. 299.

3) a. a. O., S. 299.

4) Fritsch, a. a. O., S. 187.

und Hochblätter bezüglich der Regeneration bei einer caulescenten Form zu untersuchen. Es stand mir *St. caulescens* hierzu zur Verfügung¹⁾. Zum Vergleiche wurden auch zwei der Gruppe der *Rosulati* angehörige *Streptocarpus*-Arten (*St. Rexii*, *St. achimeniflorus*) herangezogen und eine andere Gesneriacee (*Saintpaulia ionantha*), welche im morphologischen Aufbau der vegetativen Teile den „*Rosulati*“ sehr ähnelt²⁾.

In den folgenden Zeilen möge kurz auseinandergesetzt werden, in welcher Weise ich die Experimente behufs Lösung der beiden eben angegebenen Fragen eingeleitet habe, und sollen sodann die Versuchsergebnisse sowie einige Beobachtungen über Adventivbildungen an Blättern der *Monophyllaea* besprochen werden.

Versuchsanstellung.

Während Pischinger vermittelt einer scharfen, spitzen Schere die Spreite des größeren Cotyledo ganz oder teilweise entfernt hatte³⁾, trennte ich mit Hilfe eines sehr gut schneidenden Messers, um Quetschwunden zu vermeiden, von den größeren Cotyledonen (nur an diesen stellte ich meine Untersuchungen an, wenn nichts anderes erwähnt ist) 1. verschieden gestaltete, an der Spitze gelegene Partien des primären Keimblattes und 2. die eine Blatthälfte der Länge nach ab (also die Hälfte der primären Keimblattspreite und des eigentlichen Laubblattes nebst dem an der Basis befindlichen Meristem); 3. wurden bei den einblättrigen Formen die Assimilationsorgane mitten durch in zwei möglichst gleich große Hälften gespalten. In diesem Falle hat es sich als vorteilhaft erwiesen, ein Skalpell zu verwenden, dessen Schneide krummsäbelförmig geschliffen ist und zu Beginn der Operation nicht die Spitze

1) Die Keimpflanzen verdanke ich dem Direktor des hiesigen bot. Gartens, Herrn Prof. R. v. Wettstein. Der Samen stammte aus dem bot. Garten zu Leyden. Bedauerlicherweise gelangten die Pflanzen nicht zur Blüte, so daß nicht mit Sicherheit zu sagen ist, ob der *St. caulescens* Vatke oder eine andere Art untersucht wurde. (Vgl. Fritsch, a. a. O., S. 19.) Die Beobachtungen an den Hochblättern dieser Art wurden sämtlich an Pflanzen angestellt, welche aus von Haage und Schmidt (Erfurt) erhaltenen Samen gezogen worden waren. Herr Prof. Fritsch hatte die Freundlichkeit, mir mitzu teilen (demselben sei hierfür bestens gedankt), daß dieser *Streptocarpus caulescens* jedenfalls identisch ist mit *St. Kirkii* Hook., und hinsichtlich des gleich zu erwähnenden *St. achimeniflorus*, daß die Pflanze unbedingt in den Formenkreis des *St. Rexii* (Hook.) Lindl. gehört.

2) Fritsch, a. a. O. S. 7 ff.

3) Pischinger, a. a. O., S. 292.

einzusetzen (um Stichwunden auszuschließen), sondern die Schneide „durchzuziehen“. Anfänglich versuchte ich ein Verwachsen der beiden Spalthälften dadurch hintanzuhalten, daß ich in den Spalt dort, wo der Schnitt endete, einen Seidenfaden oder Glas- resp. Glimmersplitter einführte. Es stellte sich jedoch heraus, daß diese Vorsichtsmaßregel infolge der in den Blatthälften herrschenden Spannungsverhältnisse ganz überflüssig war, und sah ich deshalb später von der Durchführung derselben ab.

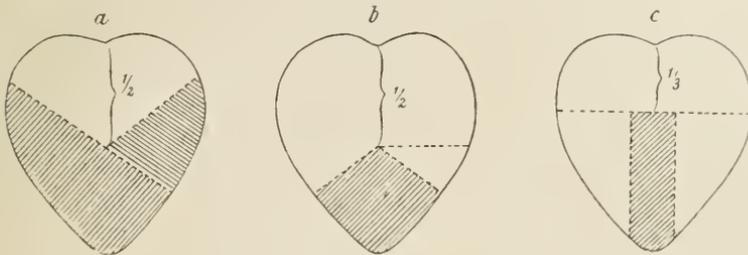
Wenn die Pflanzen imstande sind, verloren gegangene Blattteile mittels eines echten Regenerationsprozesses (durch Restitution) zu ersetzen, so müßte von der Schnittfläche aus, wenn nur eine Partie der Blattlamina entfernt wurde, die ursprüngliche, normale Blattgestalt nach Verlauf einer gewissen Zeit wieder zur Gänze hergestellt werden, so daß von einer Verletzung überhaupt nichts mehr zu sehen ist, und in jenen Fällen, in welchen die Lamina gespalten wurde, sollte eine jede Blatthälfte der ganzen Länge des Spaltes nach sich zu einem normalen Blatte ausgestalten. Damit die Reaktion der Pflanzen gegenüber der Verwundung der Blätter möglichst klar zutage trete und nicht durch etwaige Korrelationsverhältnisse verdunkelt werde, ließ ich Achsen, Blätter und etwaig auftretende Adventivbildungen ungestört zur Entwicklung gelangen.

