Sitzungsberichte

der

mathematisch-physikalischen Classe

der

k. b. Akademie der Wissenschaften

zu München.

Band XXVI. Jahrgang 1896.

München.
Verlag der K. Akademie.
1897.

In Commission des G. Franz'schen Verlags (J. Roth).

Ueber Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung.

Von **K. Goebel.**

(*Eingelaufen 5. Dezember.*)

Im Wesen der Entwicklung liegt es begründet, dass die ersten Stufen derselben von den folgenden abweichen. Dies tritt, wie ich früher (Ueber die Jugendzustände der Pflanzen, Flora 1889, p. 1 ff.) nachzuweisen versucht habe, besonders dann auffallend hervor, wenn die ersten Entwicklungsstadien anderen äusseren Verhältnissen angepasst sind, als die folgenden. So finden wir bei einer Anzahl xerophiler Pflanzen die späterhin eine Reduktion der Blattfläche zeigen, die Jugendformen, die im Schutze anderer Pflanzen aufwachsen, mit wohlentwickelten Blättern versehen; die früher angeführten Beispiele zeigen aber, welche Schwankungen in dieser Beziehung vorkommen. Es zeigen z. B. die Keimpflanzen von Casuarina und Ruscus aculeatus keine Abweichung von der Gestaltung der „erwachsenen" Pflanze, während diejenigen von Ruscus androgynus (Semele androgyna) wohl entwickelte Laubblätter besitzen, obwohl auch hier später die Blätter verkümmern und die Assimilation den blattähnlichen Phyllokladien übertragen wird.

Aber auch da, wo die Lebensverhältnisse der Keimpflanzen nicht in erheblichem Maasse von denen des späteren Alters abweichen, sind die Gestaltungsverhältnisse oft verschieden. Diese Erscheinung gewährt zunächst ein morphologisches Interesse. Fassen wir nur die beblätterten Pflanzen zunächst in das Auge, und bezeichnen wir die in der Jugend auftretenden Blätter als

Primärblätter[1]), so fragt es sich: folgen diese von den späteren, den Folgeblättern, oft so weit abweichenden Gebilde demselben, nur in gewisser Beziehung abgeänderten Entwicklungsgange wie jene oder nicht?

In einer Anzahl von untersuchten Fällen habe ich nachgewiesen, dass das erstere der Fall ist, dass der Entwicklungsgang bei allen Blattgebilden einer Pflanze ursprünglich übereinstimmt und Abweichungen dadurch zu Stande kommen, dass die Primärblätter auf einem gewissen Entwicklungsstadium stehen bleiben, und nun eine Vergrösserung oder sonstige Veränderung einzelner Theile erfahren. Sie erscheinen so, wie ich nachwies, als Hemmungsbildungen gegenüber den später auftretenden Blattanlagen, abgesehen natürlich von den Fällen, in denen letztere selbst der Reduktion anheimfallen, wie bei den australischen Akazien, Clematis afoliata u. a.

Derartige Erscheinungen haben zunächst in phylogenetischer Beziehung das Interesse auf sich gezogen, weil die Jugendformen hier übereinstimmen mit den Gestaltungsverhältnissen die bei anderen Pflanzen die auch später herrschenden darstellen. Darauf möchte ich hier nicht näher eingehen, sondern nur hervorheben, dass der Nachweis, dass eine Jugendform andern Verhältnissen angepasst ist als die folgenden Stadien, noch nichts gegen eine etwaige phylogenetische Bedeutung der Jugendstadien beweist. Darüber kann nur der Vergleich mit anderen Formen entscheiden. Auch da, wo über die phylogenetische Bedeutung der Jugendstadien wohl kaum eine Meinungsverschiedenheit besteht, wie bei den australischen Akazien, sind dieselben offenbar anderen Verhältnissen angepasst als die spätern und haben desshalb sich erhalten.

In neuerer Zeit ist aber gegenüber der formal morphologischen Betrachtung eine andere Frage in den Vordergrund getreten, die nach der Abhängigkeit der einzelnen Entwick-

[1]) Der statt dessen von einigen Autoren angewandte Ausdruck Primordialblätter ist zu verwerfen. Primordialblatt ist, wie der Name sagt, eine aus dem Blattprimordium hervorgegangene Blattanlage. So haben Eichler und ich den Ausdruck auch gebraucht.

lungsstadien von äusseren Faktoren. Auf die Frage, ob das Auftreten der Jugendformen an andere äussere Bedingungen, speciell an andere Stärke der Lichtintensität geknüpft sei, als das der folgenden Entwicklungsstufen, wurde schon in meiner oben erwähnten Arbeit hingewiesen. Ist dies der Fall, so muss es zunächst möglich sein, die Dauer der Jugendform künstlich zu verlängern, sie zu einer theoretisch unbegrenzten zu machen. Die Natur führt dies Experiment gelegentlich bei einigen Wasserpflanzen aus, und so wurde denn auch zunächst bei einer solchen Pflanze, Sagittaria sagittaefolia von mir nachgewiesen[1]), dass die Jugendform — die sich durch ihre abweichende, einfachere Blattform auszeichnet, dauernd erhalten bleibt, wenn man sie bei schwacher Lichtintensität kultivirt, und dasselbe wurde später für eine dikotyle Landpflanze, Campanula rotundifolia gezeigt.

Indess kommen bei der Erhaltung der Jugendformen keineswegs nur äussere Einwirkungen in Betracht. Dies zeigt uns schon das Verhalten der „fixirten" Jugendformen mancher Coniferen, z. B. der Biota und Chamaecyparis-(Retinispora)-Arten. Man kann hier die durch abstehende Nadeln ausgezeichnete Jugendform, wie früher mitgetheilt, dadurch erhalten, dass man an Keimpflanzen die ganze obere Partie entfernt, und nur die an der Basis stehenden die Jugendblattform zeigenden Sprosse stehen lässt. Diese erfahren jetzt eine kräftige Entwicklung, während sie sonst durch die anders beblätterten Sprosse bald unterdrückt werden. Es kommen also auch Correlationsverhältnisse in Betracht.

An die Frage: wodurch man eine Pflanze zum Beharren auf dem Jugendstadium veranlassen könne, schliesst sich naturgemäss die weitere, ob und wodurch es möglich ist, die Pflanze zur Rückkehr zur Jugendform zu bringen.

Nachdem nun eine Anzahl derartiger Fälle bekannt geworden ist, wird es von Interesse sein, sie in Verbindung mit einigen neuen hier zusammenfassend zu besprechen. Dass es

[1]) Pflanzenbiolog. Schilderungen II, p. 295, Flora 1896, p. 110.

sich auf diesem Gebiete nur um einen Anfang handelt, braucht kaum hervorgehoben zu werden, immerhin ergeben sich doch für Pflanzen aus verschiedenen Gruppen einige gemeinsame Gesichtspunkte, wenn auch Manches noch zweifelhaft bleibt und ausgedehnter Prüfung bedarf. Die meisten der im Folgenden besprochenen Untersuchungen wurden theils von mir, theils auf meine Veranlassung in dem hiesigen pflanzenphysiologischen Institute ausgeführt, andere Beispiele wurden der Literatur entnommen.

1. Lebermoose.

Untersucht wurde das Verhalten zweier Marchantieen. Bei der Keimung der Sporen entsteht zunächst ein Keimschlauch, zur Bildung der an diesem entstehenden Keimscheibe ist, wie schon Leitgeb fand, höhere Lichtintensität nothwendig. Bei starkem Lichte bleibt der Keimschlauch kurz (cfr. Fig. I, 1) und geht sofort an seiner Spitze zur Bildung der aus vier Zellen bestehenden, rechtwinklig zur Richtung der Lichtstrahlen orientirten Keimscheibe über, deren eine Zelle zur Scheitelzelle der Keimpflanze wird. Es bildet sich so eine mit zweischnei-

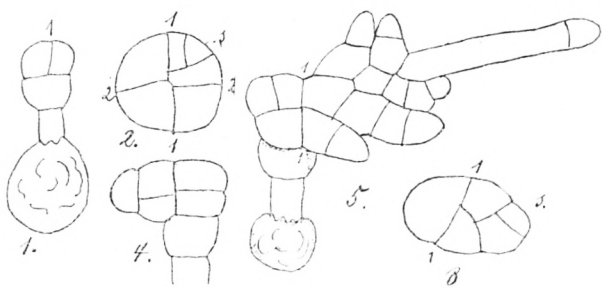

Fig. I. Preissia commutata (halbschematisch). 1. Gekeimte Spore, oben in die Keimscheibe übergehend. 2. Junge Keimscheibe von oben 1, 2 die Quadrantenwände, in dem obern Quadranten rechts wird die junge Pflanze angelegt. 3. Eine Keimscheibe, in der in der rechten Hälfte sofort die junge Pflanze angelegt wurde (s Scheitelzelle derselben). 4. Keimscheibe dem Keimfaden aufsitzend im optischen Längsschnitt. 5. Eine junge Pflanze, deren Scheitelzelle in Folge verminderter Lichtintensität wieder zum Keimschlauch ausgewachsen ist. (Vergr.)

diger Scheitelzelle wachsende Zellfläche. Bringt man[1]) diese in gemindertes Licht, so wächst die Scheitelzelle wieder zum Keimschlauche aus (I, 5) der nun wieder — höhere Lichtintensität vorausgesetzt — zur Bildung einer Keimscheibe schreiten kann. Dieser Versuch lässt sich durch Wechsel der Lichtintensität beliebig oft wiederholen, die Möglichkeit dazu hört aber auf, sobald der Scheitel des Vorkeims die Struktur angenommen hat, welche nun die bleibende wird. Auch andere Zellen des Vorkeims können zu Schläuchen auswachsen, und zwar geschieht dies nach Verletzung der Scheitelzelle regelmässig. Es war nun nicht unwahrscheinlich, dass man durch Aussaat der Sporen bei hoher Lichtintensität die Bildung des Keimschlauches ganz unterdrücken und sofort Keimscheibenbildung herbeiführen könne. Ein bei sehr starker elektrischer Beleuchtung ausgeführter Versuch mit Plagiochasma Aitoniana ergab aber ein negatives Resultat, Keimschläuche traten trotz der starken Beleuchtung auf, ihre Bildung kann, soweit die Erfahrung bis jetzt reicht, nicht übersprungen, resp. unterdrückt werden.

Wenn an dem Vorkeim eines foliosen Lebermooses die Bildung einer Sprossanlage erfolgt ist, so beginnt die Blattbildung zunächst mit der Entstehung einfach gestalteter Primärblätter. Es frägt sich, ob man die Bildung derselben auch auf späteren Stadien wieder hervorrufen kann.

Jungermannia bicuspidata besitzt bekanntlich Blätter, die auf einer Zellfläche oben zwei gleichfalls aus Zellflächen bestehende Lappen tragen. Pflanzen dieser Art wurden längere Zeit bei schwacher Beleuchtung gezogen. Es entwickelten sich vielfach Sprosse, bei denen das Blatt nur noch aus zwei Zellreihen bestand. Ein solcher Fall — nicht der extremste, der zur Beobachtung kam — ist in Fig. II abgebildet. Das Blatt war das 17. eines Seitensprosses, was desshalb bemerkt werden muss, weil die untersten Blätter von Seitensprossen ohnedies einfacher gestaltet zu sein pflegen, als die oberen. Es ist hier

[1]) Die Versuche wurden von Dr. Schostakowitsch ausgeführt. Vgl. Flora 1894.

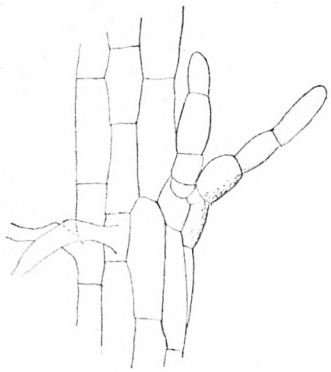

Fig. II. Jungermannia bicuspidata. Stück eines Stämmchens mit reducirten Blättern (eines derselben rechts) von der Seite. Vergr.

an der Basis noch eine aus vier Zellen bestehende Zellfläche vorhanden. Das Blatt stimmt überein mit der Gestaltung der Blätter an Keimpflanzen. Diese sind also Hemmungsbildungen, die auch im späteren Alter wieder hervorgerufen werden können. Diese einfacher gebauten Blätter besitzen übrigens Chlorophyllkörper, und die Pflanze kann offenbar längere Zeit hindurch in der Form dünner mit einfachen Blättern ausgerüsteter Stämmchen weiter wachsen. So nähert sich diese „künstliche Jugendform" sehr der Gestaltung einiger derjenigen foliosen Lebermoose, die ich als rudimentäre bezeichnet habe,[1]) Formen, bei denen die Blattbildung während des ganzen vegetativen Stadiums auf einer äusserst einfachen Stufe verharrt, um erst an den Sexualsprossen dann eine höhere Ausbildung zu erreichen. Es sei hier nur erwähnt, dass zwischen den vereinfachten und den „normalen" Blättern von Jung. bicuspidata alle Uebergangsstufen sich finden, und dass offenbar nicht alle Lebermoose sich gleich verhalten. Wenigstens hatte Lepidozia reptans, unter denselben Bedingungen wie Jungerm. bicuspidata gezogen, zwar kleinere Blätter hervorgebracht, die aber noch aus Zellflächen bestanden.

Eigenthümlich ist das Verhalten der Lebermoose bei der Regeneration. Aus abgeschnittenen Theilen eines Laubmooses bildet sich stets Protonema,[2]) bei den Lebermoosen treten auch

---

[1]) Goebel, Morpholog. und biolog. Studien (Annales du jardin botanique de Buitenzorg Vol. VII u. IX), Flora 1893, p. 82 ff.

[2]) Wenigstens in den bis jetzt bekannten Fällen. Es scheint mir nicht unwahrscheinlich, dass es auch Fälle gibt, in denen bei der Regeneration sofort eine Moosknospe entsteht, wenigstens kommt es

bei den Formen, die fadenförmige oder flache Vorkeime haben, soweit bis jetzt bekannt, sofort Zellkörper auf (vgl. Schostakowitsch a. a. O.). Indess beweist dies meiner Meinung nach noch nicht, dass die vegetativen Zellen nicht die Fähigkeit haben, bei der Regeneration die Entwicklungsstufen der keimenden Sporen zu durchlaufen. Dass dies gelegentlich vorkommt, habe ich an dem Beispiel von zwei tropischen Lejeunia-Arten früher gezeigt,[1]) und ich bin überzeugt, dass eine Pflanze, die unter weniger günstigen äusseren Verhältnissen gewachsen ist, bei der Regeneration auf das Keimstadium zurückgreifen wird. Versuche, die in dieser Hinsicht unternommen wurden, sind noch nicht abgeschlossen; meine Auffassung wird auch aus dem über das Verhalten der Moose Gesagten hervorgehen.

