Über Adventivknospen und verwandte Bildungen auf Primärblättern von Farnen.

Von **Walter Bally.**

(Mit 18 Abbildungen im Text.)

Mit den nachfolgenden Untersuchungen wollte ich drei Dinge studieren.

1. Die normale Entwicklung der Adventivknospen von Ceratopteris thalictroides (L.) Brogn.

2. Die Einwirkung äußerer Faktoren auf diese Entwicklung.

3. Wollte ich einige von Goebel früher beschriebene Fälle von „Mittelbildungen“ zwischen Prothallien und Blättern, die auf den Primärblättern von Farnkräutern auftreten, eingehender untersuchen und in neuen Bedingungen kultivieren. Es handelte sich dabei um die Weiterführung von Experimenten, die Goebel begonnen und beschrieben hat[1]).

Es sei mir an dieser Stelle gestattet Herrn Geheimrat Goebel, in dessen Institut diese Arbeit ausgeführt wurde, für die Anregung zu diesen Untersuchungen, für seine vielen Ratschläge während derselben und für das überlassene Material meinen warmen Dank auszusprechen. Leider konnten nicht alle Untersuchungen zu Ende geführt werden, doch glaube ich, daß die erhaltenen Resultate genügend Interesse verdienen, um publiziert zu werden.

1. Ceratopteris thalictroides (L.) Brogn.

Trotzdem dieses eigentümliche Farnkraut schon öfters der Gegenstand entwicklungsgeschichtlicher und anatomischer Untersuchungen gewesen ist[2]), so sind die Adventivknospen doch meistens nur nebenbei erwähnt worden. Einzig Ford[3]) hat zwei Abbildungen von Schnitten durch Knospen gegeben. Es sind aber ältere Stadien, die uns keinen rechten Begriff von der Entwicklungsgeschichte geben können. Ich

---

1) K. Goebel, Experimentell-morphologische Mitteilungen in Sitzungsber. der mathem.-physikal. Klasse der königl. bayer. Akademie der Wissenschaften, Bd. XXXVII, Heft 2.

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

2) Kny, Die Entwicklung der Parkeriaceen, dargestellt an Ceratopteris thalitroides. Nova acta K. Leop.-Carol. Akad. d. Naturf., Bd. XXXVII, Nr. 4.

Ford, The anatomy of Ceratopteris thalictroides. Ann. of botany 1902.

Lachmann, L'origine des racines du Ceratopteris thalictroides.

3) l. c.

glaube, die ungenügende Kenntnis über die Entwicklung rührt daher, daß zur Untersuchung meist auf älteren fertilen oder sterilen Blättern gewachsene Adventivknospen verwendet wurden. Die Untersuchung dieser Gebilde bietet aber technische Schwierigkeiten verschiedener Art. Vor allem sind diese Knospen schon frühzeitig von Paleen überdeckt, dann hindert aber auch ihre Lage in den Winkeln zwischen den Fiederlappen sowohl die freie Präparation als auch die gute Orientierung von Schnitten.

Ich bin deswegen von dem Studium der auf den noch ungeteilten ersten Blättern gewachsenen Knospen ausgegangen. Kny[1]) und Goebel[2]) haben gute Abbildungen von jungen Pflanzen und von Primärblättern gegeben.

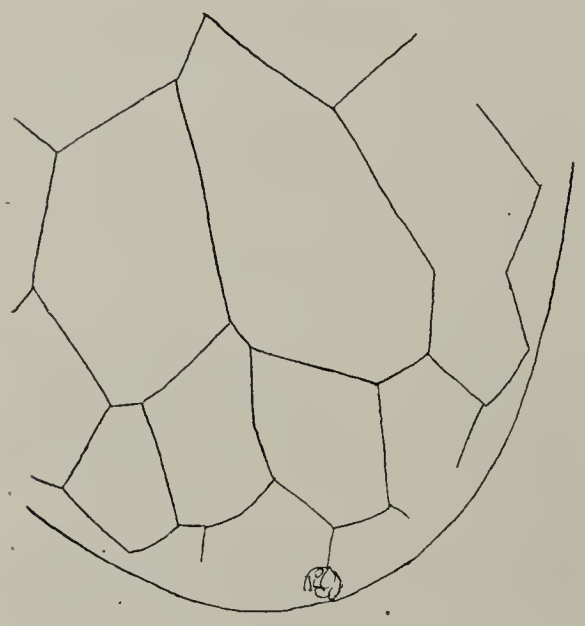


Fig. 1. Blattspitze von Ceratopteris thalictroides mit Adventivknospe.