Da es mir einige Male infolge von Mangel an Versuchsobjekten nicht möglich war, an den zur Untersuchung herangezogenen Arten die verschiedenen Schnitte auszuführen, so werden in den nachfolgenden Abschnitten die untersuchten Gesneriaceen namentlich unter gleichzeitiger Berücksichtigung der für die Erscheinung der Regeneration wichtigen Momente (Größe der Blätter zur Zeit der Operation, Versuchsdauer usw.) erwähnt werden. Ein für allemal sei gesagt, daß sich die verwundeten Pflanzen stets unter den günstigsten Vegetationsbedingungen befanden, und insbesondere wurde wegen der Transpirationsverhältnisse fortwährend für eine genügende Sättigung der Luft mit Wasserdampf gesorgt. Ich hielt die Kulturen gewöhnlich in dem Schwitzkasten eines Warmhauses.

I. Verletzung der Spitzenregion des primären Keimblattes.

Teile der primären Keimblattspreite von *St. caulescens*, *St. Wendlandi* und *Monophyllaea Horsfieldii* wurden durch eine Schnittführung entfernt, welche aus den beigegebenen Textfiguren *a*, *b*, *c* deutlicher, als es durch irgend welche Beschreibung geschehen

kann, zu ersehen ist. Die auf der Zeichnung mit Schraffen angelegten Partien wurden weggeschnitten. Die Blattgestalt ist schematisiert, die Zahlen bedeuten die Bruchteile der Gesamtlänge des Medianus. Zur Zeit der Operation war dieser bei *St. caulescens* (27 Individuen) durchschnittlich 4 mm, bei *St. Wendlandi* (36 Pflanzen) 3 mm und *Monophyllaea Horsfieldii* (6 Pflanzen) 1,5 mm lang. An den von einer Art vorhandenen Exemplaren wurden die drei verschiedenen Schnitte in möglichst gleicher Zahl ausgeführt.



Sechs Wochen nach der Operation waren sämtliche *Streptocarpus*-Pflanzen zu kräftigen Individuen von annähernd der gleichen Größe, wie sie normale Pflanzen aufwiesen, herangewachsen, jedoch war in Übereinstimmung mit den Angaben Pischingers ¹⁾ nirgends eine Restitution oder Adventivbildung zu beobachten. Die Schnittflächen, welche sich nach außen hin durch ein Wundgewebe abgeschlossen hatten, erschienen nur durch die Tätigkeit des an der Blattbasis befindlichen Meristems nach vorne geschoben (die Blätter des *St. Wendlandi* waren durchschnittlich 2,6 cm lang geworden, von der Blattbasis bis zur Verwundungsstelle des Medianus gemessen) und waren selbst noch nach 7 Monaten in der ursprünglichen Größe und Form an der Spitze der Blätter teilweise erkennbar. Bei einer Schnittführung, wie sie Textfig. c zeigt, waren die Blattspitzen gewöhnlich zangenförmig gegen- oder auch übereinander geneigt (Taf. III, Fig. 1). Bei dem mehrblättrigen *St. caulescens* hatten sich die Stengelglieder so wie die auf die Cotyledonen folgenden Blattpaare ganz normal entwickelt. Kein einziges *Monophyllaea*-Pflänzchen hingegen überstand die Verletzung, nach acht Wochen waren alle Individuen zugrunde gegangen. Daß sich

1) Pischinger, a. a. O. S. 296.

hier nicht das gleiche Resultat wie bei *Streptocarpus* eingestellt hatte, führe ich, wenn man von der niedrigen Zahl der Versuchspflanzen absieht, auf die Kleinheit der Blätter zur Zeit der Operation zurück.