2. Laubmoose.

Bei der Keimung der Sporen entwickelt sich bekanntlich zunächst ein Gebilde, das man früher für eine Fadenalge gehalten und als „Protonema" beschrieben hat, ein Namen, der auch beibehalten wurde, als sich zeigte, dass das Protonema die Jugendform der Moose ist, und dass an demselben Zellkörper entstehen, die zu Moosstämmchen auswachsen. Schon Schimper erwähnt, dass die Bildung der Moosknospen am Protonema durch ungünstige äussere Umstände verhindert werden kann, namentlich unterbleibt sie, wie Klebs zeigte, bei zu geringer Lichtintensität. Dass Protonemen aber auch in der freien Natur lange fortwachsen können, ohne Moosstämmchen hervorzubringen, und zwar in Form von dicken, massigen Polstern, war bisher unbekannt. Einen sehr interessanten derartigen Fall lernte ich durch Herrn Geh.-Rath von Gümbel kennen. Derselbe übergab mir zur Bestimmung dunkelgrüne Polster, die in ihren unteren Theilen zahlreiche Partikelchen von eisenhaltigem Thone eingelagert hatten. Sie waren in einem wasserführenden

---

vor, dass der der Knospenbildung vorangehende Protonemafaden sehr kurz ist.

[1]) Flora 1889, p. 17.

Graben am Stollenmundloch der Dachschieferzeche Lehesten bei Ludwigstadt in Oberfranken gewachsen und besassen bis zu 5 cm Dicke bei einer Ausdehnung von oft über 15 cm. Die kompakten Polster zeigen beim Durchschneiden deutlich eine Schichtung, die oberste Zone (etwa bis 2 mm) zeigt eine nach unten abnehmende intensiv grüne Färbung. Herr v. Gümbel war zweifelhaft, ob dies Gebilde eine Fadenalge darstelle oder

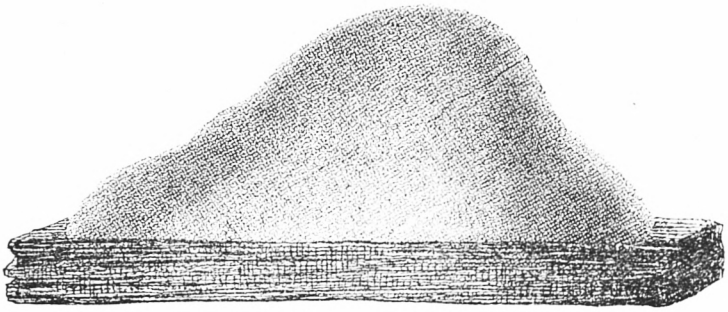

Fig. III. Protonemapolster (von Bryum pseudo-triquetrum?) in natürlicher Grösse. Dasselbe sitzt einem Stück Holz auf.

ein sehr eigenartiges Moosprotonema. Das zuerst von mir untersuchte Material liess den Zellinhalt nicht mehr deutlich erkennen. Nach der Gestalt der verzweigten Fäden, aus denen die Polster zusammengesetzt sind, glaubte ich, eine Chlorotylium-Art vor mir haben. Frisches Material, welches Herr v. Gümbel kommen zu lassen die Freundlichkeit hatte, zeigte, dass offenbar ein Moosprotonema vorliegt, freilich in einer Ausbildung, die es zu einem höchst fremdartig aussehenden Gebilde macht. Die Polster bestehen, wie erwähnt, aus verzweigten, durch Querwände in cylindrische Zellen gegliederten Fäden. Die Chlorophyllkörper haben ganz die Gestalt wie bei den Moosen, und in den Zellen ist nur ein einziger, verhältnissmässig grosser Zellkern vorhanden, was ohne Weiteres zeigt, dass man es mit einer Cladophoree nicht zu thun haben kann. Irgendwelche Fortpflanzungsorgane waren nicht vorhanden und der — in Worten schwer wiederzugebende — Gesammthabitus der Fäden

musste jemand, der wie ich sich viel mit Moosprotonemen befasst hat, die Ueberzeugung aufdrängen, dass ein Moosprotonema vorliegt.

Die Zelltheilung erfolgt vorzugsweise in den Spitzenzellen der Fäden. Indess kommen auch interkalare Theilungen vor, durch die nicht selten kleine scheibenförmige Zellen abgeschnitten werden, eine Erscheinung, die auch bei anderen Moosprotonemen sich findet, namentlich wenn „Gemmenbildung" eintritt (vgl. unten). Die Wände stehen meist quer, oft aber auch geneigt zur Faden-Längsachse, in einem Falle traf ich auch eine Längswand an. Nach unten hin verliert sich in den Fäden die grüne Farbe der Chlorophyllkörper, sie werden erst gelblichbraun und gehen dann ganz zu Grunde.

Die Verzweigung der Fäden ist in den Figuren IV und V dargestellt. Die Seitenäste sind dünner als die Hauptachse und entspringen meist nur auf einer Seite derselben, dass, wie Fig. IV zeigt, auch interkalare Astbildung vorkommen kann — eine sonst bei Moosprotonemen nicht bekannte, bei manchen Cladophora-Arten sich findende Erscheinung — steht offenbar mit dem Vorkommen interkalarer Zelltheilung in Beziehung.

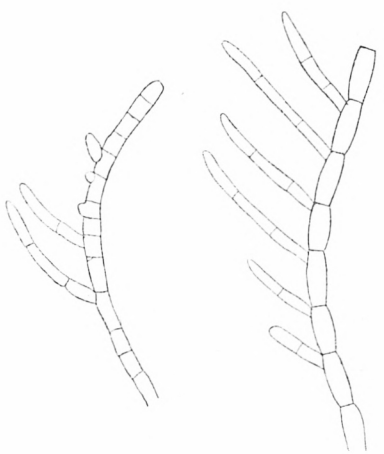

Fig. IV und V. Einzelne Fäden aus dem in Fig. III abgebildeten Protonemapolster.

„Rhizoiden" fehlen vollständig. Sie würden auch bei den kompakt wachsenden Fäden ebensowenig funktionelle Bedeutung haben, als etwa bei den Stämmchen von Sphagnum.

Dass die Polster ein nicht unbeträchtliches Alter besitzen, ist ihren Grössenverhältnissen nach wahrscheinlich, wenngleich das Wachsthum in strömendem Wasser ein besonders üppiges

zu sein pflegt. Früher hat man die Verlängerung, welche manche Pflanzen in fliessendem Wasser zeigen, auf die mechanische Wirkung des Wassers zurückzuführen versucht. Ich habe bei anderer Gelegenheit[1]) darauf hingewiesen, dass dies nicht genüge, dass vielmehr auch die Verhältnisse der Beleuchtung, der Nährstoffzufuhr und der Durchlüftung in Betracht kommen. Dementsprechend kamen F. Darwin und D. Pertz[2]) neuerdings auch zu dem Resultate, dass die Assimilation in bewegtem Wasser eine stärkere ist, als in ruhendem.

In Luft kultivirt, wuchsen die Protonemen weiter, die Fäden wurden aber schmäler, und die bei den Polstern so auffallende Bevorzugung der Spitzenzellen mit Bezug auf Chlorophyllgehalt war bei weitem weniger vorhanden. Die in der Luft entwickelten Fäden zerfallen ausserordentlich leicht in einzelne, eine oder mehrere Zellen umfassende Stücke. Indess ist der Vorgang hier ein anderer, als bei der „Gemmen"bildung, die an Funariaprotonomen nicht selten auftreten, und auf die schon früher hingewiesen wurde.[3]) Hier finden wir nämlich leere Zellen, deren Membran mit Kongoroth sich sehr rasch färbt und später in ihrem unteren Theile vorquillt, zwischen plasmareiche eingeschaltet[4]), die späterhin dann zu neuen Protonomafäden auswachsen können. Die Figur V mag eine Vorstellung von diesem, an die Gemmenbildung von Mucor erinnernden Vorgang geben. Wie dort, wird auch bei Funaria die Gemmenbildung eintreten, unter Umständen, die für das vegetative Wachsthum ungünstig sind.

Zur Bildung von Moosknospen haben es die als Landpflanzen kultivirten Polsterprotonemen bis jetzt noch nicht gebracht.

---

[1]) Pflanzenbiolog. Schilderungen II, p. 332.

[2]) On the effect of water currents on the assimilation of aquatic-plants. By Francis Darwin and D. F. M. Pertz (Proceedings of the Cambridge philosophical society Vol. IX, P. II).

[3]) Goebel, Die Muscineen, Schenk's Handbuch II, p. 389.

[4]) Ursprünglich enthalten diese Trennungszellen Protoplasma (ob auch einen Zellkern, habe ich nicht näher untersucht), das aber nur höchst selten noch Chlorophyllkörper besitzt.

Welche Ursachen indessen die Bildung der Moosknospen verhinderten, ist nicht ohne Weiteres klar. Indess scheint mir aus einer Anzahl von Wahrnehmungen hervorzugehen, dass die

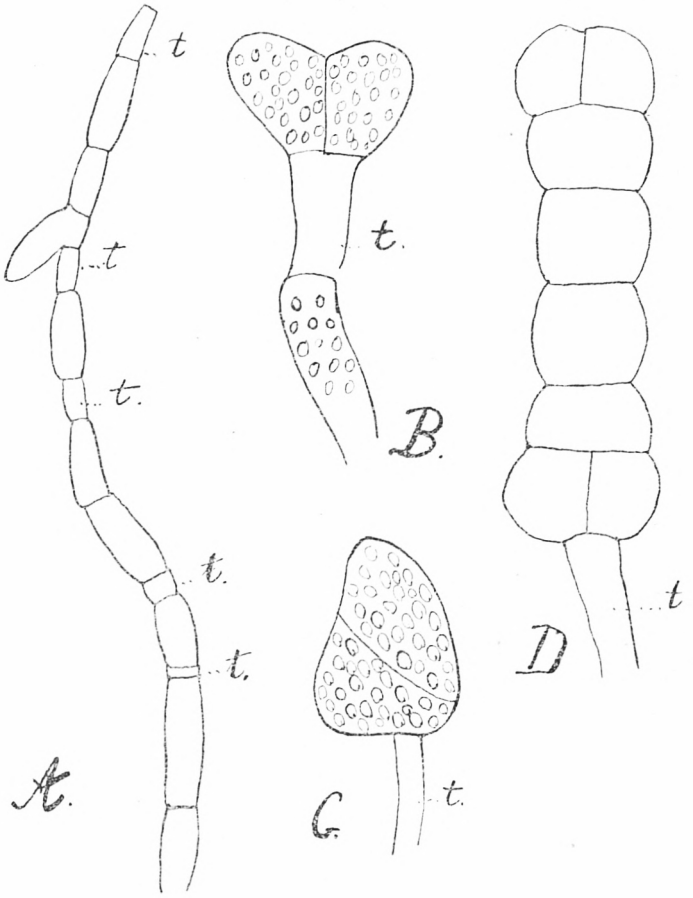

Fig. VI. Gemmenbildung des Protonema's von Funaria hygrometrica (die Figuren sind bei verschiedener Vergrösserung gezeichnet). *t* die leeren Zellen. In manchen Fällen treten in den Fäden Längswände auf.

Bildung der Moosknospen am Protonoma an ähnliche äussere Bedingungen geknüpft ist, wie die Entstehung der Sexualorgane in andern Fällen. Wir wissen, dass manche amphibische Pflanzen im Wasser zwar lebhaft wachsen, aber nicht blühen,

und dass auch bei niedern Pflanzen das Auftreten der Sexualorgane vielfach an eine Hemmung der vegetativen Entwicklung geknüpft ist. Ferner habe ich früher zu zeigen versucht, dass eine zwar rein hypothetische, aber doch einigermassen plausible Ableitung der Moose von Thallophyten sich gewinnen lasse, wenn man das Protonema als den ursprünglichen Vegetationskörper, die beblätterten Stämmchen dagegen als weiter entwickelte Träger der Sexualorgane ansieht, eine Stufe, über die sie bei Buxbaumia auch nicht hinausgelangen. Ist diese Anschauung begründet, so kann es um so weniger überraschen, wenn die Bildung der Stämmchen an ähnliche Bedingungen, wie die der Geschlechtsorgane, geknüpft ist.

Festgestellt ist zunächst nur, dass das Licht zur Bildung der Moosknospen nothwendig ist,[1]) und zwar Licht von höherer Intensität als diejenige, welche zur Bildung der Moosprotonomen hinreicht. Da dieser Umstand von früheren Beobachtern nicht berücksichtigt worden ist, so können deren Angaben nicht mit Sicherheit zur Entscheidung der Frage herangezogen werden, welch' andere Umstände noch auf die Bildung der Moosknospen von Einfluss sind. Ohnedies sind diese Angaben sehr spärlich. Die Möglichkeiten, die in Betracht kommen, sind hauptsächlich folgende. Entweder ist schon in der Spore die Anlage zur Bildung der Moosknospen gegeben, und es bedarf nur gewisser äusserer Reize, um sie hervorzurufen (namentlich bestimmter Lichtintensität), oder die Bildung der Moosknospen ist geknüpft an den Ablauf von Entwicklungsvorgängen, welche zur Hervorbringung derselben nothwendig sind. Dass ein mehr oder minder umfangreiches Protonema entsteht, ist ja vom Nützlichkeitsstandpunkte aus leicht verständlich; es wird dadurch die Bildung einer ganzen Anzahl von Moospflanzen aus einer Spore möglich. Indess hat dies mit der Frage nach den Bedingungen der Knospenbildung zunächst nichts zu thun, ebensowenig wie die oben angedeutete phylogenetische Erwägung.

---

[1]) Klebs, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse, Biol. Centralblatt 1893, p. 641 ff.

Was zunächst die Angaben in der Literatur anbelangt, fand ich nur folgende.

Schimper[1]) säte Sporen von Funaria hygrometrica auf sterilisirten Sand und andere in destillirtes Wasser, dem er einige Tropfen Salpetersäure zusetzte. Die letzteren keimten zuerst, gingen dann aber zu Grunde. Die andere Kultur zeigte 26 Tage[2]) nach der Aussaat die ersten Moosknospen; es würde daraus hervorgehen, dass die in der Spore vorhandenen Stoffe unter Zuhilfenahme der durch die Assimilation gebildeten genügten, um die Bildung von Moosknospen zu ermöglichen, doch darf wohl angenommen werden, dass das Substrat die Aufnahme von Aschebestandtheilen nicht ausgeschlossen hatte. Müller-Thurgau fand, dass zwei Kulturen, die eine auf mit Brunnenwasser befeuchteten Kiessand, die andere auf ausgekochtem mit Nährlösung getränktem Sphagnumtorf — sich verschieden verhielten. Die letztere besass das kräftigere Aussehen, die erstere entwickelte früher eine grosse Anzahl Moosknospen.

Gelegentlich meiner Untersuchungen über die Abhängigkeit der Blattform von Campanula rotundifolia habe ich sodann gezeigt, dass durch starke Lichtintensität die Entwicklung des Protonema's sich nicht unterdrücken lässt, während man hätte vermuthen können, dass hierdurch die Moosknospenbildung auf Kosten der Protonemabildung so erheblich beschleunigt werde, dass die letztere sehr zurücktrete. Freilich ist ein Einblick in die ganze Frage damit noch nicht gewonnen, wahrscheinlich ist es ja für die Knospenbildung ein Optimum der Lichtintensität vorhanden, das bei meinen Versuchen vielleicht überschritten war.

Die Kulturen der Funariasporen wurden mit der Absicht unternommen, Material zur Entscheidung folgender Fragen zu gewinnen.

---

[1]) W. P. Schimper, Recherches anatomiques et morphologiques sur les mousses, p. 4.

[2]) In der Originalarbeit ist — offenbar in Folge eines Druckfehlers der 30. Februar angegeben, am 4. war die Aussaat erfolgt.