Die Adventivknospen werden meistens auf dem dritten oder vierten Blatte angelegt. Sie finden sich an der Spitze der Blätter. Einen gesetzmäßigen Zusammenhang mit dem Verlauf der Gefäßbündel lassen sie nicht erkennen. Bald stehen sie in der Nähe eines Gefäßbündels, bald auch nicht. Manchmal finden sich zwischen der Knospe und dem nächsten Gefäßbündel im Mesenchym einzelne Elemente, die auf die nachträgliche Anlegung eines Gefäßbündels hinweisen. Fig. 1 soll die Lage einer in der Nähe eines Gefäßbündels befindlichen Knospe zeigen. Die Knospen entwickeln sich nie sehr weit, höchstens zeigt sich noch die Anlage eines zweiten Blattes, sie sind also für die Pflanze offenbar nutzlose Gebilde. Wie es dennoch gelingt, sie zum Austreiben zu bringen, werden wir später sehen. Zunächst sei die Entwicklungsgeschichte besprochen.

Die Anlage erfolgt auch hier wie in allen mir aus der Literatur bekannten Fällen exogen. Und zwar entsteht die Knospe sehr wahrscheinlich aus einer einzigen epidermalen Zelle. Die jüngsten von mir gefundenen Stadien zeigen zwei Zellen *A* und *B* (Fig. 2). Auch die benachbarten Zellen der Epidermis zeigen Teilungen in radialer und in tangentialer Richtung. Von den beiden Zellen *A* und *B* dürfen wir aber keine als Scheitelzelle ansprechen.

1) l. c., Taf. V, Fig. 2 u. 3.

2) Exper. Morph., pag. 20.

Nach einer Reihe weiterer Teilungen geht aus der einen dieser beiden Zellen die Stammscheitelzelle, aus der anderen die Blattscheitelzelle hervor. Aus der größeren Zelle *A* wird schon durch die erste

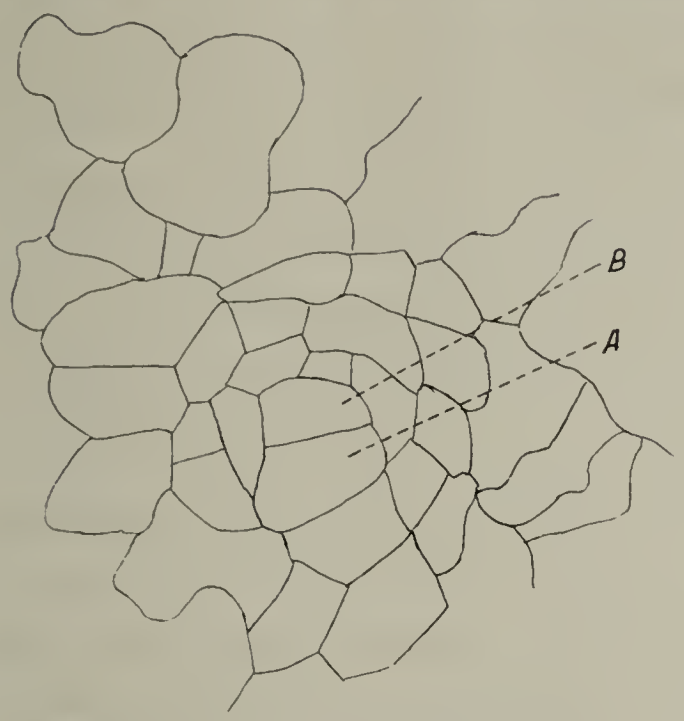


Fig. 2. Junge Adventivknospe von Ceratopteris thalictroides.

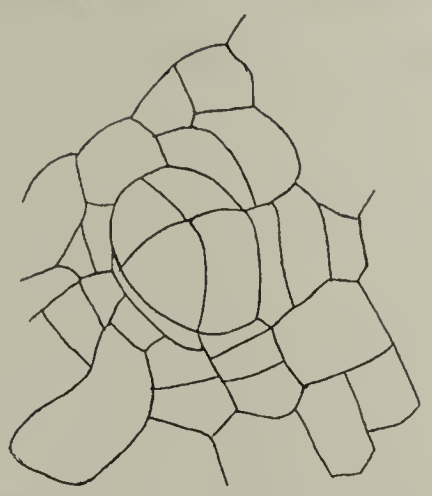


Fig. 3. Junge Adventivknospe von Ceratopteris thalictroides.