II. Abtragung der einen Längshälfte des Assimilationsorgans.

Die eine Längshälfte des Keimblattes von allen eingangs erwähnten *Streptocarpus*-Arten, von *Saintpaulia jonantha* und *Monophyllaea* wurde ohne Verletzung des Medianus sowie des Mesoresp. Hypocotyls, eventuell des Blattstieles, abgeschnitten. Naturgemäß blieb auf diese Weise ein Teil des an der Blattbasis befindlichen Meristems erhalten. Die Länge der operierten Cotyledonen betrug bei *Streptocarpus Rexii* (25 Pflanzen) durchschnittlich 8 mm, bei *St. achimendiflorus* (18 Pflanzen) 9 mm, bei *Saintpaulia jonantha* (26 Pflanzen) 7 mm und *Monophyllaea* (6 Exemplare) 4,2 mm. Bezüglich des *St. caulescens* (13 Pflanzen) und *St. Wendlandi* (12 Pflanzen) gelten die im vorhergehenden Abschnitte angeführten Ausmaße. Bei allen *Streptocarpus*-Arten konnte man nach einer bei den verschiedenen Spezies infolge des Wundshockes verschieden langen Periode des Wachstumsstillstandes beobachten, daß der Rest des am Blattgrunde befindlichen Meristems der operierten Seite sich nahezu ebenso entwickelt hatte, wie das Meristem der intakt gebliebenen Blatthälfte selbst¹⁾ (Taf. III, Fig. 2 a—h, Fig. 3). Die Schnittwunde, welche sich mehr oder weniger gestreckt hatte, wurde auf diese Weise stets nach vorne gegen die Spitze und gleichzeitig die der Blattbasis zunächst liegenden Partien der Wundfläche am stärksten im Vergleiche zu den entfernter liegenden vom Medianus weg gegen die Seite zu gedrängt. Hierdurch erschien die ursprünglich ganz gerade Schnittfläche wie bei den anderen Schnittführungen verheilt, gewöhnlich sichelförmig (konkav) gegen die Seite hin, welche entfernt wurde, gekrümmt (vgl. z. B. Taf. III, Fig. 2 c). Ob bei dem Zustandekommen dieser Erscheinung die Änderung der Spannungsverhältnisse im Blattgewebe infolge der Verletzung oder andere Momente eine Rolle spielen, lasse ich dahin gestellt. Niemals trat eine „echte“ Regeneration oder Adventivbildung von der Wundfläche aus ein.

1) Daß man an älteren Cotyledonen von *St. Wendlandi* die ganze vorhandene Blattspitze längs der Rippen entfernen kann und ein Nachwachsen der Blätter von der Basis her beobachtet, erwähnt bereits Goebel: Morpholog. u. biologische Bemerkungen. 14. Weitere Studien über Regeneration. Flora Bd. 92, 1903, S. 141.

Aus dem Gesagten ersieht man, daß sich meine Beobachtungen, welche ich an den zur Gruppe der *Rosulati* und *Unifoliati* gehörigen *Streptocarpus*-Arten gemacht habe, vollkommen decken mit denen Pischingers. Hingegen war dessen Angaben zufolge ein Verhalten, wie es der stengelbildende, vielblättrige *Streptocarpus caulescens*, eine zu den phylogenetisch ältesten Formen gehörige Art¹⁾, aufwies, nicht zu erwarten.

In verschiedener Weise reagierten auf die Verletzung *Monophyllaea* und *Saintpaulia*. Von ersterer ging die eine Hälfte der Versuchspflanzen zugrunde, während bei der anderen das Assimilationsgewebe von der Blattrippe aus der ganzen Länge nach nachwuchs, so daß die ursprüngliche Schnittfläche nicht gesetzmäßig gekrümmt, nach außen gewendet, einen Teil des neuen Blattrandes bildete (Taf. III, Fig. 4 a, b, c). Nach einiger Zeit (11 Wochen nach der Operation) gingen jedoch auch diese Pflänzchen ein. Bei der *Saintpaulia* hingegen war nirgends eine Spur von Nachwachsen der weggeschnittenen Keimblatthälfte zu beobachten. Vielleicht kam dies daher, weil die Cotyledonen zur Zeit der Amputation nahezu ihre endgültige Größe erreicht hatten.

Die an *St. caulescens* gemachten Beobachtungen veranlaßten mich, bei dieser Pflanze²⁾ sowie bei *Saintpaulia* normale Hochblätter ebenso zu beschneiden, wie ich dies an den Cotyledonen ausgeführt hatte, wobei naturgemäß der Blattstiel geschont wurde. Bei 21 Exemplaren des *St. caulescens* wurde das eine Blatt des zweiten nach den Cotyledonen zur Entwicklung gelangten Blattpaares in angegebener Weise am 26. Mai operiert. Die Blätter waren ca. 3—6 mm, der Blattstiel 1—1,5 mm lang, also bei weitem nicht ausgewachsen. Am 30. Juni konnte man sehen, daß bei 3 Individuen die Wundfläche sich nur in die Länge (bis zu 9 mm ungefähr) gestreckt hatte, ebenso wie bei den 18 anderen Pflänzchen; außerdem hatten sich bei den letzteren die meristematischen Zellen des verletzten Blattgrundes entwickelt, und die Gestalt dieses kam ganz wie im normalen Zustande zum Ausdruck. Manchmal erschien der Rand stark nach abwärts gekrümmt. Das Längsausmaß der Blätter (von der Basis bis zur Spitze gemessen) betrug zu dieser Zeit ca. 15 mm, so daß ungefähr 6—8 mm auf der operierten Seite nachgewachsen waren. Die Gestaltung und Verteilung der Schnitt-

1) Vgl. S. 45 dieser Arbeit.