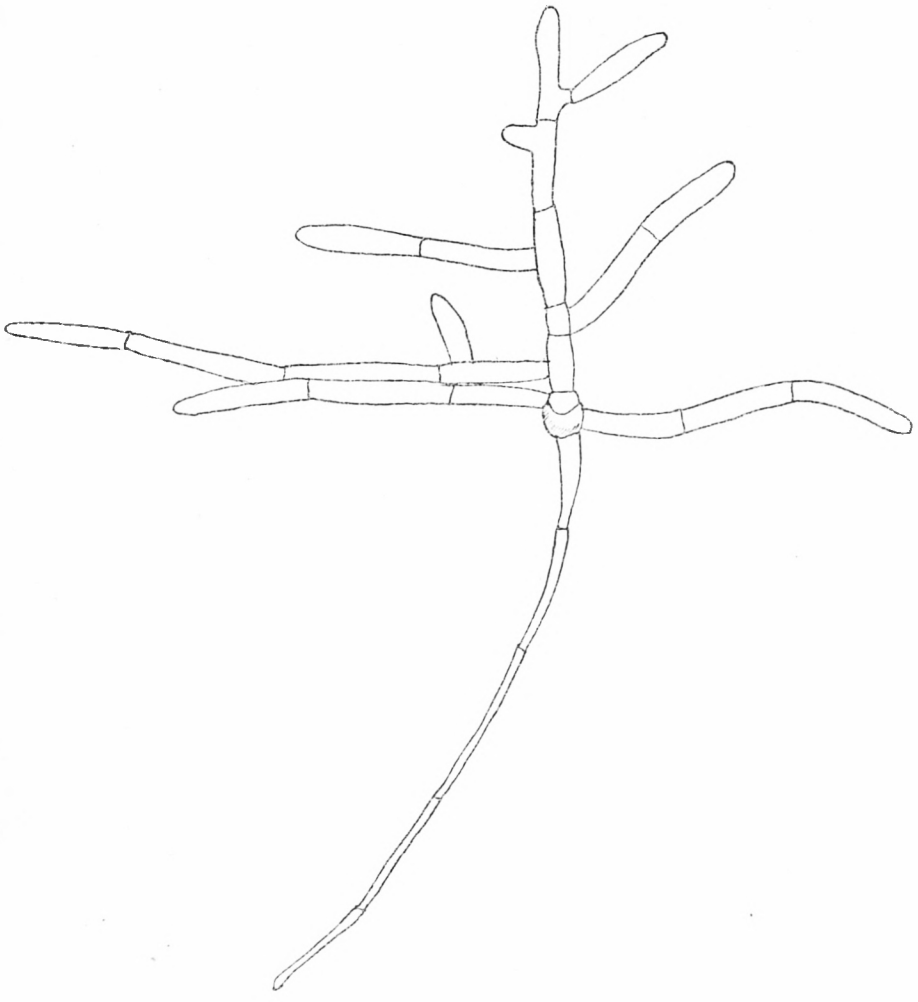

Fig. VII. Protonema von Funaria hygrometrica, Dunkelkultur mit Zucker, 12 Tage alt. Das Protonema ist trotz des Lichtmangels ganz normal ausgebildet und hat auch ein „Rhizoid" mit rechtwinkeligen Querwänden gebildet. Es sind zahlreiche Chlorophyllkörper vorhanden, das „Rhizoid" dagegen erscheint hell. In den Chlorophyllkörpern viele kleine Stärkekörnchen. In derselben (übrigens mit Schimmelpilzen inficirten Kultur) waren noch grössere Protonemen vorhanden.

Die Schiefstellung der Wände in den unterirdischen Protonematheilen ist vielfach — vermuthungsweise auch von mir — als direkt durch den Lichtmangel bedingt aufgefasst worden[1]). Um Protonemen bei Lichtabschluss längere Zeit kultiviren zu können, wurden dem Substrat organische Substanzen zugesetzt. Es zeigte sich, dass Funaria-Protonemen bei vollständiger saprophytischer Ernährung zu beträchtlicher Grösse heranwachsen können. Die Aussaaten erfolgten auf Agar-Agar in Petrischalen, welche eine dauernde Prüfung der Kulturen ohne Oeffnung bei schwacher Vergrösserung gestatteten. Das Nährsubstrat enthielt theils die gewöhnliche Nährstofflösung, theils einen Zusatz von Glykose oder Pepton. Letzteres erwies sich als wenig geeignet, desshalb wurden die Kulturen meist mit 1—2% Glykose gefüttert. Es wuchsen die Sporen im Dunkeln auf das Vielfache ihres ursprünglichen Volumens heran (vgl. Fig. VII) und bildeten zahlreiche, meist in schwach grün schimmernde Chloroplasten eingeschlossene Stärkeherde; sind die Stärkekörner kleiner, so treten die Chlorophyllkörper deutlicher hervor. Die Differenzirung in dünnere, den Rhizoiden entsprechende und dickere Fäden erfolgte auch im Dunkeln, in beiden traten aber nicht die „schiefen" Wände auf, so dass dieselben nicht durch den Lichtmangel bedingt sein können, derselbe könnte bei dem gewöhnlichen Verhalten höchstens einer der mitwirkenden Faktoren, aber nicht der allein ausschlaggebende sein. Die Anlage von Moosknospen wurde an den Dunkelkulturen nicht beobachtet, dieselben zeigten zwar ein üppiges Wachsthum, mussten aber nach einiger Zeit wegen des Auftretens von Bakterien und Schimmelpilzen aufgegeben

[1]) Betreffs des Ansatzes der schiefen Wände vgl. J. de Wildeman, Études sur l'attache des cloisons cellulaires (Mémoires couronnés et Mém. des savants étrangers publiés par l'Académie Belgique 1893). — Ich habe übrigens schon 1881 als Vermuthung ausgesprochen, „dass auch die schiefe Stellung der Querwände in den Rhizoiden dadurch zu Stande kommt, dass eine ursprünglich rechtwinkelig zur Fadenachse orientirte Zellplatte in die schiefe Stellung verschoben wird". Diese Vermuthung hat de Wildeman, dem meine Angabe unbekannt geblieben zu sein scheint, bestätigt.

werden. Jedenfalls also kann man die Funaria-Protonemen künstlich als Saprophyten ziehen, während ohne Zusatz von Zucker sie im Dunkeln natürlich nur eine geringe Grösse erreichen können, wofür Fig. VIII A ein deutliches Beispiel abgibt.

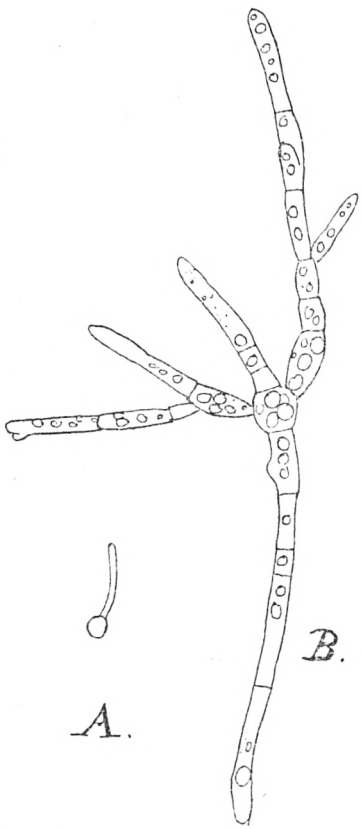

Fig. VIII. A. Protonema einer Dunkelkultur mit nur anorganischen Nährstoffen. B. Gleichaltes Protonema aus einer Zuckerkultur. In den Zellen zahlreiche grünlich schimmernde Stärkeherde. A und B bei derselben Vergrösserung gezeichnet.

Aus den Lichtkulturen traten an den mit Zucker gefütterten die Moosknospen in einigen früher und reichlicher auf, als an den ungefütterten. Wenn das nicht immer der Fall war, so ist zu bedenken, dass die einzelnen Protonemen unter sich an Kräftigkeit u. s. w. verschieden sind.

Es erinnert das eben angeführte Verhalten an die bekannte Thatsache, dass an abgeschnittenen Moosblättern das Protonema schon nach unbeträchtlicher Entwicklung — (verglichen mit der bei der Sporenkeimung) — zur Knospenbildung schreitet (vgl. die Abbildungen von Berggren, Jakttagelser öfver mossornas könlösa fortplantning genom groddknoppar och med dem analoga Bildningar, Lund 1865, Tab. III, Fig. 6—9). Dem entspricht auch eine Beobachtung von Klebs (a. a. O. p. 648), wornach das aus abgeschnittenen Blättern von Funaria entwickelte Protonema viel früher Moosknospen entwickelte, als das Sporenprotonema, da erstere bekommt vom Blatte schon Stoffe

mit, die vom Sporenprotonema erst erzeugt werden müssen. Damit hängt es auch zusammen, dass das Blattprotonema vom Lichte betreffs der Knospenanlegung unabhängiger ist. Es wird aber sehr auf den Zustand ankommen, in welchem das Blatt sich vor dem Abschneiden befunden hat. Es wird möglich sein, ein Funariablatt so zu behandeln, dass das aus ihm hervorgehende Protonema sich von dem Sporenprotonema nicht wesentlich unterscheidet. So, wenn man die Funariapflanze vorher unter ungünstigen Bedingungen, schwachem Licht etc. kultivirt oder wenn man Blätter einer fruktificirenden Pflanze nimmt.[1]) Wenigstens sprechen für diese Annahme die bei der Regeneration von Frullania gemachten Beobachtungen: im Winter entstehen auf den Blättern sehr leicht Adventivsprosse, im Sommer, wenn die Pflanze fruktificirt, nur selten. Es wäre zu untersuchen, ob im letzteren Falle durch Zufuhr organischer Stoffe die Regenerationsfähigkeit gesteigert werden kann.

Schon der schöne Versuch von Sachs[2]) mit Begonia zeigt, dass es bei der Regeneration auf den Zustand ankommt, in welchem das Blatt sich befindet, und dass dieser nicht in allen Entwicklungsperioden derselbe ist; im Frühjahr entstanden an den abgeschnittenen Blättern von Begonia Rex Adventivsprosse, welche zunächst eine grössere Anzahl von Laubblättern hervorbrachten, und erst nach 5 Monaten zur Blütenbildung schritten, während Blätter, die blühreifen Pflanzen entnommen waren, schon in der ersten Blattachsel des Adventivsprosses eine Inflorescenz bildeten.

Die Frage, ob es möglich sei, die Anlagen zu Moosknospen wieder zur Rückkehr zur Protonemabildung zu veranlassen, ist bejahend zu beantworten. Dass dies der Fall sein würde, war mir wahrscheinlich durch eine vor Jahren an einem eigenthüm-

[1]) In der That hatten Blätter, die ich einer mit einem jungen Sporogon versehenen Pflanze entnahm und auf Nährlösung brachte, nach 16 Tagen zwar reichlich Protonema, aber keine Knospen an demselben entwickelt.

[2]) Sachs, Physiologische Notizen I, Flora 1892, p. 1.

lichen, leider unvollständig bekannten javanischen Laubmoos[1]) gemachte Beobachtung. Diese epiphytisch wachsende Form, die vorläufig als Ephemeropsis bezeichnet wurde, zeigte in zwei Fällen, dass die angelegte Knospe an ihrer Spitze in einem Protonemafaden auswuchs, in einem Falle vor, im andern nach der Bildung der Blätter.

Bei Funaria wurde dies in einer viel grösseren Anzahl von Fällen beobachtet. Die Kulturen, in denen schon eine Menge Moosknospen aufgetreten waren, wurden einige Zeit in den Dunkelraum gebracht, dann wieder an das Licht gestellt. Die Durchmusterung ergab zunächst, dass an den schon weiter vorgeschrittenen Moosknospen die Rhizoiden senkrecht nach oben gewachsen waren, ihr Eindringen in den Boden wird unter den normalen Verhältnissen offenbar bedingt durch negativen Haliotropismus, ob sie überhaupt geotropisch sind, scheint mir fraglich, ich habe indess diesen Punkt nicht näher untersucht. Die jungen Moosknospen waren alle an ihrem Scheitel von einer Schleimschicht bedeckt, welche ihre Entstehung keulenförmigen Schleimhaaren verdankt, die frühzeitig auftreten. Der Schleim wird unter Sprengung der äussersten Membranschicht entleert. Solche Schleimpapillen sind bekanntlich bei Lebermoosen, sowohl thallosen als foliosen, ein regelmässiges Vorkommniss. Der Schleim hat hier meiner Ansicht nach dieselbe Bedeutung wie bei den Wasserpflanzen, bei denen ich auf die weite Verbreitung der Schleimbildung hingewiesen habe. Bei den Laubmoosen hat man auf die Funktion der Haarbildungen, soweit ich sehen kann, bis jetzt gar nicht geachtet, etwa mit Ausnahme der „Paraphysen", deren Aufgabe aber auch noch der Aufklärung bedarf. Jedenfalls dürften Schleimpapillen weiter verbreitet sein. Ausser bei Funaria kenne ich Schleimhaare noch bei Diphyscium[1]); hier bestehen sie aus Zellreihen. Die eigenthümlichen, durch Sprengung der äussersten Membranschicht entstehenden

[1]) Vgl. Goebel, Morphologische und biologische Studien in Ann. du jardin botanique de Buitenzorg VII, p. 69.

[1]) Sie kommen hier nicht nur, wie Schimper angibt, als Paraphysen, sondern auch an den vegetativen Theilen der Pflanze vor.

Kappen hat Schimper[1]) abgebildet, über die Entstehung derselben aber keine weiteren Mittheilungen gemacht.

Von den Knospenanlagen blieben die einen stehen, andere zeigten die Rückkehr zur Protonemabildung. Bekanntlich wird die Knospenbildung eingeleitet dadurch, dass in der Endzelle eines Protonemaastes eine zur Längsachse schief geneigte Wand auftritt, aus der dadurch abgetrennten oberen Zelle wird nach einigen weiteren Theilungen die dreiseitig-pyramidale Scheitelzelle der Moosknospe hervor.

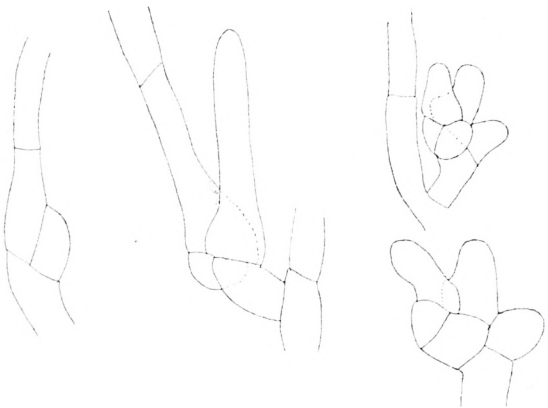

Fig. IX. Funaria hygrometrica. Anlagen von Moosknospen, die auf verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung zu Protonemafäden ausgewachsen sind.