Teilung eine von oben gesehene dreiseitige Zelle herausgeschnitten (Fig. 3). Bei tiefer Einstellung oder bei Betrachtung von der unteren Seite des Blattes können wir jedoch erkennen, daß es sich nicht um eine typische dreiseitig pyramidale Stammscheitelzelle handelt, weil die seitlichen Wände unten nicht spitz zusammenlaufen. Auch unten findet sich eine

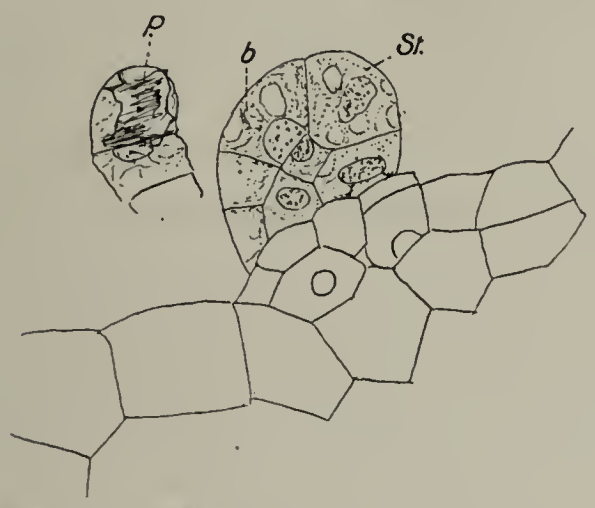


Fig. 4. Mikrotomschnitt durch eine junge Adventivknospe von Ceratopteris thalictroides. *St* Stammscheitelzelle, *b* Scheitelzelle des ersten Blattes, *P* Haarschuppe.

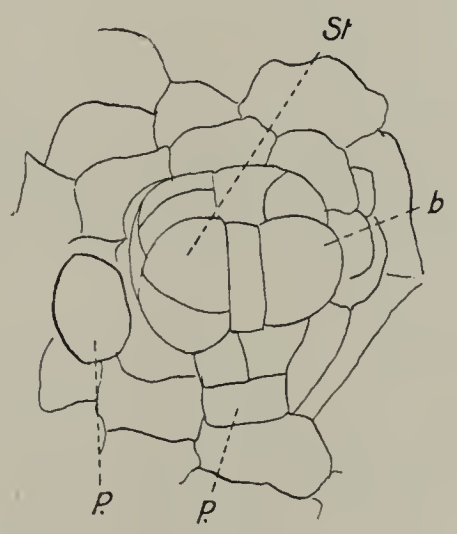


Fig. 5. Ältere Adventivknospe von Ceratopteris thalictroides. Die Buchstaben haben die gleiche Bedeutung wie in Fig. 4.

Fläche. Wir können von einer unten abgeschnittenen Pyramide reden. Das ist auch aus Fig. 4, die nach einem Mikrotomschnitt angefertigt wurde, klar zu erkennen. Erst später wird eine typische, dreiseitig pyramidale Zelle herausgeschnitten. Auf dem Präparate, nach dem Fig. 5

angefertigt wurde, war eine solche deutlich zu sehen. Die Blattscheitelzelle tritt in der aus der Zelle *B* hervorgegangenen Hälfte auch erst nach einigen Teilungen auf. In den Fig. 4 und 5 habe ich sie mit *b* bezeichnet. Fig. 6 zeigt dann ein weiter vorgerücktes Stadium mit typischer Stamm- und Blattscheitelzelle. Hier ist auch schon die Anlage des Segmentes, aus dem das zweite Blatt hervorgeht, sichtbar. Man kann deutlich erkennen, daß es sich hierbei um ein von der Stammscheitelzelle abgeschnittenes Segment handelt.