2) Wegen der Pflanzen, welche zu diesen Versuchen verwendet wurden, vgl. Anm. 1 auf S. 45 dieser Arbeit.

fläche war ganz ähnlich der der ebenso operierten Cotyledonen. Merkwürdiger Weise traten in 3 Fällen junge Adventivbildungen auf der unteren Seite der Mittelrippe auf, wahrscheinlich infolge einer Verletzung dieser, während an normalen Blättern solche niemals zu beobachten waren. Von 12 *Saintpaulia*-Pflänzchen, bei welchen das eine des auf die Cotyledonen folgenden Blattpaars verletzt wurde, zeigte nur die Hälfte der Exemplare die gleiche Erscheinung, jedoch nicht in derselben Deutlichkeit wie *St. caulescens*. Bei den 6 anderen Individuen fand gar kein Nachwachsen vom Blattgrunde her statt. Meiner Überzeugung nach werden auch zu anderen Familien gehörige Pflanzen, deren Blätter ein ausgesprochen basales Wachstum zeigen und verletzt werden, ganz ähnliche Verhältnisse aufweisen.

Wie die Blätter von solchen Gewächsen, welche bei uns alljährlich das Laub abwerfen, gegenüber dem gänzlichen Entfernen der einen Blatthälfte (ohne Verletzung der Mittelrippe und des Blattstiels) reagieren, war von vornherein nicht zu beantworten, und leitete ich deshalb folgenden Vorversuch ein: Es wurden 11 junge, noch nicht ausgewachsene Blätter je einer Seitenachse von drei *Acer platanoides*-Bäumchen in eben erwähneter Weise verletzt. Die Länge und Breite der Blätter (in cm angegeben) ist zur Zeit der Operation (7. IV.) und bei Abschluß des Versuches (26. IV.) aus folgender Tabelle zu ersehen:

Acer platanoides.

7. IV.	Länge der Blätter in cm	3,9	4	6,6	3,7	4,5	8,8	5,5	4,5	1,5	3,2	3,3.
	Größte Breite der Blatthälften in cm .	2,8	2,6	4,5	2,1	2,9	4,7	2,8	3,1	0,9	1,8	1,9
26. IV.	Länge der Blätter in cm	6,2	5,5	10,8	6,9	5,9	8,8	6,5	5,9	3,6	4,5	5,4
	Größte Breite der Blatthälften in cm .	4,7	3,9	7	4,4	4,1	5,6	3,4	4,1	2,0	2,8	3,3

Sämtliche Blätter überstanden also eine derartige tief eingreifende Verletzung und zeigten außerdem (mit einer Ausnahme) ein ausgiebiges Längen- und Breitenwachstum; in manchen Fällen wiesen die Schnittflächen auch eine konkave Krümmung auf, wie ich sie für die *Gesneriaceen* beschrieben habe, jedoch war keine durchgreifende Übereinstimmung zu erkennen. Am 5. Juli hafteten die operierten Blätter ebenso fest wie die normalen an den Achsen;

eine Beschleunigung des Laubfalles¹⁾, eventuell hervorgerufen durch Verletzung der Assimilationsorgane, konnte nicht konstatiert werden. Über die Wachstumsverhältnisse verletzter Blätter gedenke ich noch an anderer Stelle zu berichten.

III. Spaltung des Assimilationsorgans.

Die Mittelrippe des größeren Keimblattes von *St. Wendlandi* und *Monophyllaea Horsfieldii* wurde von der Blattspitze bis zur Stelle des Übergangs der Blattlamina in das Meso- resp. Hypocotyl möglichst median gespalten, so daß annähernd zwei gleich große Hälften entstanden. Junge Pflänzchen, deren Keimblätter ca. 4—5 mm lang waren und zu derartigen Versuchen in großer Zahl verwendet wurden, vertrugen niemals eine solche schwere Verletzung, sondern gingen stets nach verhältnismäßig kurzer Zeit zugrunde. Später kam ich auf den Gedanken, größer gewordene Assimilationsorgane von *Streptocarpus*, bei welchen das in Einzahl vorhandene Keimblatt durchschnittlich (11 Pflanzen) eine Länge von 12,72 cm erreicht hatte²⁾, zu operieren (am 25. November 1905). Nicht zu vermeiden war dabei, daß der Schnitt manchmal auch in das Mesocotyl einige Millimeter (2—4) hinabreichte. Ein scharfer Übergang von der Blattrippe in die Achse ist übrigens niemals zu erkennen.

Bereits nach ungefähr zwei Monaten konnte man bemerken, daß sich die Versuchspflanzen verschieden verhielten. Bei sechs Individuen stellte sich eine ganz normale Verheilung der entzweigeschnittenen Blattrippen mittels eines Wundperiderms ein, und in einigen Fällen waren an den Wundflächen in der Gegend des Mesocotyls junge Adventivbildungen (in Ein- oder Mehrzahl bis zu vier) aufgetreten. Am 16. März hatten an diesen die den großen Cotyledonen entsprechenden Blattflächen eine Länge von ca. 3—4 cm erreicht, während die den kleineren Cotyledonen entsprechenden Blättchen, welche anfänglich den großen Keimblättern gegenüberstehen sollten, auch hier merkwürdigerweise nirgends zur Entwicklung gelangten³⁾. Bei fünf anderen Versuchspflanzen hingegen konnte man den Beginn einer „echten“ Regeneration (Restitution)

1) Vgl. Wiesner, Die biologische Bedeutung des Laubfalles. Berichte der deutsch. bot. Gesellschaft Bd. 23, 1905, S. 181.