Die Figuren IX, X und XI zeigen nun, wie auf verschiedenen Stadien der Knospenbildung die Rückkehr zur Protonemaform eingetreten ist: die Zellen wachsen, statt sich am Aufbau des Knospenzellkörpers zu betheiligen, zu Fäden aus. In den Fällen, die uns Fig. IX zeigt, war die dreiseitig-pyramidale Scheitelzelle noch nicht zu Stande gekommen. Wohl aber ist dies bei Fig. X der Fall. Hier ist nicht die Scheitelzelle selbst, sondern das jüngste Segment zu einem Protonemafaden

[1]) a. a. O. p. 52 Tab. VI, Fig. 43—46. Schimper glaubt, es bilde sich in einer primären Paraphyse eine sekundäre und gelegentlich auch eine tertiäre. In Wirklichkeit handelt es sich, wie oben angegeben, um eine Schleimbildung.

ausgewachsen. In andern Fällen schien mir auch die Scheitelzelle ausgewachsen, indess ist es bei dem Gewirr von Fäden, das aus den Zellkörpern hervorgeht, sehr schwer das mit Sicherheit zu beobachten. Die ersten Entwicklungsvorgänge aber lagen von solchen Gebilden nicht vor. Jedenfalls hört — soweit meine Beobachtungen reichen — die Möglichkeit der Rückkehr auf, sobald die Blattbildung deutlich hervortritt. Diese ist bei dem in Fig. X abgebildeten Falle auf den ersten Stadien stehen geblieben. Knospen, bei denen sie weiter geht, können zwar aus ihrer Sprossoberfläche noch zahlreiche Protonemafäden erzeugen (Fig. XI), nicht aber aus ihrer Scheitelregion.

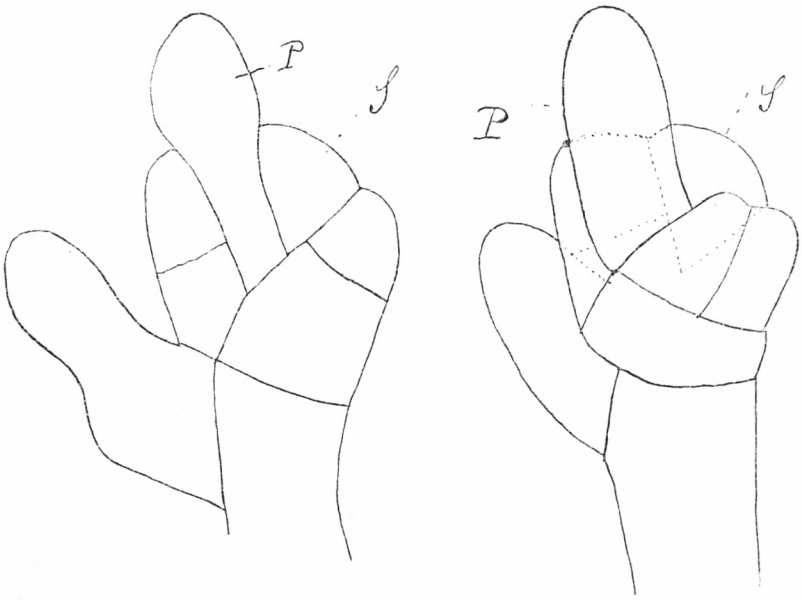

Fig. X. Aeltere Knospe, ein Segment ist zu einem noch kurzen Protonemafaden ausgewachsen. Links im optischen Durchschnitt, rechts (etwas gedreht) in Aussenansicht. *S* Scheitelzelle, *P* Protonemafaden, der sich aus dem jüngsten Segment entwickelt hat.

Indess schien mir wahrscheinlich, dass auch in dieser die Fähigkeit zur Protonemabildung latent vorhanden sei, und nur durch andere, unten zu besprechende Umstände, nicht zu Tage

trete. Wenn es gelänge, die Wachsthumsenergie der Scheitelregion bedeutend abzuschwächen, so würde sie in ihren Eigenschaften sich den übrigen Zellen des Mooskörpers nähern und wie diese dann auch die Fähigkeit Protonema zu bilden, zeigen. Nun führt die Natur selbst dieses „Abschwächungs"-Experiment aus und zwar dann, wenn Sprosse begrenzten Wachsthums auftreten. Solche finden sich bei Schistostega osmundacea. Die vegetativen unverzweigten Sprosse dieses merkwürdigen Mooses stellen, nachdem sie eine Anzahl Blätter hervorgebracht haben, ihr Wachsthum ein. Man findet dann am Vegetationspunkt einige Blattanlagen verschiedener Entwicklung, die stehen bleiben und sammt der Scheitelzelle allmählich zu Grunde gehen.

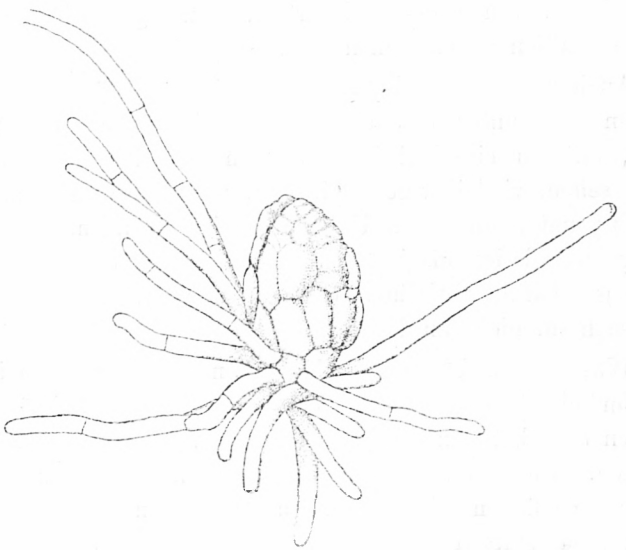

Fig. XI. Aelteres Funariapflänzchen, welches schon Blätter entwickelt hat. An seiner Basis haben sich zahlreiche Protonemafäden gebildet.

Schneidet man nun, ehe der Scheitel ganz abgestorben ist, die Sprosse ab und bringt sie auf eine feuchte Unterlage, z. B. ein Stück Torf, so wächst die Scheitelzelle zu einem Protonemafaden aus, an dem bald neue Pflanzen entstehen, man sieht dann zwischen den jungen Blattanlagen (die stehen geblieben

sind) den Sprossscheitel zu einem Faden verlängert, von dem es für unsere Fragestellung gleichgültig ist, ob er als „Rhizoid" oder als grüner Protonemafaden auftritt, da beide gleichwerthig sind.

Wir sehen also, dass die Scheitelzelle ihre Fähigkeit sich weiter zu entwickeln hier zunächst noch nicht verloren hat, aber dass sie qualitativ verändert ist.[1]) Sie hat etwas verloren, was sie sonst besass, sie ist den übrigen Stammzellen gleich geworden, bezeichnen wir das Verhalten dieser mit a, so ist die Scheitelzelle im normalen Zustande $= a + x$, büsst sie das x ein, so verhält sie sich wie die übrigen Zellen. Wodurch sie es verliert, ist unbekannt, die Thatsache selbst aber ist, wie mir scheint, von grossem Interesse. Analoges wird bei den Farnprothallien zu erwähnen sein.

Auch aus anderen Zellen des Schistostegastämmchens entwickeln sich unter den angeführten Umständen Protonemafäden, an den einschichtigen Blättern habe ich sie nicht auftreten sehen, vielleicht geschieht dies, wenn sie vom Stamm abgetrennt unter günstigen Umständen sich befinden. Auch bei Sphagnum sah ich bis jetzt Protonemabildung (in der für diese Gattung charakteristischen Gestalt) nur an abgeschnittenen Sprossachsen, nicht an Blättern.

Was die Blattbildung der Moospflanze anbelangt, so ist bei der Einfachheit derselben die Verschiedenheit der Primärblätter von den Folgeblättern meist nicht so gross, wie bei den höheren Pflanzen. Immerhin tritt sie in nicht wenigen Fällen deutlich hervor. So finden wir am jungen Stämmchen von Schistostega osmundacea statt der Zellflächen die Blätter als Zellreihen zuerst auftreten, bei Sphagnum und bei Bryum argenteum fehlen den Primärblättern die leeren, abgestorbenen Zellen, bei Polytrichum die Lamellen, bei Fissidens der charakteristische Flügel. Kann man die Pflanze auf der Primärblattform zurück-

[1]) Vorausgesetzt natürlich, dass man das richtige Stadium trifft. An weiter wachsenden Scheiteln sank in einzelnen Fällen die Blattbildung bis zur Primärblattstufe herab.

halten und lassen sich diese Primärblätter auch an älteren Pflanzen wieder hervorrufen? Für einige Sphagnumformen und Bryum argenteum ist diese Frage theilweise beantwortet. Für erstere ist es bekannt, dass die Blätter untergetauchter Sprosse (aber nicht bei allen Arten) die einfachere Gestaltung der Primärblätter annehmen können. Für Bryum argenteum habe ich gezeigt,[1]) dass bei Kultur in feuchtem schattigen Raume diejenige Ausbildung der Blätter unterbleibt, von der die Pflanze ihren Namen hat, und die Primärblattstruktur auftritt. Indess gilt diess nicht für alle Moose. Nach den Angaben von Bastit[2]) soll es allerdings möglich sein, bei Polytrichum die Lamellenbildung bei Kultur in Wasser zu unterdrücken. Dem widersprechen aber meine Erfahrungen. Wenn man die Luftsprosse von Polytrichum juniperinum in Wasser bringt, so sterben die alten, an der Luft entwickelten Blätter ab und werden schwarz. Aus der Spitze dieser Sprosse entwickeln sich neue Triebe, die dem Wasserleben angepasste Blätter hervorbringen. Aber selbst wenn man sie Monate lang unter Wasser wachsen lässt, sind die Lamellen nicht vollständig verschwunden, sie sind nur sehr reducirt, und dasselbe tritt ein, wenn die Pflanzen nicht untergetaucht, sondern in ständig feucht gehaltener Luft wachsen. Die Lamina ist dabei sehr chlorophyllreich und mehr entwickelt als bei den gewöhnlichen Blättern, es findet eine Annäherung an den Bau der Primärblätter statt, aber keine vollständige. Weiter geht dieselbe unter den gleichen äusseren Umständen bei Catharinea undulata, bei der ja die Lamellenbildung ohnedies eine geringere ist, als bei Polytrichum. Bei Exemplaren, die ich in feuchter Luft und bei abgeschwächtem Lichte kultivirte, waren die Blätter zwar tief grün, die Lamellen aber bis auf ganz kleine Spuren verschwunden.

Die unten für andere Pflanzen anzuführenden Thatsachen machen es wahrscheinlich, dass eine geeignete Kulturanstellung auch bei Polytrichum schliesslich die Primärblattform hervor-

[1]) Flora 1896, pag. 10.

[2]) Bastit, Recherches anatomiques et physiologiques sur la tige et la feuille des mousses, Revue de botanique III, p. 378.

rufen kann, vielleicht auch bei solchen Moosen, die sich wie Leucobryum bis jetzt ganz renitent gezeigt haben.

Was Fissidens anbetrifft, so konnte ich zwar die Zahl der auftretenden Primärblätter vergrössern, nicht aber die Pflanze hindern, zu der höheren Blattform fortzuschreiten. Schneidet man den Gipfeltheil eines Sprosses von Fissidens adiantoides ab, so entwickelt sich nahe der Schnittfläche ein Seitenspross. Dieser beginnt bei Pflanzen, die bei gewöhnlicher Beleuchtung gezogen werden, mit einem oder zwei Primärblättern, d. h. solchen, die, wie die der Keimpflanze, die Form gewöhnlicher Moosblätter haben, also den für die Fissidensblätter charakteristischen Flügel nicht besitzen (vgl. die in meinen „Muscineen", Schenks Handbuch, II. Bd., p. 366 wiedergegebene Abbildung). Das dritte Blatt zeigt schon eine Andeutung des Flügels, der aber noch nicht bis zur Blattbasis reicht, bei den folgenden Blättern wird er dann vollständig ausgebildet. Bei Pflanzen, die ihre Sprosse bei sehr schwacher Beleuchtung entwickeln mussten, war die Zahl der Primärblätter eine grössere (in einem mir gerade vorliegenden Falle fünf), ebenso die der Uebergangsblätter, aber die späteren bildeten einen vollständigen Flügel aus, wenn er auch kleiner blieb, als bei den Lichtpflanzen. Da es sich um Triebe handelte, welche die Reservestoffe des Stämmchens ausnützen konnten, so sollen die Versuche mit aus Protonema entstandenen Pflanzen fortgesetzt werden. Immerhin zeigt auch die oben mitgetheilte Thatsache für Fissidens ein analoges Verhalten, wie das anderer, hier besprochener Pflanzen.

Farne.

Die ersten Entwicklungsstadien der Geschlechtsgeneration sind bekanntlich nicht bei allen Abtheilungen der Farne übereinstimmend. Die Polypodiaceen, mit denen wir es hier zunächst zu thun haben, bilden bei der Sporenkeimung zunächst einen aus einer kürzeren oder längeren Zellreihe bestehenden Faden.[1]) Es ist seit lange bekannt, dass die Fadenform durch

[1]) Es bedarf kaum des Hinweises darauf, dass dies für die Keim-

ungünstige äussere Verhältnisse, namentlich Lichtmangel, länger erhalten werden kann, als dies unter normalen Wachsthumsbedingungen der Fall ist, unter denen bald Bildung einer Zellfläche erfolgt. Es können so verzweigte, mit Antheridien versehene Zellfäden entstehen.

Aber auch Zellflächen können wieder in Zellfäden übergehen.

Schon Hofmeister (vgl. Untersuchungen Taf. XVII, Fig. 35) hat einen Fall abgebildet, in welchem eine kleine Prothalliumfläche in einen Faden, dieser wieder in eine Zellfläche übergegangen war. Spätere Autoren haben bei anderen Farnen Aehnliches gefunden, so Pedersen[1]) (vgl. Taf. VIII, Fig. 35) bei Aspidium filix mas u. a.; in jeder dichtgesäten Prothallienkultur von Polypodiaceen lässt sich Aehnliches finden. Von Interesse ist, dass auch bei Osmundaceen, die bei der Keimung sofort zur Bildung einer Zellfläche übergehen, die Fähigkeit zur Fadenbildung latent vorhanden ist und bei Dichtsaaten auftritt.[2]) Aber keiner dieser Autoren hat meines Wissens die Frage erörtert, sind die Prothallien auf allen Entwicklungsstadien und in allen ihren Theilen gleich fähig zu dieser Rückkehr zur Jugendform? Und kann dies auch durch eine andere Ursache als abgeschwächte Beleuchtung erzielt werden?

Die Schlüsse, zu denen ich weniger durch direkt auf diese Frage gerichtete Untersuchungen, als durch vielfache Beschäftigung mit Farnprothallien gelangt bin, sind folgende:

Die Rückkehr zur Jugendform erfolgt bei jugendlichen Prothallien durch Auswachsen der apikalen Zellen, die hierzu offenbar durch ihre bessere Ernährung befähigt sind, wie denn

linge insoferne vortheilhaft ist, als sie dadurch in günstige Lichtverhältnisse gelangen können.

[1]) Pedersen, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Vorkeimes der Polypodiaceen in Schenk und Lürssen, Mittheilungen a. d. Gesammtgebiete der Botanik II, p. 130 ff.