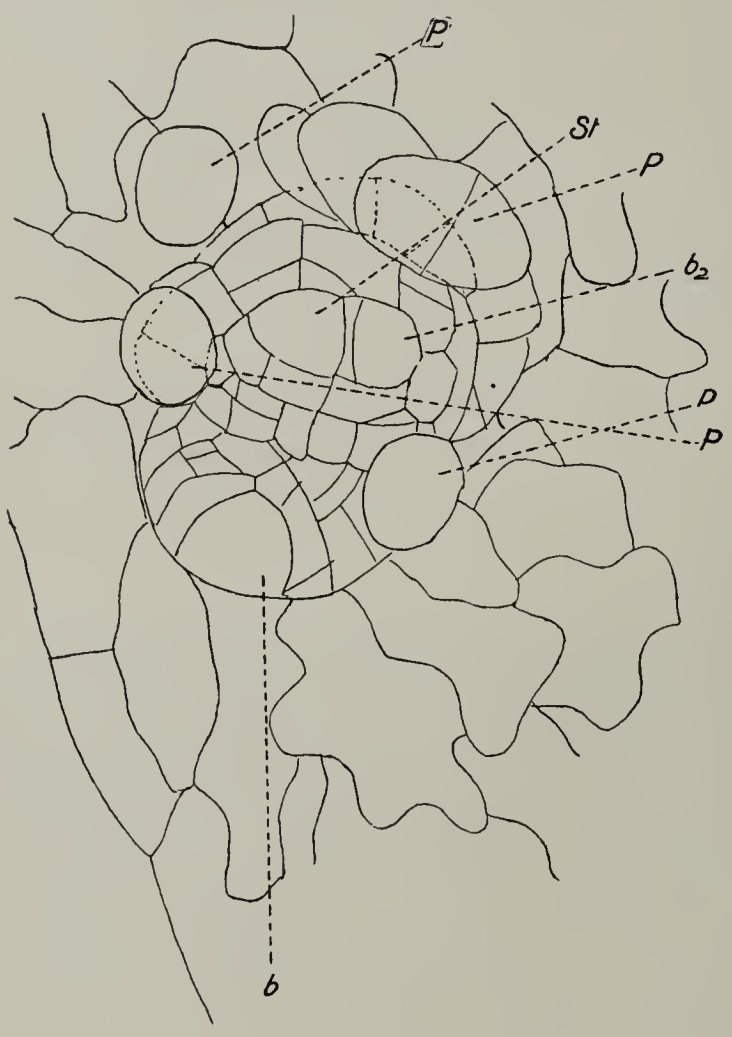


Fig. 6. Adventivknospe von Ceratopteris thalictroides mit Anlage des Segmentes, aus dem das zweite Blatt hervorgeht (b_2). Übrige Bezeichnungen wie bei Fig. 4 u. 5.

So viel ich aus der Literatur ersehen kann, steht der hier beschriebene Teilungsmodus einzig da. Während bei den von Heinricher[1]) studierten Fällen die Anlage der Blätter in Segmenten des Stammscheitels erfolgt, sind durch Kupper[2]) einige Fälle bekannt geworden, wo die Anlage der ersten Blätter unabhängig vom Stammscheitel in einiger Entfernung davon entsteht. Ceratopteris dürfte zwischen diesen Fällen die Mitte halten.

Anschließend an diese entwicklungsgeschichtliche Untersuchung möchte ich die Bedingungen besprechen, unter denen ein Auskeimen und eine Weiterentwicklung der in der Regel nach einigen Teilungen ruhenden Knospen auf den Primärblättern erfolgt. Es ist mir gelungen, solche Knospen zur Entwicklung zu bringen:

---

1) Heinricher, Über Adventivknospen an der Wedelspreite einiger Farne. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd. LXXVIII.

Heinricher, Die jüngsten Stadien der Adventivknospen an der Wedelspreite von Asplenium bulbiferum. Sitzungsber. der k. Akad. der Wissensch. zu Wien, Bd. LXXXIV.

Heinricher, Wahrung der Priorität zur Frage über die Entwicklungsgeschichte und Keimung der Adventivknospen bei Farnen. Bot. Zentralbl., Bd. LX und Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. 1895.

2) W. Kupper, Über Knospenbildung an Farnblättern. Flora, Bd. 96, Heft 2.

1. Auf abgeschnittenen Blättern, die auf sterilisiertem Torf kultiviert wurden.

2. Auf Pflanzen, deren Stammscheitel weggeschnitten wurde. Es keimten dann schon nach kurzer Zeit auf den Blättern eine Menge sonst ruhender Knospen aus. Außerdem bildete sich in der Nähe des abgeschnittenen Scheitels eine neue Knospe aus. Dieses Experiment gelang sowohl an Pflanzen, die auf dem Lande gezogen wurden, als auch an solchen, die ich unter Wasser hielt.