2) Es waren diese wie auch alle übrigen Individuen Sämlinge desselben Frühjahrs.

3) Vgl. Goebel, Flora, Bd. 92, 1903, S. 141.

teils an beiden Spalthälften (Doppelbildungen), teils nur an einer beobachten und zwar nicht längs der ganzen Blattrippe, sondern stets allein am Blattgrunde, dort wo sich das sekundäre Meristem befindet. Die übrigen verletzten Partien des Medianus waren normal verheilt. Das Exemplar, bei welchem der Restitutionsprozeß am 21. Februar am weitesten vorgeschritten war, wurde an diesem Tage in Alkohol konserviert. Die rechte Blatthälfte war 17 cm, die linke 18 cm lang¹⁾, das Regenerat an der ersteren 1,8 cm lang und 1,9 cm breit (es wurde immer die größte Breite gemessen), das an der letzteren 3 cm lang und 1,4 cm breit. Erwähnt soll noch werden, daß in diesem Falle der Medianus durch den Schnitt an der Oberseite bis zum Übergange in das Mesocotyl verletzt wurde, während auf der Unterseite die letzten der Achse zunächst gelegenen 5 mm der Blattrippe unverletzt blieben. Darauf ist wohl zurückzuführen, daß die Basen der beiden Blatthälften nicht genau gleichen Schritt in ihrer Entwicklung hielten und deshalb der Blattgrund der rechten Hälfte gegenüber der linken um ca. 1 cm nach vorwärts geschoben erschien (Taf. III, Fig. 5).

Ich will hier nicht den Verlauf des Wachstums bei den einzelnen Regeneraten besprechen, sondern nur die Dimensionen dieser bei Abbruch der Versuchsreihe am 17. Mai tabellarisch mitteilen.

Versuchspflanze	Länge der Blatthälften ²⁾	Regenerat rechts		Regenerat links	
		Länge	größte Breite	Länge	größte Breite
I	27	4	3,4	2,3	1,0
II	30	5,3	2,5	4	1,3
III	15	nicht meßbar (die Regeneration beginnt erst)		6	3
IV ³⁾	21	7	3,7	7,0	3,8

Zu erwähnen ist noch, daß der Kontur der restituierten Blatthälften an manchen Stellen oft unregelmäßige Auszackungen, vornehmlich an den äußersten gegen die Blattspitzen zugewendeten Partien infolge des Erlöschens der Wachstumsfähigkeit der verletzten Zellen aufwies, und die Regenerate in jenen Fällen, in welchen

1) Von der Achse gegen die Blattspitze zu betrachtet. Die Blattspitzen waren hier, wie auch bei den übrigen Pflanzen abgestorben.

2) Sämtliche Ausmaße sind in cm angegeben.

3) Vgl. Taf. III, Fig. 6. Das Mesocotyl erschien am Ende des Versuches infolge nachträglichen Wachstums ungefähr 1 cm tief gespalten. Die Blattrippen waren dort, wo sich die Regenerate gebildet hatten, ganz normal gestaltet.

beiderseits eine Restitution sich eingestellt hatte (also Doppelbildungen zustande gekommen waren), nicht die normale, fixe Lichtlage annahmen, sondern sich in einer zum Horizont normalen Ebene ziemlich parallel zueinander entwickelt hatten. Wahrscheinlich ist diese Stellung auf den zu einer natürlichen Ausbildung mangelnden Raum zurückzuführen. Ob diese Vermutung Anspruch auf Richtigkeit machen kann, versuchte ich dadurch zu entscheiden, daß ich bei einigen (vier) Pflanzen den Medianus wie früher spaltete und die eine Blatthälfte sodann ganz abtrennte. In all diesen Fällen fand ein Ersatz der weggeschnittenen Blatthälfte statt und stellte sich das Assimilationsgewebe wie gewöhnlich dem Lichte gegenüber ein.