[2]) Lürssen, Zur Keimungsgeschichte der Osmundaceen, ibid. I, p. 469. Uebrigens keimt Osmunda Claytoniana nach Campbell meist in Form eines kurzen Zellfadens (vgl. Campbell, mosses and ferns, p. 339).

die polare Differenzirung der Prothallien auch sonst hervortritt. In dem Maasse aber, in welchem das charakteristische Meristem sich ausbildet (und dass diese Ausbildung eine allmähliche ist, zeigen uns schon die bekannten morphologischen Thatsachen — so der bei vielen Formen erfolgende Uebergang von der Scheitelzelle zur Scheitelkante), verliert die Scheitelregion die Fähigkeit der Rückkehr. Diese tritt auch an normal wachsenden Prothallien vielfach auf, beschränkt sich dann aber auf die hintere, dem Scheitel ferne liegende Region, sie tritt um so mehr auf, je mehr das Meristem geschwächt wird. Die Prothallien reagiren also verschieden je nach ihrem Zustand. Wenn ich ein junges Prothallium in schwaches Licht bringe, sprosst es zu Fäden aus, an einem älteren kann das ebenso der Fall sein, aber nur, wenn man es ameristisch gemacht hat oder an den vom Meristem entfernten Theilen. Je mehr das Meristem geschwächt ist, desto leichter treten Adventivsprosse auf,[1]) ob diese sofort eine Zellfläche oder einen Zellfaden darstellen, hängt ab von äusseren Bedingungen einerseits, von dem Zustand des Prothalliums andererseits. Es ist klar, dass unter besonders günstigen äusseren Bedingungen eine Prothalliumzelle, die sonst zum Faden ausgewachsen wäre, sofort eine Zellfläche liefern kann.

Die Richtigkeit der über die Möglichkeit einer Rückkehr zur fadenförmigen Jugendform oben geäusserten Anschauung glaube ich auch durch von Dodel-Port[2]) früher gemachte Beobachtungen, die er freilich ganz anders deutet, als ich, belegen

---

[1]) Am deutlichsten zeigt dies die Thatsache, dass nach Ausschneiden des Meristems sich die Prothallien mit Adventivsprossen bedecken (vgl. die mit Herrn Heim ausgeführten „Untersuchungen über Farnprothallien", Flora 1896). Was die dort angeführten Angaben von Günther Beck über Scolopendrium betrifft, so sind die „Borstenhaare", die dieser Autor bei Scolopendrium beobachtet haben will, vielleicht nichts Anderes als Adventivsprosse, die ihr Wachsthum eingestellt hatten. Mindestens ist das Vorkommen von „Haaren", die denen der Cyatheaceen-Vorkeime gleichen, bei Scolopendrium äusserst unwahrscheinlich.

[2]) Das amphibische Verhalten der Prothallien von Polypodiaceen von Dr. Arnold Dodel-Port, „Kosmos", April 1880.

zu können. Dodel-Port glaubte Folgendes nachweisen zu können: „Das Farnprothallium besitzt demnach amphibische Gewohnheiten; es steht in seinem vegetativen und reproduktiven Verhalten in der Mitte zwischen ausschliesslichem Wasserbewohner einerseits und dem ausschliesslichen Landbewohner andererseits.“ Das Fadenstadium soll die „primitive Entwicklungsstufe der konfervenartigen wasserbewohnenden Vorfahren der Lebermoose repräsentiren, aus denen die Farne hervorgingen etc. Dodel-Port schloss dies daraus, dass an einem alten Farnprothallium, das längere Zeit unter einem Deckglas im Wasser gelegen war, eine grosse Anzahl fadenförmiger Adventivsprosse hervorgingen. Das betreffende Prothallium von Aspidium violaceum hatte eine Keimpflanze hervorgebracht, die aber abgestorben war, es war ferner nach der Zeichnung in Fig. 1 a. a. O. ameristisch geworden, und befand sich sicher in einem geschwächten Zustand, wie sich schon dadurch zeigt, dass einzelne Stellen des Prothalliums abgestorben waren. Einerseits fiel die Nahrungsentnahme durch die Keimpflanze, andererseits die durch das Meristem des Prothalliums selbst weg. Jetzt konnte jede Zelle, begünstigt durch die Wasserzufuhr auswachsen, und da dieselben in einem abgeschwächten Zustand sich befanden, so bildeten sie nicht Zellflächen, sondern Zellfäden, die erst unter günstigen Bedingungen (speciell bei genügendem Lichtzutritt) in Zellflächen übergehen. Dass es sich um ein schlecht behandeltes Prothallium handelte, zeigt auch die Thatsache, dass an den fadenförmigen Adventivsprossen nicht selten sehr bald Antheridien auftraten, wie dies in Dichtsaaten bei den mehr oder weniger unterdrückten Prothallien der Fall ist. Dodel-Port hat bei zahlreichen andern Farnprothallien dieselben Erscheinungen beobachtet, er erwähnt, dass alle Uebergangsstufen zwischen fädigen und breiten, zungen- oder lappenförmigen Adventivsprossen auftreten. Diese letzteren bildeten sich namentlich an untergetauchten jungen Prothallien, die noch keine befruchteten Archegonien besassen, also noch keinen beblätterten Embryo zu ernähren hatten, während die alten, längst befruchteten Prothallien vorwiegend — aber keineswegs ausschliesslich

fädige Adventivsprosse bildeten.[1]) Diese Verschiedenheit ist zwar nicht von Dodel-Ports phylogenetischer Betrachtungsweise aus, wohl aber von der meinigen leicht verständlich, und findet ihr vollständiges Analogon in dem Verhalten mancher Monokotylen beim Wechsel des Mediums. Dies wird unten ausführlicher zu besprechen sein, hier sei nur erwähnt, dass diese auf eine Veränderung des Wachsthumsmediums, überhaupt auf jede ungünstige äussere Beeinflussung zum „Rückschlag" auf die Jugendform gebracht werden können. Ganz ähnlich ist es bei den Farnprothallien. Ein kräftiges Prothallium reagirt aber auf das Untergetauchtwerden anders, als ein geschwächtes. Es findet zwar eine Beeinträchtigung des Wachsthums auch hier statt, und darauf erfolgt Bildung von Adventivsprossen. Aber an dem noch relativ kräftigen Prothallium werden sie sofort flächenförmig, mehrere Zellen können sich bei ihrer Bildung betheiligen, bei den geschwächten verläuft die Erscheinung so, wie sie oben beschrieben wurde. Da in der „Schwächung" alle Abstufungen auftreten können, so verhalten sich die einzelnen Prothallien nicht gleich, es ist nicht zu verwundern, dass auch an befruchteten und dann unter Wasser kultivirten Prothallien gelegentlich flächenförmige Adventivsprosse auftreten. Nicht ein „amphibisches Verhalten" der Prothallien liegt hier also vor — es werden sich genau dieselben Erscheinungen auch bei Kultur auf festem Substrate hervorrufen[2]) lassen, sondern eine

---

[1]) Dodel-Port gibt nicht an, unter welchen Beleuchtungsverhältnissen seine Prothallien sich befanden. Es ist aber wohl anzunehmen, dass dieselben bei allen annähernd gleich waren, und dass die Verschiedenheit im Verhalten der Prothallien nicht auf die Verschiedenheit der äusseren Bedingungen zurückzuführen ist.

[2]) Dafür spricht auch eine Beobachtung von Klebs (Biol. Centralblatt 1893, p. 649), wornach bei jungen, in schwaches Licht gebrachten Prothallien von Polypodiaceen fadenförmige Adventivsprosse auftreten. Leider lässt sich aus der kurzen Notiz nicht ersehen, in welchem Entwicklungszustand sich diese Prothallien befanden, speciell wie sich das Meristem verhielt. Dass eine Einwirkung des Meristems, das als Anziehungscentrum für Baustoffe wirkt, auf die übrigen Prothalliumzellen vorhanden ist, ist mir unzweifelhaft. Sie wird um so schwächer, je

Rückkehr zur Jugendform, veranlasst durch die Schwächung des Prothalliums. Die Bedeutung des apikalen Meristems tritt offenbar auch hier hervor, nur ist es leichter zu unterdrücken, als an einer Moosknospe. Dies hängt damit zusammen, dass das Meristem der meisten Farnprothallien (bei leptosporangiaten Farnen) meiner Ansicht nach überhaupt keine unbegrenzte Regenerationsfähigkeit besitzt, dass vielmehr hier aus inneren Gründen ein Altern eintritt.

Gerade für die Frage, die früher viel erörtert wurde, ob bei Pflanzen ein Altern aus innern oder aus äussern Gründen stattfinde, geben, wie mir scheint, die Farnprothallien ein lehrreiches Objekt ab, und ich möchte desshalb die Frage hier kurz erörtern. Es kann sich dabei nur um unbefruchtet gebliebene handeln, denn dem Weiterleben der befruchteten ist durch den Embryo, der alle Stoffe an sich zieht, ein Ziel gesetzt. Die unbefruchtet geblieben wachsen zu bedeutenderer Grösse heran, aber es ist mir bei Polypodiaceen nicht gelungen, sie dauernd am Leben zu erhalten, stets traten Adventivsprosse auf, die schliesslich das alte Prothallium überwucherten.

Hofmeister[1]) hat dem Verhalten „abortirender" Prothallien einen kurzen Abschnitt gewidmet, in welchem er darauf hinweist, dass an denselben häufig Sprossungen auftreten. Namentlich aber scheint es mir von Bedeutung, dass er an solchen alternden Prothallien bei Asplenium septentrionale abnorm gebaute Archegonien auffand, die denen von Anthoceros gleichend ganz dem Prothallium eingesenkt waren. Eine solche abnorme Ausbildung von Geschlechtsorganen kommt an alternden Prothallien öfter vor. Ich verweise betreffs Doodya caudata auf die von Heim a. a. O. gegebene Darstellung, und möchte hier noch einen weiteren merkwürdigen Fall kurz mittheilen.

Er bezieht sich auf Hemionitis palmata. Unbefruchtete

---

weiter die Zellen vom Meristem entfernt sind und je mehr dasselbe abgeschwächt wird. Demgemäss findet man auch an sonst normalen Prothallien adventive Sprossungen meist an der Basis.

[1]) Vergleichende Untersuchungen, p. 83 u. 84.

Archegonien sterben normal ab. Bei Hemionitis geschieht dies auch in den jüngeren Entwicklungsstadien. Bei älteren Prothallien aber tritt eine eigenthümliche, bisher meines Wissens von keinem andern Farn bekannte vegetative Entwicklung des Halstheiles ein.[1]) Die der Mündung des Archegoniums naheliegenden Zellen gehen auch hier zu Grunde, die unteren aber ergrünen (alle oder nur einzelne, namentlich auf der convexen Seite des Halses) und entwickeln Adventivsprosse, die häufig sofort zur Bildung von Antheridien übergehen. Es gewährt einen eigenthümlichen Anblick, wenn man ein solches Prothallium von der Unterseite betrachtet und statt der Archegonien Büschel von Adventivsprossen sieht, in deren Mitte sich der gebräunte Anchegonienkanal befindet. Dabei haben diese Archegonien nicht etwa ihre Befruchtungsfähigkeit verloren.

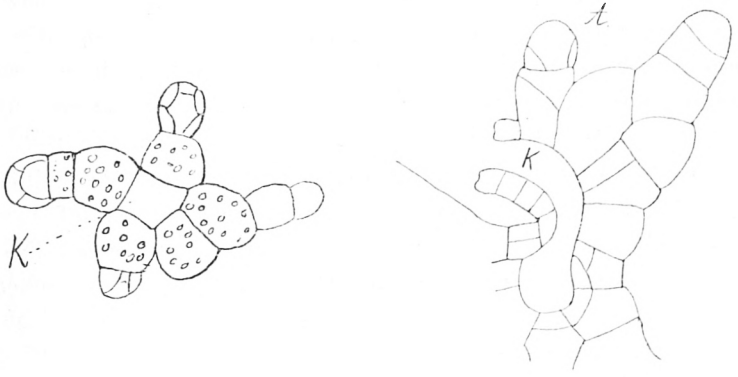

Fig. XII. Hemionitis palmata. Vergrünte Archegonien. *A* im Längsschnitt (*K* Halskanal, *A* Antheridium) *B* im Querschnitt.

Vielmehr findet man zwischen den vegetativ aussprossenden einzelne, die Embryonen enthalten. Es erinnert dieser Fall an den von mir früher für ein Moos, das im Wasser lebende Conomitrium Julianum, beschriebenen, bei dem die Calyptra der Sporogonien vegetativ aussprosst. Das Vegetativwerden der

[1]) Es ist vielleicht nicht überflüssig, zu bemerken, dass es sich nicht um einige wenige, sondern um zahlreiche Prothallien handelte.

Halszellen bei Hemionitis betrachte ich als eine Alterserscheinung, bedingt durch eine Abschwächung des Meristems.

Aehnlich verhielten sich alte Prothallien von Lygodium japonicum, nur dass hier die Sprossung nicht wie bei Hemionitis an fast jedem Archegonium auftrat, und sich auf die Bildung von ein oder zwei Adventivsprossen aus einer der Basis des Archegoniumhalses naheliegenden Zelle beschränkt. Immerhin war auch an diesen Prothallien oft eine grössere Anzahl solcher aus Archegonien entstandenen Adventivsprosse vorhanden.

Diese Beispiele, denen sich gewiss noch andere anreihen lassen werden, zeigen also, dass an alten Prothallien auch die Hüllen der Geschlechtsorgane vegetativ werden können, es ist eine „Vergrünung" derselben, analog der von Samenanlagen höherer Pflanzen, bei denen diese Erscheinung auch nur an den Hüllen, den Integumenten auftritt.

Soweit die vorliegenden Thatsachen ein Urtheil gestatten, verhalten sich übrigens die Farnprothallien bezüglich des Alterns verschieden. Bei Osmunda sind Alterserscheinungen bis jetzt nicht nachgewiesen — möglicherweise treten sie hier erst nach Jahren ein. Bei Polypodiaceen aber treten sie offenbar aus „inneren" Gründen auf, und das Verhalten dieser Prothallien bildet so einen Uebergang zu dem der heterosporen Farne (und Lycopodinen), bei denen das Wachsthum ein noch begrenzteres ist. Wenigstens gilt dies für den Fall, dass die Prothallien in der Lage sind, fortdauernd Sexualorgane, namentlich Archegonien hervorzubringen. Es ist denkbar, dass sie unter Bedingungen kultivirt, unter denen zwar das Meristem, nicht aber die Sexualorgane vorhanden sind, unbegrenzt weiter wachsen können, und dass die Ursache des Alterns schliesslich eben durch die fortdauernde Hervorbringung von Archegonien gegeben

Fig. XIII. Osmunda regalis. Zwei alte Prothallien in natürlicher Grösse. Das links ist gabelig verzweigt, das rechts hat an seiner Basis eine Anzahl Adventivsprosse gebildet.

ist. Wir sind über die Lebensbedingungen dieser so oft untersuchten Gebilde immer noch zu wenig orientirt, um diese Frage jetzt schon entscheiden zu können. Jedenfalls aber zeigen uns die Farnprothallien, wie ich vor Jahren an dem Beispiel von Osmunda hervorhob, dass Eigenschaften unter bestimmten Umständen latent bleiben können. Die Prothallien von Osmunda regalis sind im Stande Embryonen hervorzubringen, lange ehe

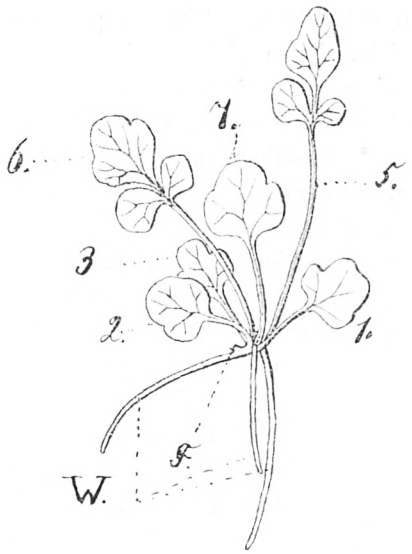

Fig. XIV. Keimpflanze von Doodya caudata, welche zur Rückkehr zur Primärblattbildung veranlasst wurde. *F* der „Fuss" der Keimpflanze", *W* Wurzeln. Die Blätter sind ihrer Reihenfolge nach beziffert. 5 hat schon im Wesentlichen die Form der späteren Blätter erreicht, Blatt 6 ist, statt mehr Fiedern als 5 zu bilden, stehen geblieben und Blatt 7 ist wieder ganz ungegliedert geworden, es stimmt ganz mit 2 überein, nur ist es grösser.

sie die Pellia-ähnliche Gestalt erreicht haben, die (abgesehen von anderen Osmundaceen) kein anderes bekanntes Farnprothallium zeigt. Die der Cyatheaceen werden durch Embryobildung in ihrem Wachsthum oft sistirt, ehe sie die Borstenhaare hervorgebracht haben, welche für die Geschlechtsgeneration dieser Familie charakteristisch sind.