3. Entwickeln sich die Adventivknospen, wenn an dem betreffenden Blatte die Gefäßbündel durchschnitten werden.

Die äußeren Bedingungen, die zum Austreiben nötig sind, sind also beinahe dieselben, wie bei einer dikotylen Pflanze, nämlich bei Bryophyllum crenatum, das von de Vries, Wakker, Goebel u. a. untersucht worden ist. Goebel[1]) hat die Resultate dieser Untersuchungen zusammengefaßt. Auch bei Ceratopteris ist eine deutliche Korrelation zwischen dem Sproßvegetationspunkt und den blattbürtigen Adventivknospen vorhanden. Es ist möglich, daß es sich dabei um vom Stammscheitel ausgehende Hemmungsreize, wie sie Erréra[2]) angenommen hat, handelt. Mir erscheint es wahrscheinlicher, daß zum Austreiben der Knospen eine bestimmte Konzentration der Assimilate, die, so lange der Stammscheitel da ist, dorthin geleitet werden, notwendig ist.

Für diese Erklärung spricht auch folgendes Experiment. Ich schnitt die Partie eines Blattes, die die jungen Adventivknospen trägt, weg und suchte die Schnitte so zu führen, daß möglichst wenig Blattgewebe mitkam. Diese jungen Knospen kultivierte ich dann weiter. Sie entwickelten sich auch in der Tat, aber die ersten Blätter zeigten einen sehr eigenartigen Bau. Ich fand folgende bemerkenswerte Hemmungsbildungen:

1. Ein Blatt, das gar keine Gefäßbündel, wohl aber zahlreiche Spaltöffnungen zeigte (Fig. 7)



Fig. 7. Ceratopteris thalictroides. Auf einer Adventivknospe, die von einem Primärblatt abgetrennt wurde, ausgetriebenes Blatt ohne Gefäßbündel.

1) K. Goebel, Exper. Morphol., pag. 142—150.

2) L. Erréra, Conflits de préséance et excitations inhibitoires chez les végétaux. Bullet. de la société royale de botanique de Belgique, T. CXLII, 1904.

2. Ein Blatt, dessen Gefäßbündel bloß bis zur Mitte reichte. Auf dem ganzen Blatt war nur eine Spaltöffnung ausgebildet. Die Spitze des Blattes, vom Strich $V-V^1$ an, war nur zweischichtig, das Mesenchym war nicht ausgebildet (Fig. 8).

3. Ein Blatt, das äußerst mangelhaft ausgebildete Gefäßbündel zeigte (Fig. 9).



Fig. 8. Ceratopteris thalictroides. Primärblätter von einer aus einer abgeschnittenen Adventivknospe gekeimten Pflanze. Die Blattspitze vor der Strecke $V-V^1$ ist nur zweischichtig. *Sp* Spaltöffnung auf der Unterseite. *II* zweites Blatt.



Fig. 9. Ceratopteris thalictroides. Primärblatt von einer aus einer abgeschnittenen Adventivknospe gekeimten Pflanze.

Es sind das ganz ähnliche Hemmungsbildungen, wie sie Goebel erhielt, als er abgeschnittene Stammknospen von Keimpflanzen auf Torf kultivierte [1]). Es mußte nach dem Ausgang der Goebel'schen Experimente wahrscheinlich erscheinen, daß eine Abhängigkeit bestehe zwischen dem Grad der Vereinfachung dieser Blätter und dem Alter der Blätter, von denen diese Adventivknospen abgeschnitten wurden. Eine solche Korrelation konnte ich jedoch nicht finden. Auch an Knospen, die aus älteren Blättern ausgeschnitten wurden, entwickelten sich derart einfache Blätter.

Nachdem die Entwicklung der auf den Primärblättern sich befindenden Adventivknospen studiert war, war es noch von Interesse zu erfahren, ob die Entwicklung auch bei Knospen, die auf den späteren

1) K. Goebel, Exper. Morphol., pag. 21.