Auch an älteren *Monophyllaea*-Pflanzen vermochte ich ganz ähnliche Erscheinungen zu beobachten wie bei *St. Wendlandi*. Bei einem Exemplare (Taf. III, Fig. 7 a, b), dessen größerer Cotyledo ca. 4 cm lang war, wurde der Medianus wie auch das Hypocotyl am 20. Januar möglichst median gespalten und zwar letzteres selbst ca. 3 mm tief. Nach ungefähr sieben Wochen konnte man an der Basis einer jeden Blatthälfte je ein 1 cm langes Stück Blattgewebe symmetrisch gegeneinander gelagert bemerken, welches allmählich gegen die Blattspitze zu schmaler wurde. Das Regenerat der rechten Seite war ca. 0,3, das der linken 0,4 cm breit. Der äußere Kontur zeigte auch hier verschiedentliche Krümmungen und Ausbuchtungen. Die beiden Blatthälften waren stark sichelförmig gegeneinander gebogen, ebenso wie dies bei den gespaltenen *Streptocarpus*-Pflanzen zu beobachten war. Ein zweiter ca. 9 cm langer Cotyledo (Taf. III, Fig. 8 a, b) wurde auch in der Mitte entzweigeschnitten und zwar bis ungefähr 1 cm oberhalb des Überganges von der Lamina ins Hypocotyl. Auf der linken Seite fand ein Ersatz der verloren gegangenen Spreite, vom Spalte ausgehend, in einer Länge und Breite von 1 cm statt, während auf der rechten Blatthälfte vom Rande her eine Reißbildung auftrat, welche sich bis zur Mittelrippe erstreckte und den Restitutionsvorgang beeinträchtigte. Bei einem dritten Exemplare (Taf. III, Fig. 9) wurde die Mittelrippe und das Hypocotyl ca. 4 mm gespalten. Der rechte Ast streckte sich nahezu gar nicht und produzierte allein drei Adventivbildungen, während der linke eine Länge von ungefähr 2,2 cm erreichte. An der Basis des Medianus des letzteren wurde die Lamina teilweise restituiert (in der Figur durch ein X bezeichnet). Da das Blatt von der Spitze her abstarb, mußte der Versuch vorzeitig abgebrochen werden.

Wie man sieht, ist auch die *Monophyllaea* bis zu einem gewissen Grade befähigt, den Verlust eines Teiles des Assimilationsgewebes durch einen „echten“ Regenerationsprozeß zu decken, obwohl dieser lange nicht mit derselben Regelmäßigkeit auftritt wie bei *Streptocarpus Wendlandi*. Vielleicht kommt dies auch daher, weil die Blätter infolge ihrer größeren Biegsamkeit bei letzterer Pflanze bedeutend leichter gleichmäßig zu operieren sind als bei ersterer.

IV. Über die Reproduktionsfähigkeit der Blätter von *Monophyllaea Horsfieldii* R. Br.

Anschließend an meine Beobachtungen über das Auftreten von Adventivbildungen an dem Hypocotyl von *Monophyllaea*¹⁾ stellte ich mir die Aufgabe, nachzusehen, inwieweit die verschiedenen Teile der Pflanze befähigt sind, adventive Bildungen zu produzieren.

Stücke des Hypocotyls mit und ohne Lamina sowie Teile der Blattflächen, an welchen die Mittelrippe stehen gelassen wurde, bewurzeln sich ebenso leicht wie die Mittelrippe allein und von dieser gänzlich befreite Partien des Assimilationsorganes²⁾. Daß an letzteren sogar ganze Pflanzen wie auch Infloreszenzen adventiv auftreten können, geht aus folgenden Aufzeichnungen hervor: Es wurden Teile der Blattfläche von Individuen, bei welchen eine Infloreszenz bereits entwickelt war, am 13. November in einem Vermehrungskasten eines Warmhauses derart in Sand gesteckt, daß die Wundflächen gänzlich von letzterem bedeckt erschienen. Am 3. Januar erwiesen sich sämtliche Blatteile bewurzelt, jedoch nicht gleichmäßig längs der Schnittfläche, sondern insbesondere dort, wo die Seitennerven verwundet worden waren. Ebendasselbst machten sich bedeutende Kalluswucherungen bemerkbar. Die Blattstecklinge wurden sodann in mit Erde beschickte Töpfe eingesetzt. Noch im Laufe desselben Monats konnte man das Hervortreten von Adventivbildungen, welche die Gestalt der ganzen Pflanze nachahmten (das dem kleinen Cotyledo entsprechende Blättchen wurde auch hier nicht gebildet³⁾), mit jungen Infloreszenzanlagen sowie von jugend-

1) Vgl. Figdor, Fußnote auf S. 42 dieser Arbeit.

2) Wenn die Hypocotyle sonst normaler Pflanzen etioliert waren, schnitt ich in Ermangelung anderer Exemplare die Lamina mit einem ca. 15 cm langen Stück des Hypocotyls ab und kultivierte dieselbe bei guter Beleuchtung als Steckling zur normalen Pflanze heran.

3) Vgl. Figdor, Über Regeneration bei *Monophyllaea*. Österr. bot. Zeitschrift 1903, S. 392.

lichen Blütenständen allein (1 Exemplar) aus dem Erdboden bemerken. An manchen Exemplaren traten beide Arten von Neubildungen, welche stets aus dem Kallus entsprangen, nebeneinander auf (vgl. Taf. III, Fig. 10).

Aller Wahrscheinlichkeit liegt hier ein weiteres Beispiel für jene bisher nicht oft beobachtete Erscheinung vor, daß Blattstecklinge, von blühreifen Individuen angefertigt, früher Infloreszenzen bilden als solche, welche von noch nicht ausgereiften Blättern gemacht werden¹⁾.

Zusammenfassung.