Ungeschlechtliche Generation. Die Verschiedenheit der Primär- und der Folgeblätter ist bei den meisten Farnen eine sehr auffallende. Sie spricht sich häufig namentlich darin aus, dass die Primärblätter gabelige Verzweigung der Blattfläche oder doch der Nerven zeigen, was später vielfach nicht mehr hervortritt.[1]) Kann eine Farnkeimpflanze genöthigt werden, zur Bildung der einfacheren Blattform zurückzukehren, nachdem sie die höhere schon erreicht hat? Dies ist, wie mir zunächst eine Beobachtung an Pteris serrulata gezeigt hat, in der That der Fall. Aber wichtiger als diese blosse Feststellung ist natürlich die des Anlasses zu der Aenderung. Es ist mir nicht zweifelhaft, dass auch hier eine Schwächung der Keimpflanze die Ursache war. Von meinen Versuchen, die ich noch fortzuführen gedenke, möchte ich hier nur einen anführen, der den experimentellen Beweis dafür liefert, dass 1) die Primärblätter Hemmungsbildungen sind, 2) dieselben auch dann wieder entstehen können, wenn schon eine höhere Blattform erreicht war. Die Blätter von Doodya caudata sind gefiedert, die Primärblätter wie bei vielen Farnen einfach. Es wurden nun Keimpflanzen, welche schon gefiederte Blätter (mit einem oder zwei Fiederpaaren) angelegt hatten in ungünstige Wuchsbedingungen gebracht, unter denen sie schliesslich auch ihr Wachsthum einstellten. Zuvor aber brachten sie einfacher geformte Blätter hervor, die mit den Primärblättern vollständig übereinstimmten (Fig. XIV).

Dass bei älteren Pflanzen die Wiederhervorrufung der Primärblätter schwieriger, in vielen Fällen, namentlich bei Farnen mit stark entwickelten Sprossachsen, ganz unmöglich sein wird, ist zu erwarten. Eine ältere Pflanze hat in ihrem Stamm eine grössere Menge von Reservestoffen, ist also Schwächungen gegenüber ohnedies widerstandsfähiger. Am Vegetationspunkt ist ferner eine grössere Anzahl von Blattanlagen, die, in ihrer Gestaltung schon bestimmt, zunächst

[1]) Die Entwicklung der Primär- und der Folgeblätter stimmt aber auch hier der Hauptsache nach überein.

sich entfalten müssen und dabei die Reservestoffe beanspruchen. Die Entwicklung wird dann je nach dem Grade der Schädigung entweder stillstehen, oder es hat sich die Pflanze unterdessen erholt und wächst nun mit der gewöhnlichen Blattform weiter, wobei nur eine Grössenverringerung der Blätter eintreten wird. Indess sind wohl auch hier verschiedene Arten verschieden plastisch, wie die unten zu besprechenden Sagittaria-Arten.

Ob es sich bei den von Massart (La récapitulation et l'innovation en embryologie végétale, p. 29 d. S.-A.) beobachteten Fällen, in denen bei älteren Pflanzen von Adiantum eine Reduktion eintrat, um eine wirkliche Rückkehr zur Primärblattbildung handelte, vermag ich aus den sehr kurzen Angaben nicht zu entnehmen.

Dikotylen.

Bei Dikotylen sind bis jetzt folgende Fälle bekannt, in denen künstlich eine Jugendform der Blattbildung wieder hervorgerufen werden konnte.

1) Bei einigen dem australisch-neuseeländischen Florengebiet angehörigen Veronica-Arten sind die Primärblätter gestielt und den Blättern anderer Veronica-Arten ähnlich, die späteren als dem Stamme dicht anliegende Schuppen ausgebildet. Statt dieser letzteren kann die Pflanze wieder zur Bildung der Primärblätter gebracht werden[1]) z. B. durch Kultur in feuchtem Raume, aber offenbar durch alle Umstände, welche auf die Vegetation des Sprosses ungünstig einwirken.

2) Ganz ähnlich verhält sich, wie es scheint, eine Melaleuca-Art Australiens, die Melaleuca micromera. Dieselbe besitzt als „Folgeblätter" sehr kleine anliegende, schuppenförmige Gebilde und bietet so wesentlich denselben Habitus wie die cupressoiden Veronicaarten, die soeben erwähnt wurden. Magnus[2]) hat vor längerer Zeit über diese Pflanze eine kurze

[1]) Vgl. Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen I, p. 19.

[2]) Magnus, Ueber die Heterophyllie von Melaleuca micromera.

Mittheilung gemacht, wornach Mönkemeyer beobachtet hatte, dass Melaleuca micromera, aus dem Kalthaus in ein wärmeres Zimmer versetzt, schnell die Zweige ausspriessen liess und statt der schuppenförmigen Blätter solche mit abstehender Blattspreite anlegte. Es ist nun zwar die Keimung dieser Pflanze unbekannt, aber es unterliegt für mich keinem Zweifel, dass die Rückschlagsblätter mit den Primärblättern übereinstimmen, zumal ich auch an der Basis von Sprossen, die sich aus Stecklingen entwickelten, die „Rückschlagsblätter" auftreten sah. Ich habe die Pflanze seit Jahren beobachtet und ein spontanes Auftreten der Rückschlagsblätter nie beobachtet. Dass dieselben, wie Magnus hervorhebt, eine ausgiebige Transpiration ermöglichen, als die Schuppenblätter, von denen sie nicht nur in ihrer Form, sondern auch in ihrem anatomischen Bau abweichen, ist zweifellos. Die Bedingungen, unter denen sie auftreten, sind aber noch näher festzustellen, meinen Erfahrungen zufolge sind sie weniger leicht hervorzurufen, als die von Veronica cupressoides.

3) Campanula rotundifolia. Bei dieser Pflanze lassen sich, wie ich gezeigt habe,[2]) die Primärblätter bei Kultur in schwacher Beleuchtung wieder hervorrufen, vorausgesetzt, dass die betreffenden Sprosse ihr Wachsthum nicht durch Blüthenbildung abgeschlossen haben.

Spontan auftretende Rückschlagserscheinungen bei einigen andern Dikotylen habe ich früher erwähnt (Pflanzenbiolog. Schilderungen I). Ueber die Bedingungen des Auftretens ist aber bis jetzt nichts bekannt. Dass diese nicht immer ganz einfach sind, zeigten mir einige Versuche mit Acacia verticillata.

Es ist dies eine der australischen Arten, bei denen die Blattbildung durch Phyllodien ersetzt ist, d. h. die Blattspreite

---

Schauer. Sitzungsber. der Ges. naturforschender Freunde zu Berlin 1887 p. 17—19. Vgl. Botan. Jahresber. 1887 II, p. 85.

[2]) Ueber die Abhängigkeit der Blattform von Campanula rotundifolia von der Lichtintensität, Sitzungsber. 1895, p. 331 ff. und Flora 1896, p. 1 ff.

verkümmert, und der Blattstiel (zuweilen auch die Blattspindel) verwandelt sich in ein vertikal gestelltes Assimilationsorgan. Ich möchte Werth darauf legen, dass diese Umwandlung in allen untersuchten Fällen eine wirkliche, d. h. entwicklungsgeschichtlich verfolgbare ist. Das heisst soviel, dass die Blattspreite (resp. die Anlage derselben), obwohl in sehr rudimentärem Zustande immer noch nachweisbar ist, und dass das Blatt dem gewöhnlichen Entwicklungsgange folgt, wobei der Blattstiel durch interkalares Wachsthum zu seiner definitiven Form heranwächst. Darauf, dass die Blattspreite hier nicht, wie gewöhnlich angenommen wird, vollständig fehlt, habe ich schon früher hingewiesen,[1]) und eine auf meine Veranlassung ausgeführte Untersuchung von A. Mann[2]) hat dies vollständig bestätigt.

Die Blattbildung von Acacia verticillata ist von Hofmeister (Allg. Morph., p. 525) mit der der Stellaten zusammengestellt worden. Wie bei diesen, glaubte Hofmeister auch hier eine, neben den eigentlichen Laubblättern stehende Mehrzahl von Nebenblättern annehmen zu müssen. Diese Annahme ist dadurch entstanden, dass nur wenige der scheinbar wirtelig angeordneten Blätter Achselsprosse haben. Indess zeigt die genauere Beobachtung, dass die mit Achselsprossen versehenen Blätter kleine Nebenblätter an ihrer Basis haben, also schon desshalb die oben angeführte Deutung unmöglich ist. Vielmehr liegt hier der merkwürdige Fall einer verschiedenen Ausbildung von Phyllodien vor, bei den einen unterbleibt die Ausbildung von Achselsprossen und von Nebenblättern, bei den andern ist beides vorhanden. Uebrigens haben auch die „sterilen" Phyllodien zuweilen Nebenblätter. Richtig ist dagegen Hofmeisters entwicklungsgeschichtliche Angabe, dass die „fertilen" (wie sie kurz benannt sein mögen) Phyllodien auch in ihrer Entwicklung den sterilen vorauseilen.

---

[1]) Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte, p. 241.

[2]) Vgl. A. Mann, Was bedeutet Metamorphose in der Botanik? Inauguraldiss. München, 1894.

Die Bildung ächter Laubblätter tritt bei dieser Art nur bei der Keimpflanze auf. Die ganze untere Region der Keimpflanze behält auch diese Fähigkeit zur Laubblattbildung, wenn hier Achselsprosse auftreten, beginnen sie mit der Bildung eines oder zweier Laubblätter, um dann zur Phyllodienbildung überzugehen, während diese bei den weiter oben stehenden Achselsprossen sofort eintritt.

Die Frage war nun, ob man die Pflanzen nöthigen könne, zur Laubblattbildung zurückzukehren? Kultur in abgeschwächtem Lichte erwies sich als einflusslos. Die Pflanzen hatten längere Zeit im Hintergrunde eines trockenen Zimmers gestanden und dabei einen Theil ihrer nadelförmigen Phyllodien verloren, auch sonst war eine bedeutende Störung des Wachsthums eingetreten, die darin sich aussprach, dass der Hauptspross der Pflanzen sich nicht weiter verlängerte.

Die (zu sechs in einem Topf stehenden) Pflanzen wurden nun in das Kulturhaus unter eine Glasglocke, also in feuchte Luft gebracht, und nun zeigte sich nach einiger Zeit Folgendes.

1. Pflanze. Hat in der Höhe von 15 cm (vom Boden) einen Seitenspross, der nach etwa 10 dünnen kurzen Phyllodien 8 doppelt gefiederte Laubblätter hervorgebracht hat und darauf wieder zur Phyllodienbildung übergegangen ist. Weiter unten fanden sich noch drei Seitensprosse, welche nach einigen Phyllodien je ein Laubblatt producirt haben, dann wieder Phyllodien.

2) Hat nahe der Basis zwei Seitensprosse, einer derselben hat nach vier Phyllodien vier Laubblätter entwickelt, ein anderer hat in der Achsel seines vierten Phyllodiums einen Seitenspross zweiter Ordnung gebildet, der mit zwei Laubblättern beginnt.

3) Ein in der Phyllodienregion stehender Seitenspross beginnt mit zwei Laubblättern und bringt dann Phyllodien hervor, auch andere Seitensprosse haben Laubblätter entwickelt (einer sogar fünf) und gehen dann zur Phyllodienbildung über.

4) Hat einen Seitenspross, der nach einigen Phyllodien ein Laubblatt hervorbrachte, dann zur Phyllodienbildung zurückkehrt; ein höher stehender Seitenspross hat drei Laubblätter.

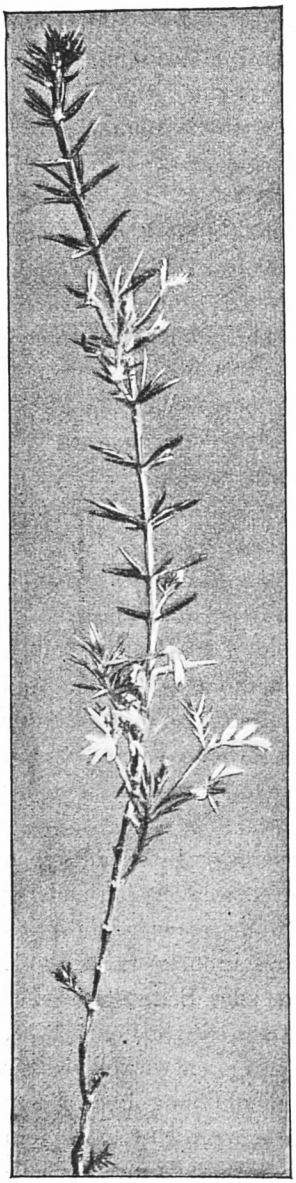

Fig. XV. Acacia verticillata. Pflanze mit zwei Sprossen (einer unten rechts, einer weiter oben links) mit Rückschlagsblättern. Nat. Grösse.

5) Ein Seitenspross beginnt mit einem Laubblatt.

6) Nahe der Basis, aber über der Laubblattregion zwei Seitensprosse, die mit einigen Phyllodien beginnen, dann Laubblätter bilden, 4 cm hoch am Stämmchen ein Seitenspross, der nach acht Phyllodien drei Laubblätter bildet, darauf einige Phyllodien, dann wieder ein Laubblatt, dann Phyllodien; 8 cm hoch am Stämmchen ein Seitenspross, der nach etwa zehn Phyllodien fünf Laubblätter, dann wieder Phyllodien bildet.