Blättern sich bilden, in gleicher Weise vor sich geht. Wie schon oben erwähnt, stellen sich hier der Untersuchung Schwierigkeiten entgegen. Vor allem ist das Auffinden der jüngsten Stadien an den eingerollten Wedeln meist eine Sache des glücklichen Zufalls. Es ist mir dennoch

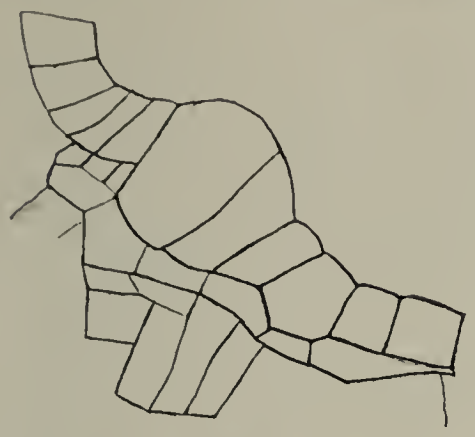


Fig. 10. Ceratopteris thalictroides. Junge Adventivknospe an einem Blatt einer älteren Pflanze.



Fig. 11. Ceratopteris thalictroides. Junge Adventivknospe an einem älteren Blatte.

gelungen, einige junge Stadien aufzufinden. Fig. 10 zeigt ein zweizelliges Stadium von der Seite gesehen. Bei Fig. 11 sind schon einige weitere Teilungen erfolgt und Fig. 12 zeigt eine Knospe von oben betrachtet. Ich glaube aus diesen Figuren erkennen zu können, daß auch hier die Teilung in ähnlicher Weise vor sich geht wie auf den Primärblättern. Auch hier teilt sich eine Zelle in zwei. Aus der einen geht später die Stammscheitelzelle hervor, aus der andern die Scheitelzelle, die zur Bildung des ersten Blattes führt.

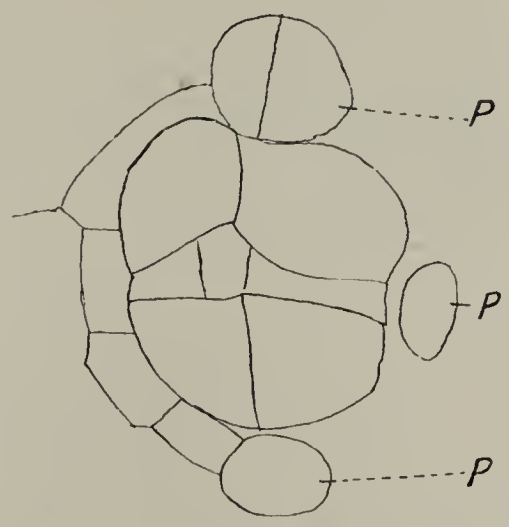


Fig. 12. Ceratopteris thalictroides. Adventivknospe auf einem älteren Blatt, von oben gesehen.

Polypodium aureum L.

Es ist Goebel gelungen auf Primärblättern von Polypodium aureum eigentümliche Auswüchse hervorzurufen, die in manchen Merkmalen an Prothallien, in andern an Blätter erinnern[1]). Goebel hatte die Freundlichkeit, mir dieselben zu weiteren Kulturen und zu Experimenten zu überlassen.

Es zeigte sich dabei zunächst, daß die Auswüchse imstande sind, sich zu verästeln, ganz ähnlich wie die analogen prothalloiden Bildungen von Alsophila van Geertii[1]). Fig. 13 zeigt einen solchen verzweigten

1) Dieselben sind abgebildet und beschrieben in Exper. morphol. Mitteil., pag. 122 und in Exper. Morphol., pag. 198.

2) Exper. morphol. Mitteil., pag. 124 und Exper. Morphol., pag. 200.

Auswuchs. Die mit *Bl* bezeichneten Lappen weisen die Merkmale von Blättern auf, während bei *St* eine dreischneidige Scheitelzelle die Anwesenheit einer Stammknospe erkennen läßt. Das sehr primitive Gefäßbündel reicht nur bis zur Mitte dieses Auswuchses.



Fig. 13. Polypodium aureum. Verzweigter prothalloider Auswuchs auf einem Primärblatt. *Bl* blattartige Auswüchse, *St* Stammscheitel, *H* Haare.