Die wesentlichsten Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung sind folgende:

1. Werden verschieden gestaltete, an der Blattspitze gelegene Partien der eigentlichen Spreite des größeren Keimblattes von *Streptocarpus caulescens*, *St. Wendlandi* und *Monophyllaea Horsfieldii* abgetragen, so findet im Einklange mit den Ergebnissen Pischingers kein Ersatz der verloren gegangenen Teile von der Wundfläche aus statt.

2. Ebensowenig stellt sich bei den früher erwähnten *Streptocarpus*-Arten, ferner bei *Streptocarpus Rexii*, *St. achimemiflorus* und *Saintpaulia ionantha* eine Restitution an der Schnittwunde ein, wenn die eine Längshälfte des Assimilationsorgans (des primären Keimblattes nebst dem sekundären Zuwachs) ohne Verletzung des Medianus entfernt wird. Das an der Basis der amputierten Blatthälfte stehen gebliebene meristematische Gewebe entwickelt sich nahezu ebenso wie das an der normalen Seite (*Saintpaulia* ausgenommen). Dadurch wird die Wundfläche stets nach vorne geschoben. Besonders auffällig erscheint dieses Verhalten der Keim- sowie Hochblätter des stengelbildenden, vielblättrigen *Streptocarpus caulescens*, welcher zu den phylogenetisch ältesten *Streptocarpus*-Arten zu zählen ist. Bei *Monophyllaea* hingegen wächst das Assimilationsgewebe längs der ganzen Schnittwunde nach, jedoch kommt es auch hier nicht zur vollkommenen Wiederherstellung der ursprünglichen Blattgestalt.

3. Zerlegt man den Assimilationsapparat von *St. Wendlandi* und *Monophyllaea Horsfieldii* derart, daß der Medianus in

1) Vgl. Klebs, Über Variationen der Blüten. Jahrbücher f. wiss. Botanik Bd. 42, 1905, S. 265.

zwei annähernd gleich große Hälften gespalten erscheint, so ergänzt sich entweder eine jede der beiden Spalthälften oder auch nur eine, jedoch nicht längs der ganzen Wunde, sondern nur dort, wo sich meristematisches Gewebe vorfindet (das ist am Blattgrunde), zu einem normalen Assimilationsorgan. Der übrige Teil der Blattrippe verheilt normal. In ersterem Falle entstehen typische Doppelbildungen. Hierdurch ist der Nachweis erbracht, daß auch die Blätter höherer, phanerogamer Pflanzen einer „echten“ Regeneration, Restitution, fähig sind.

Wien, Biologische Versuchsanstalt, Juli 1906.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1. *Streptocarpus Wendlandi*. Keimpflanze (1/1). Schnittführung wie bei Textfig. c. Die Blattspitzen greifen zangenförmig übereinander. Versuchsdauer 13. 5. bis 1. 7.

Fig. 2 a—h. *Streptocarpus caulscens*. Teile der Achse mit dem großen und kleinen Cotyledo ($1\frac{1}{2}/1$). Die linke Hälfte des größeren Cotyledo (von der Achse gegen die Spitze zu betrachtet) wurde abgetragen. Versuchsdauer 19. 5. bis 22. 10.

Fig. 3. *Streptocarpus Wendlandi*. Keimpflanze (1/1). Schnittführung wie bei Fig. 2. Versuchsdauer 13. 5. bis 1. 7.

Fig. 4 a, b, c. Keimblätter von *Monophyllaca Horsfieldii* (von oben gesehen, 1/1). Schnittführung wie bei Fig. 2. Die kleinen Keimblätter wurden größer als unter normalen Verhältnissen.

Fig. 5. *Streptocarpus Wendlandi*. Doppelbildung (1/1). Versuchsdauer 25. 11. bis 21. 2.

Fig. 6. *Streptocarpus Wendlandi*. Doppelbildung (annähernd nat. Größe, nach einer Photographie des Herrn Černý).