Es zeigte sich also, dass die sämmtlichen sechs Pflanzen dazu genöthigt werden konnten, statt der Phyllodien doppelt gefiederte Laubblätter zu bilden. Allerdings war die Rückkehr zur Laubblattbildung nie eine dauernde, es folgte auf dieselbe wieder Phyllodienbildung, wie dies ja auch normal im Verlaufe der Entwickelung geschieht. Die Frage aber, ob die Acacia verticillata, nachdem sie einmal in das Stadium der Phyllodien-Bildung eingetreten ist, wieder zur Laubblattbildung veranlasst werden kann, ist zu bejahen, und es fragt sich nur, welcher Faktor es ist, der dies bewirkt.

Natürlich wird man zunächst an die Einwirkung der Luftfeuchtigkeit denken, aber so einfach liegt die Sache nicht, dass lediglich durch Kultur in feuchter Atmosphäre Laubblattbildung hervorgerufen werden kann. Denn, als andere Pflanzen derselben Art unter denselben Bedingungen kultivirt wurden, unterblieb trotz lebhaften Wachsthums die Laubblattbildung. Ferner liesse sich vermuthen, dass die bei allen oben erwähnten Versuchspflanzen eingetretene Hemmung der Entwickelung des Hauptsprosses mit der beobachteten Erscheinung im Zusammenhang stehe. Dies ist aus zwei Gründen nicht anzunehmen. Zunächst nämlich kann man durch künstliche Entfernung des Hauptsprosses keine Laubblattbildung an den neu entstehenden Seitensprossen hervorrufen. Seitensprosse, die ein Laubblatt besitzen, entwickeln sich nur an der Basis der Pflanze, in der „Laubblattregion", wo auch ohne Verletzung die Seitensprosse sich so verhalten. Bemerkt sei dabei, dass in zwei Fällen an diesen Seitensprossen dem Laubblatt ein Phyllodium vorausging. Der zweite Grund ist der, dass die Hervorrufung von Laubblattbildung auch gelingt an Pflanzen, deren Hauptspross sein Wachsthum nicht eingestellt hat.

Es wurden zwei weitere Exemplare, die erst längere Zeit trocken gestanden hatten, in den feuchten Raum gebracht. An einem derselben, welches seinen Hauptgipfel behalten hatte, waren an zwei Zweigen je zwei Laubblätter (mit nur zwei Fiederpaaren) aufgetreten, und zwar weit oben, etwa nach dem 10. Scheinwirtel des austreibenden Seitensprosses. Das andere Exemplar hatte seinen Gipfel schon früher verloren, es zeigte an einem Seitenspross nach Vorausgehen zahlreicher Phyllodien ein Laubblatt, dem dann wieder zahlreiche Phyllodien folgten.

Die Zahl der vorhandenen Pflanzen war damit erschöpft. Es wäre wünschenswerth gewesen, noch mehr Pflanzen (als nur zwei), die vorher nicht trocken gestanden hatten, auf ihr Verhalten im feuchten Raume zu prüfen. Immerhin scheint mir auch bei den im Ganzen verwendeten zehn Pflanzen der Ausschlag deutlich genug. Es zeigte sich, dass zur Hervorrufung der Rückschlagsbildung hier zweierlei nothwendig ist.

1) Eine „Abschwächung" der Pflanze, hervorgerufen durch ungünstige Kulturbedingungen (im trockenen Zimmer bei spärlicher Wasserzufuhr).

2) Kultur im feuchten Raum. Auf 2) aber reagirt die Pflanze, soweit die Erfahrung bis jetzt reicht, nur, wenn 1) hervorgegangen ist. Desshalb kann es auch nicht Wunder nehmen, dass bei einer Anzahl von Keimpflanzen von Acac. longifolia die Phyllodienbildung durch Kultur im Feuchtraume nicht unterdrückt werden konnte. Uebrigens stimmen diese angeführten Thatsachen ganz überein mit dem von mir früher geführten Nachweise,[1]) dass Rückschläge zur Primärblattform namentlich dann auftreten, wenn die Vegetation durch irgend welche äussere Faktoren geschwächt ist.

Von den beiden oben angeführten Faktoren ist also der unter 1) genannte der ausschlaggebende. Die Kultur in feuchtem Raume wird nur begünstigend für eine rasche Entwicklung eingewirkt haben. Thatsächlich erhielt ich ganz analoge Rückschlagserscheinungen auch bei einer Pflanze von Ac. cyanophylla, die nicht in den feuchten Raum gebracht wurde, sondern im Kulturhaus stehen blieb, nachdem sie vorher vernachlässigt worden war.

Nachdem die vorliegende Mittheilung längst niedergeschrieben war, fand ich neuerdings im Kalthaus eine einjährige Keimpflanze von Acacia verticillata, welche spontan nach den Phyllodien das Auftreten von Laubblättern — mit allen Zwischenstufen zur Phyllodienbildung — zeigte, und zwar so, dass auf Scheinwirtel mit 1—3 Laubblättern (und Phyllodien) solche folgten, die nur Phyllodien hatten, oder unter ihnen auch Uebergänge zur Laubblattbildung. Es standen in diesen Scheinwirteln gelegentlich 3 Laubblätter (resp. Mittelbildungen) neben einander, was wieder zeigt, dass die Hofmeister'sche Auffassung nicht haltbar ist, auch war keineswegs immer das Phyllodium, das einen Achselspross hatte, zur Laubblattbildung übergegangen. Diese Beobachtung zeigt, dass bei Acacia verticillata ein Schwan-

[1]) Pflanzenbiol. Schilderungen II, S. 286 u. 300, Flora 1896, S. 9.

ken zwischen Laubblatt- und Phylladienbildung stattfinden kann, das ja bei andern phyllodienbildenden Acacien auch in späterem Alter noch auftritt.

Hildebrands[1]) Mittheilung über Acacia Melanoxylon lässt sich für unsere Zwecke nicht verwerthen. Denn wenn an dem basalen Theile eines abgesägten Stammes an einigen Seitensprossen Sprosse mit Fiederblättern auftraten, so ist dies nur ein Beispiel der häufig zu beobachtenden Thatsache, auf die ich schon früher hingewiesen habe, dass Rückschlagssprosse gerade am untern Theile älterer Pflanzen gerne auftreten, und zudem ist gerade Ac. Melanoxylon eine derjenigen Arten, bei denen auch im oberen Theile das erwähnte Schwanken der Blattbildung eintritt.

Die bei Acacia verticillata gemachte Erfahrung gab Veranlassung, auch das Verhalten einiger

Monokotylen,

mit dem ich mich schon wiederholt beschäftigt hatte, einer weiteren Prüfung zu unterziehen.

Es handelt sich dabei um solche, welche bandförmige Primärblätter besitzen, eine Blattform, die namentlich bei einigen Wasser- resp. Sumpfpflanzen deutlich hervortritt. Dieselbe ist als „eine Anpassung an das Medium“[2]) aufgefasst worden. Dagegen habe ich darauf hingewiesen, dass solche bandförmigen Blätter in den normalen Entwicklungsgang einer grösseren Anzahl von Monokotylen gehören, und dass wir keinen Grund zu der Annahme haben, sie seien das Resultat einer direkten Anpassung an das Wasserleben, zumal dieselbe Blattform vielen als Landpflanzen angehörenden Monokotylen eigen ist. Dass Pflanzen, welche schon eine „höhere“ Blattform entwickelt haben,

---

[1]) Einige Beobachtungen an Keimlingen und Stecklingen (Bot. Zeitung, 1892).

[2]) Schenck, Die Biologie der Wasserpflanzen, p. 6 u. 39 ff. Ebenso Massart, La recapitulation et l'innovation en embryologie végétale (Bull. de la société royale de botanique de Belgique, t. XXXIII (1894) p. 230.

zur Primärblattform zurückkehren können, wurde an vier Beispielen nachgewiesen.

1) An alten Exemplaren von Eichhornia azurea, welche den Winter über als Landpflanzen kultivirt wurden, traten Rückschlagssprosse mit Primärblättern auf[1]) (Pflanzenbiolog. Schilderungen II, p. 287). Vgl. auch die Angaben Buchenau's über Alisma, a. a. O. p. 296.

2) Die mit gestielten Blättern versehene Landform von Potamogeton natans wurde durch Versenken in Wasser veranlasst, bandförmige Primärblätter zu bilden (a. a. O., p. 299).

3) Potamogeton gramineus entwickelte (im Herbst) nach den gestielten Schwimmblättern aus deren Achseln Sprosse mit Primärblättern (vgl. a. a. O. p. 299).

4) Keimpflanzen von Heteranthera reniformis, die schon die nierenförmigen „Folgeblätter" gebildet hatten, konnten durch ungünstige Kulturbedingungen zur Rückkehr zur Primärblattform veranlasst werden (Flora 1896, p. 9). Vgl. Fig. XVI.

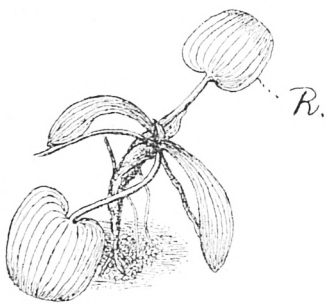

Fig. XVI. Heteranthera reniformis. Junge Pflanze, die nach der Bildung von gestielten Rundblättern zur Bandblattbildung zurückkehrt. 3 mal vergrössert.

Diesen Fällen liessen sich noch andere anreihen. Die bandförmigen Primärblätter der schönblühenden Butomee Hydrocleis Humboldti waren mir nur aus der Literatur bekannt. In diesem Frühjahr aber traten, wie ich gelegentlich fand, solche auf an einigen Trieben, welche an ihrer Basis abgefault und dadurch natürlich in ungünstige Wuchsverhältnisse gekommen waren. Bei kräftig vegetirenden Pflanzen habe ich dieselben niemals beobachtet, um so auffallender war das Auftreten derselben an den Pflanzen, welche den Winter über unter ungünstigen äus-

[1]) An kräftig im Sommer vegetirenden Exemplaren habe ich solche nie beobachtet. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, dass die ungünstigen Vegetationsbedingungen die Ursache waren. Die Annahme

seren Bedingungen ihr Leben gefristet hatten. Besonders lehrreich aber waren die Versuche mit Sagittaria natans. Das Verhalten der verschiedenen Sagittaria-Arten betreffs ihrer Blattbildung ist ein sehr verschiedenes, es hängt mit ihren Lebensverhältnissen auf das Innigste zusammen. Wir haben hier in einer Gattung vereinigt Arten, von denen die einen fast ganz submers leben, die andern dagegen höchstens ihre ersten Blätter untergetaucht haben, sehr bald aber die folgenden in die Luft erheben. Die letzteren sind Bewohner feuchter Standorte, die nicht überschwemmt zu sein brauchen. Zwischen den beiden Extremen finden sich übrigens eine Reihe von Abstufungen. Die submersen Formen behalten die Primärblätter viel länger bei, als die emersen, übrigens lassen sich bei geeigneten Kulturbedingungen auch die ersteren leicht als Landpflanzen ziehen. S. cordifolia gehört zu den Formen, die eigentlich Landpflanzen sind, sie wächst, wenn man sie in Wasser versenkt, nicht, sondern geht zu Grunde. S. natans aber ist eine fast submers lebende Art, die ausser den zahlreichen bandförmigen untergetauchten Blättern nur einige Schwimmblätter besitzt, die der Blütenbildung vorausgehen, aber auch fehlen können. Blätter, die mit gestielter, pfeilförmiger Spreite versehen, sich über den Wasserspiegel erheben, kamen bei den hier kultivirten Exemplaren nicht zur Beobachtung. Die Pflanze vermehrt sich in ausgiebigster Weise durch Ausläufer, die stets mit der Primärblattform beginnen, mögen sie nun als Wasser- oder als Landpflanzen kultivirt werden, um dann zur Bildung von Blättern mit gestielter Blattspreite überzugehen, vorausgesetzt, dass die äusseren Bedingungen dazu günstig sind, also namentlich auch die hinreichende Lichtintensität vorhanden ist. Die Versuche über die Abhängigkeit der Blattform von äusseren Faktoren sind von Herrn Wächter auf meine Veranlassung ausgeführt

---

hat sich in der That bestätigt, es gelang Herrn Wächter, dem ich die Untersuchung übertrug, Stecklinge von Hydrocleis, die in reinem Quarzsand kultivirt wurden, zum Rückschlag auf die Jugendblattform zu bringen, so dass sie schliesslich nach Abfaulen der gestielten Blätter ganz wie Keimpflanzen aussahen.

worden, ich führe daraus — indem ich betreffs der Einzelheiten auf die demnächst erscheinende Veröffentlichung des Genannten verweise — Folgendes an.

Wenn eine Landpflanze von S. natans, die schon gestielte Folgeblätter gebildet hat, in Wasser gebracht wird, bildet sie (an derselben Sprossachse) wieder Primärblätter, also ebenso wie das oben für Potamog. natans angeführt wurde. Später, wenn die Pflanze sich dem neuen Medium angepasst hat, treten dann wieder Folgeblätter auf. Dass nun in dem Auftreten der Primärblätter nicht etwa eine direkte Anpassung an das Wasserleben liegt, sondern dass dasselbe bedingt ist durch eine Störung, wie sie die Veränderung des Mediums mit sich bringt, ergibt sich daraus, dass man dieselbe Wirkung auch erzielen kann, ohne die Pflanze in das Wasser zu bringen. Kultivirt man Pflanzen, die vorher im Wasser waren, an der Luft, so wirkt der Wechsel des Mediums als Störung. Diejenigen Pflanzen, welche schon gestielte Blätter hatten, bringen statt deren wieder bandförmige Primärblätter hervor, denen Uebergangsblätter vorhergehen. Erst nach einer Anzahl Primärblätter treten dann wieder, nachdem die Pflanze sich dem neuen Medium angepasst hat, gestielte Blätter auf. Waren solche zur Zeit des Mediumwechsels noch nicht vorhanden, so fehlt der Pflanze natürlich die Möglichkeit, durch Aenderung der Blattform auf die Störung zu reagiren. Diese Störung lässt sich auch anders hervorrufen. Schneidet man einer mit gestielten Blättern versehenen Pflanze die Wurzeln ab, so ist damit bei der bekannten Eigenthümlichkeit der Wurzelbildung monokotyler Pflanzen, wenn man die Sagittaria gegen Vertrocknung schützt, keine dauernde Beschädigung der Pflanze, sondern nur eine vorübergehende Störung derselben gegeben. Auf diese reagirt sie durch Hervorbringung von Primärblättern, denen später wieder die höhere Blattform folgt. Derselbe Erfolg kann erzielt werden, wenn man die Wurzeln, statt sie abzuschneiden, in destillirtes Wasser tauchen lässt; ihnen also die Zufuhr anorganischer Nährstoffe entzieht. Nicht alle Exemplare reagiren bei solchen Störungen gleich. Es ist mit Rücksicht auf die oben für Acacia

verticillata angeführten Thatsachen von Interesse, dass kräftige Exemplare von Sagittaria natans die Rückschlagserscheinungen oft nicht zeigen, sie aber auftreten lassen, sobald eine Schwächung der Pflanze durch unzureichendes Licht, schlechte Ernährung und höchst wahrscheinlich auch noch auf andere Weise eintritt, z. B. durch Kultur bei niedriger Temperatur. Wenigstens deutet darauf das Verhalten anderer Wasserpflanzen hin.