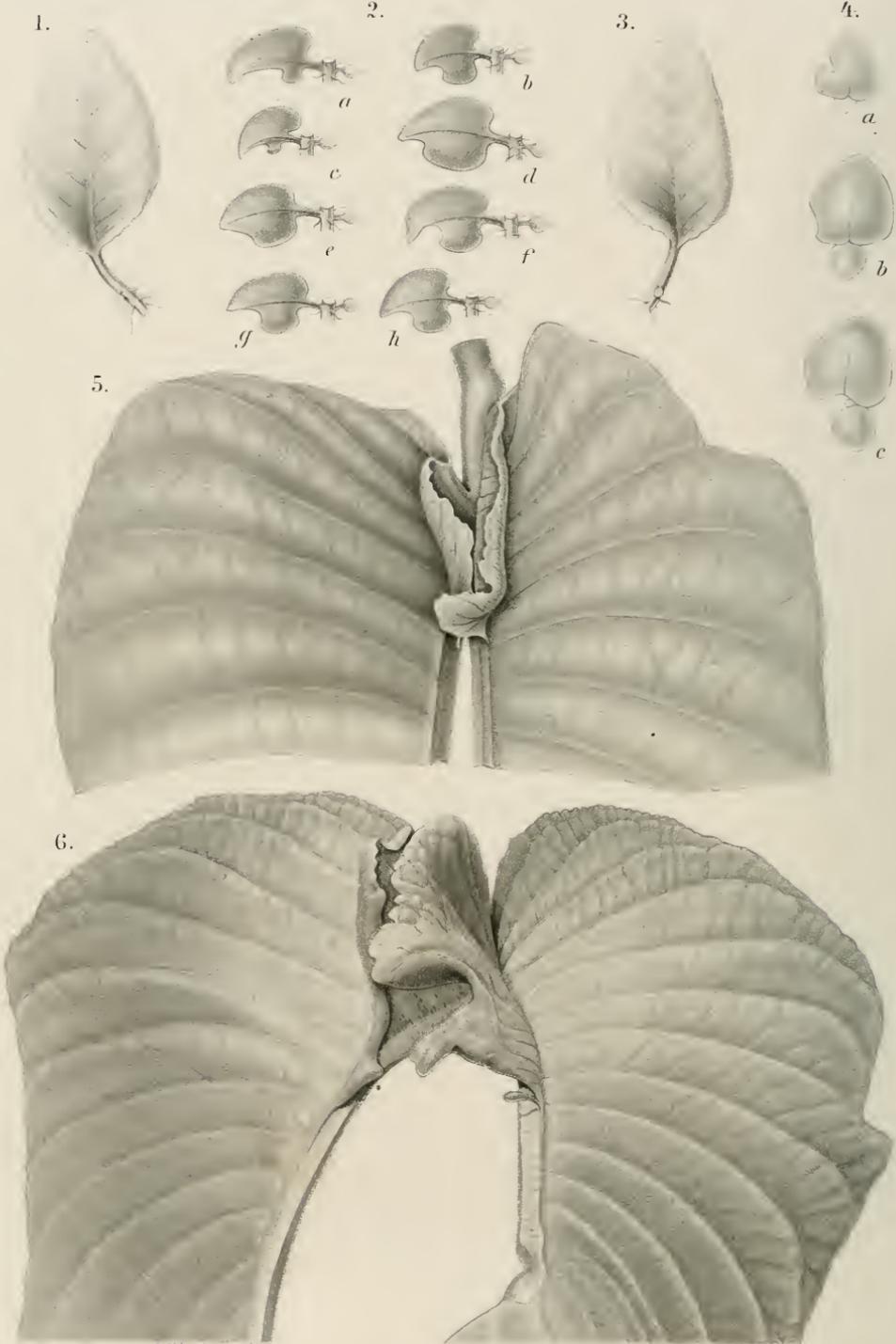
Fig. 7 a, b. *Monophyllaca Horsfieldii*. Doppelbildung (1/1), a von oben, b von unten gesehen.

Fig. 8 a, b. *Monophyllaca Horsfieldii*. Doppelbildung (1/1), a von rechts, b von links gesehen.

Fig. 9. *Monophyllaca Horsfieldii*. Beginn einer Restitution an der linken Blatthälfte (durch ein × bezeichnet, 1/1).

Fig. 10. *Monophyllaca Horsfieldii*. Adventivbildungen (1/1) an einem vom Medianns befreiten Blatteile.

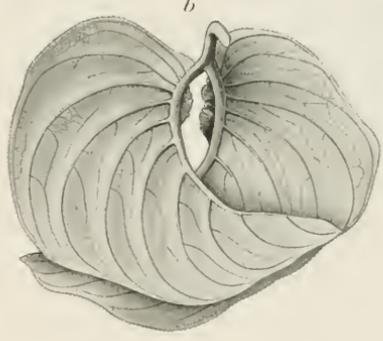
Die Figuren der Tafel III sind mit Ausnahme der Fig. 6 von Herrn J. Fleischmann nach der Natur gezeichnet worden.



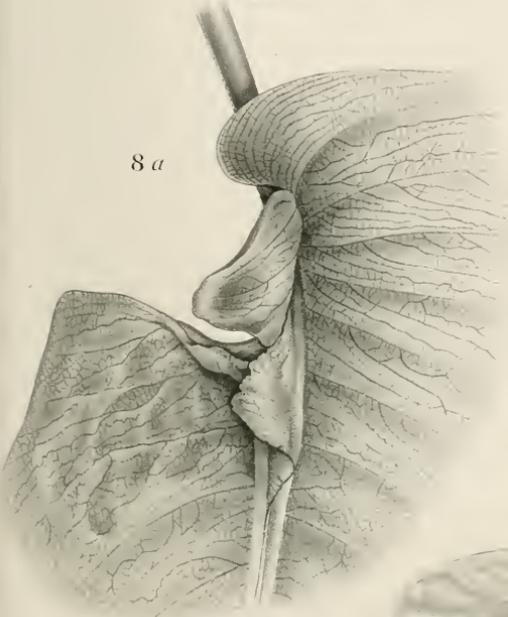
7.



b



8 a



8 b



9.



10.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [44](#)

Autor(en)/Author(s): Figdor Wilhelm

Artikel/Article: [über Restitutionserscheinungen an Blättern von Gesneriaceen. 41-56](#)