Nuphar luteum besitzt als Keimpflanze bekanntlich — abgesehen von den einfachen ersten Primärblättern — zunächst untergetaucht bleibende, kurzgestielte, hellgrüne Wasserblätter, die sich durch ihren anatomischen Bau von den später auftretenden Schwimmblättern unterscheiden. Wie ich an anderem Orte gezeigt habe, kann die Pflanze an bestimmten Standorten auf diesem Entwicklungsstadium sehr lange zurückgehalten werden, trotzdem aber sogar zur Blüthe gelangen, und unzweifelhaft kann dies auch geschehen, wenn die Pflanze schon Schwimmblätter hervorgebracht hatte. Sinkt doch alljährlich im Herbste die Blattbildung auch bei Pflanzen mit Schwimmblättern wieder auf diese Stufe herab. Experimentelle Untersuchungen darüber liegen nicht vor, indess ist kaum daran zu zweifeln, dass alle die Vegetation ungünstig beeinflussenden Faktoren innerhalb gewisser Grenzen die Schwimmblattbildung unterdrücken, die Wasserblattbildung hervorrufen werden, dass dabei auch die Lichtintensität eine Rolle spielt, wie ich früher hervorhob, ist mir auf Grund anderweitiger Erfahrungen sehr wahrscheinlich, indess stimme ich mit Brand[1]) darin überein, dass auch andere ungünstige Standortsverhältnisse denselben Effekt haben können. Ein Nuphar-Rhizom, welchem die Wurzeln abgeschnitten sind, wird vermuthlich Wasserblätter hervorbringen, selbstverständlich erst nach den Blattanlagen, die schon die Eigenschaften der Luftblätter angenommen haben.

Analoge Verhältnisse werden bei den Stecklingen mancher Pflanzen anzutreffen sein, falls überhaupt noch die Möglichkeit

---

[1]) Brand, Ueber die drei Blattarten unserer Nymphaeaceen. Botan. Centralblatt, 57. Bd., p. 168 ff.

zum Wiederauftreten der Jugendform gegeben ist. Freilich liegen die Verhältnisse hier nicht immer einfach. Ein Steckling erfährt durch seine Abtrennung von der Mutterpflanze nicht nur eine Störung seiner Gesammtentwicklung, die erst später wieder überwunden werden kann, er ist auch den Correlationsverhältnissen des Sprosssystems, in dem er sich befand, entzogen und wird in der gärtnerischen Praxis vor der Bewurzelung meist unter andern, als seinen normalen Lebensbedingungen kultivirt. Alle diese Faktoren können bei der Hervorrufung der Jugendform betheiligt sein. Das Verhalten bedarf also genauer Untersuchung. Dass aber derartige Fälle vorkommen, zeigt das früher[1]) kurz erwähnte Verhalten von Mühlenbeckia platyclados. Erwähnt sei auch dasjenige einiger Phyllanthus-Arten, speciell von Phyllanthus lathyroides. Der Artnamen rührt daher, dass die Pflanze scheinbar gefiederte Blätter, ähnlich denen von Lathyrus-Arten besitzt. In Wirklichkeit sind diese blattähnlichen Gebilde Sprosse begrenzten Wachsthums, die zweizeilig beblättert sind, und später abgeworfen werden wie Blätter. An der radiären Hauptachse (und den sich ihr gleich verhaltenden, stärkeren Seitentrieben) stehen nur Schuppenblätter, in deren Achsel dann die assimilirenden, mit Laubblätter versehenen Sprosse stehen.[2])

Ich wünschte nun zu erfahren, ob diese zweizeilig beblätterten Sprosse, als Stecklinge behandelt, fähig seien radiär zu werden, und ob sie dabei sich verhalten wie die Keimpflanzen, an deren Hauptachsen zunächst Laubblätter auftreten.

Zunächst sei erwähnt, dass diese zweizeiligen, dorsiventralen Sprosse in der That genöthigt werden können, sich als radiäre Achsen auszubilden, wenn man über einer jungen Anlage eines solchen Seitensprosses den Hauptspross entfernt und auch

---

[1]) Flora 1896, p. 9.

[2]) Die Morphologie der Phyllanthusarten ist besprochen in Dingler, Die Flachsprosse der Phanerogamen, 1. Heft, München 1885. Daselbst wird p. 138 ff. die Keimungsgeschichte von einigen Phyllanthusarten mitgetheilt.

für Beseitigung anderer Sprossanlagen sorgt, welche die Fortsetzung des Hauptsprosses übernehmen könnten.

Auf diese Weise wurde z. B. ein Seitenspross, der schon 3 Blätter in zweizeiliger Stellung angelegt hatte, veranlasst, als radiäre Fortsetzung seines Hauptsprosses weiter zu wachsen. Er brachte dann, wie die Hauptachse der Keimpflanzen, zunächst Laubblätter hervor, in deren Achseln sich dorsiventrale Assimilationssprosse bildeten. An älteren, schon horizontal ausgebreiteten Sprossen ist mir die Umbildung bis jetzt nicht gelungen, es entwickeln sich „Achselsprosse" der blattähnlichen Zweige sehr leicht zu radiären Trieben, jenen selbst aber wird mit fortschreitendem Alter die Umwandlung zu radiären Sprossen offenbar schwieriger, als im Jugendzustand.

Das Verhalten der Stecklinge entspricht dieser Annahme. Kein einziger derselben wandelte sich nämlich zu einem radiären Triebe um. Vielmehr wuchsen die Sprosse als zweizeilig beblätterte Triebe weiter, sie erreichten dabei jetzt schon (nach einem halben Jahre) eine Länge, die das 4—5 fache ihrer normalen beträgt, sie sind in ihrer Entwicklung offenbar unbegrenzt, und fahren auch fort, Blüthen hervorzubringen. Ihr Verhalten entspricht offenbar dem mancher Coniferen, z. B. der Araucarien, aus deren dorsiventralen Seitenzweigen man auch keine radiären Sprosse erziehen kann. Wohl aber entstehen solche gelegentlich aus dem „Callus" an der Basis der Stecklinge und dies ist auch bei Phyllanthus sehr häufig der Fall. Diese zeigen dann Gestaltungsverhältnisse, die mit denen der Keimpflanzen übereinstimmen, sie haben die Jugendform angenommen, und der Steckling, an dem ein solcher radiärer Callus-Spross entstand, zeigt dann nur begrenztes Wachsthum, er verhält sich also so, als ob er ein Seitenspross des radiären Triebes wäre.

Das Verhalten von Phyllanthus scheint mir in mehrfacher Hinsicht von Interesse. Wir sehen, dass dem zweizeilig beblätterten Spross zunächst noch die Fähigkeit zukommt, in die radiäre Jugendform der ganzen Pflanze überzugehen, dass er sie aber späterhin, auch wenn er als Steckling weiter wächst, verliert, obwohl aus dem embryonalen Callusgewebe desselben

Stecklings radiäre Sprosse hervorgehen können. Der Vegetationspunkt des dorsiventralen Sprosses wird immer weniger umwandlungsfähig. Nennen wir den Antrieb, der die Anlage eines zweizeilig beblätterten Sprosses nach Entfernung der Hauptachse dazu veranlasst, deren Eigenschaften anzunehmen, der Kürze wegen den „Saftdruck", so wird das Verhalten sich in verschiedener Weise auffassen lassen. Entweder nämlich beruht das Verhalten älterer zweizeiliger Sprosse darauf, dass dem Vegetationspunkt immer mehr die Umbildungsfähigkeit verloren geht, oder darauf, dass der „Saftdruck" weniger leicht auf ihn einwirken kann. Ich glaube, dass letzteres hauptsächlich in Betracht kommt. Ein Tannenzweig kann am Stamme nach Verlust des Gipfels lange die Fähigkeit behalten, radiär zu werden, als Steckling bringt er es meist nicht dazu. Die mangelhaftere Bewurzelung des Stecklings kann keinen solchen „Saftdruck" erzeugen, wie er im Stamme vorhanden ist. Je grösser ferner der Weg ist, den der „Saftdruck" zurückzulegen hat, desto weniger wird er wirksam sein. Damit können wir uns für das Verhalten von Phyllanthus wenigstens eine Vorstellung machen, in andern Fällen werden natürlich andere Faktoren in Betracht kommen, die „Induktion", welche den Vegetationspunkten ihre Eigenschaften aufprägt und die der Jugendform ganz verdrängt, wird auf verschiedene Weise zu Stande kommen können.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu den Monokotylen zurück, so sei hier noch ein Fall von einer Landpflanze angeführt. Monstera deliciosa zeichnet sich bekanntlich durch ihre eigenthümlich durchlöcherten Blätter aus, während die Primärblätter diese Lochbildung nicht aufweisen. Solche einfacher geformten Blätter treten aber bei erkrankten oder sehr schlecht behandelten Pflanzen auch im späteren Alter auf; wenn die Pflanze wieder erstarkt ist, kehrt sie zu ihrer normalen Blattbildung zurück.

Wir sahen an den geschilderten Beispielen, 1) dass die Möglichkeit der Ausbildung der Primärblätter bei manchen Pflanzen auch im späteren Lebensalter noch besteht, 2) dass dieser Vor-

gang an andere Bedingungen geknüpft ist, als der der Bildung der Folgeblätter, 3) dass eine Schwächung der Vegetationsbedingungen der letzteren die Hervorrufung der ersteren veranlasst resp. erleichtert. Teleologisch betrachtet, muss dies Verhalten in den meisten Fällen als ein zweckmässiges betrachtet werden. Zwar ist nicht einzusehen, welchen Vortheil es einer Wasserpflanze von Sagittaria natans bieten könnte, dass sie durch den Mediumwechsel oder nach Abschneiden der Wurzeln auf die Primärblattform zurücksinkt, wohl aber ist dies der Fall, wenn z. B. eine Landpflanze überschwemmt wird, denn die Primärblätter sind die für die submerse Lebensweise geeigneteren, sie können sich rascher dem Wasserleben anpassen, weil sie weniger differenzirt sind und durch ihre Arbeit erstarkt die Pflanze nach einiger Zeit soweit, dass sie wieder Schwimmblätter bilden kann. Für die morphologische Betrachtung aber kommt hier vor Allem in Betracht, wie wir uns das Verhältniss der beiden Blattformen vorzustellen haben. Wie bei Campanula rotundifolia komme ich, indem ich mich zunächst lediglich an die experimentelle Erfahrung halte und phylogenetische Erwägungen ganz ausser Acht lasse, auch in den andern vorliegend besprochenen Fällen zu dem Resultate, dass nur die Primärblattform auf die Nachkommen vererbt wird, und dass erst im Verlaufe der Entwicklung diejenigen stofflichen Veränderungen sich ergeben, welche zum Auftreten einer andern Blattform führen. Nehmen wir an, dass die Gestaltungsverhältnisse der Blätter bedingt werden durch specifische Stoffe, so würden also nur die der Primärblätter den Samen überliefert werden. Wo es nicht möglich ist, die Primärblätter durch Veränderung der äusseren Bedingungen wieder hervorzurufen, sind meiner Ansicht nach die betreffenden Stoffe trotzdem latent, wenngleich nur in geringer Menge vorhanden, da sie den Embryonen im Samen überliefert werden. Ihr späteres, scheinbares Verschwinden kann damit zusammenhängen, dass sie bei der Bildung anderer organbildender Stoffe verbraucht oder gebunden werden. Das sind indess zunächst Gleichnisse, die nur den Zweck haben darauf hinzuweisen, dass ich mich

den neueren evolutionistischen Vererbungstheorien durchaus nicht anschliessen kann, Theorien, die meiner Ansicht nach das Wesen der Entwicklung nicht verständlicher machen. Dass der Verlauf derselben vorgezeichnet ist durch die stoffliche Beschaffenheit des Keimes, ist zweifellos, aber erst im Verlaufe der Entwicklung entstehen diejenigen Aenderungen, welche zu einer höheren Ausbildung führen, ebenso etwa wie bei Bildung einer Galle die embryonalen Zellen eines Blattes durch die Einwirkung des Gallenthieres zu einer Ausbildung veranlasst werden, die ihnen ohne diese Einwirkung nicht zugekommen wäre. Die Art der abweichenden Ausbildung aber ist auch hier durch die Beschaffenheit der reagirenden Zellen bedingt, insofern als — soweit wir wissen — in den Gallen keine andern Gewebeformen vorkommen, als die betreffende Pflanze sie auch sonst, nur an andern Arten und in andrer Vertheilung hervorbringt. Gerade die von Moosen oben beschriebenen Verhältnisse scheinen mir besonders lehrreich. Die Entstehung der Moosknospen ist gebunden an bestimmte äussere Verhältnisse, und das Experiment zeigt, dass sie allmählich vor sich geht. Denn wie gezeigt wurde, kann, auch wenn schon ein Zellkörper als Anlage einer Moosknospe entstanden ist, derselbe bis zu einem gewissen Stadium wieder zur Rückkehr zur Protonemabildung veranlasst werden.

Aber die Scheitelzelle macht von der Möglichkeit zur Wiederannahme der Protonemaform, sobald sie einmal vollständig differenzirt ist, eine Ausnahme, wenigstens an einem älteren Moosstämmchen kann man zwar an abgeschnittenen Blättern, Stammtheilen etc. leicht Protonemabildung hervorrufen, die Scheitelzelle hat, so lange sie funktionirt, noch nie eine derartige Entwicklung gezeigt. Und doch haben wir bei Schistostega gesehen, dass die Fähigkeit zur Protonemabildung auch hier latent vorhanden ist. Stellen wir uns vor, das Moosstämmchen entstünde als Gallenbildung am Protonema, und diese Gallenbildung sei infolge der Einwirkung eines enzymartigen, von einem Thiere dem Protonema beigebrachten Körpers entstanden, so würde die Scheitelzelle den Theil darstellen, in welchem dieses Enzym

dauernd vorhanden ist,[1]) und sich vermehrt. So lange dies der Fall ist, kann auch keine Protonemabildung stattfinden. Die Zellen, welche zu Gebilden beschränkten Wachsthums werden, speciell die Blätter haben dieses Enzym zu produciren, das aber unter normalen Verhältnissen dem Sprossscheitel zufliesst, sie können in Folge des durch die Abtrennung von der Pflanze ausgeübten Reizes zu Protonemafäden auswachsen. Das „Enzym" aber entsteht bei der Sporenkeimung erst durch die Thätigkeit des Protonemas selbst, so lange es noch in geringer Menge vorhanden ist, können selbst Zellkörper, die eigentlich Moosknospen werden sollten, wieder zu Fäden auswachsen. Auch das ist natürlich nur ein Bild. Aber auf Bilder oder Vergleiche werden wir zunächst angewiesen sein, wenn wir versuchen, von der Entwicklung uns eine Vorstellung zu machen.

Nach der oben kurz entwickelten Vorstellung hat das Meristem einer Keimpflanze andere Eigenschaften, als das der älteren Pflanze und noch mehr sind die Keimzellen von den Meristemzellen verschieden. Dies scheint mir für den, der die Epigenesis als den einfachsten Ausdruck der Thatsachen betrachtet, zunächst eine unabweisbare Folgerung zu sein.

[1]) Vgl. Beijerinck's „Wuchsenzyme", Bot. Zeit., 1888, p. 26 und Sachs' bekannte Abhandlungen über „Stoff und Form".

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der mathematisch-physikalischen Klasse der Bayerischen Akademie der Wissenschaften München

Jahr/Year: 1896

Band/Volume: 1896

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

Artikel/Article: Ueber Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung 447-497