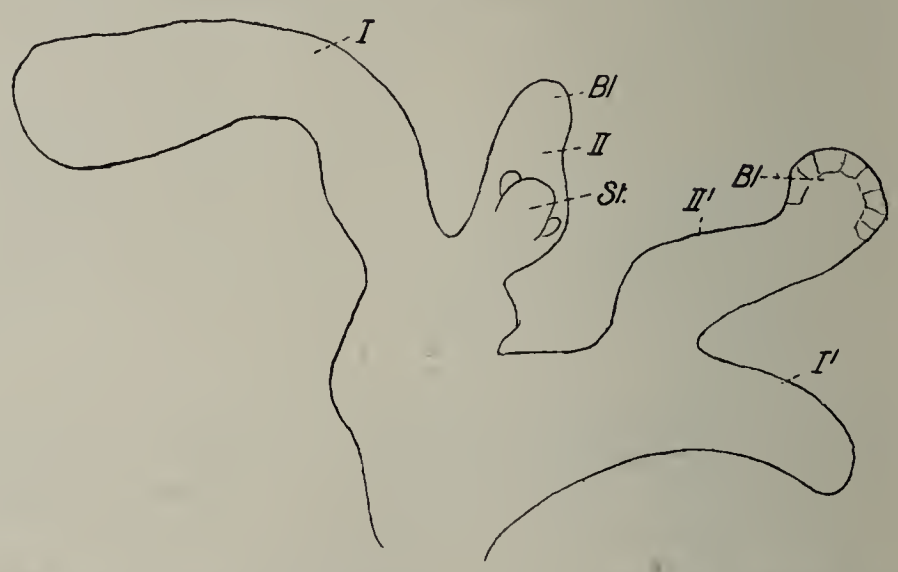


Fig. 14. Polypodium aureum. Unter schlechten Ernährungsverhältnissen (unter Wasser) gewachsener prothalloider Auswuchs. Die Verzweigungen *I* und I^1 sind an der Spitze abgestorben. *II* und II^1 sekundäre Verzweigungen mit an der Spitze *Bl* blattartigem Charakter, *St* junge Stammknospe.

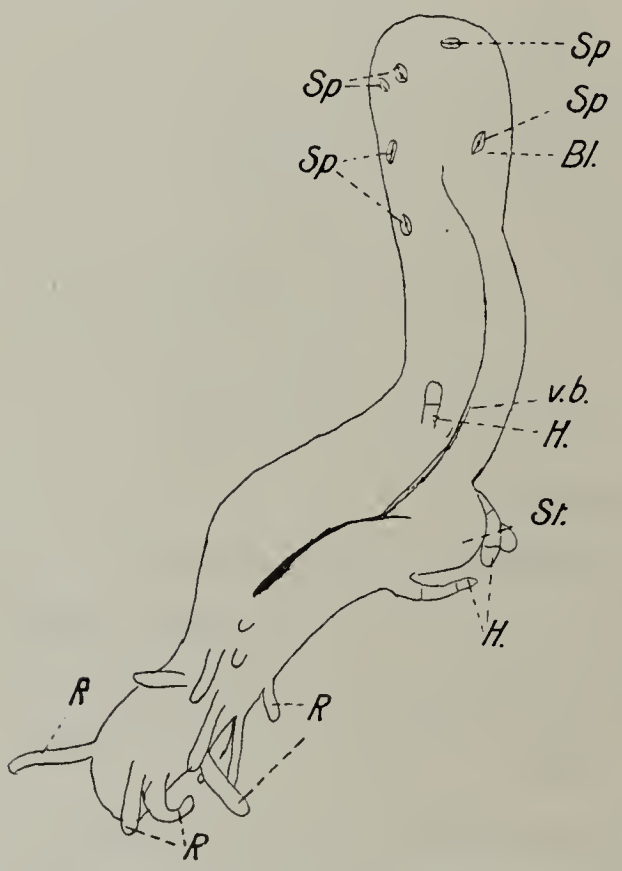


Fig. 15. Polypodium aureum. Prothalloider Auswuchs, unter Wasser kultiviert. *Bl* blattartige Spitze mit *Sp* Spaltöffnung, *St* Stammscheitel, *H* Haare, *R* Rhizoiden, *V. b.* Gefäßbündel.

Von großem Interesse war fernerhin das Verhalten eines solchen verzweigten Auswuchses, der unter schlechten Ernährungsverhältnissen (Kultur unter Wasser) gehalten wurde (Fig. 14). Dieser begann schon ziemlich früh mit der Verzweigung. Als dann die primären Lappen *I* und I^1 anfingen abzusterben, bildeten sich an ihnen wieder sekundäre Lappen *II* und II^1 aus, die in ihren Zellteilungen einen deutlichen Blattcharakter zeigten. An einem solchen Lappen *II* trat dann auch die Stammknospe *St* auf. Ein anderer unter Wasser gewachsener Auswuchs (Fig. 15) zeigte allerdings einen viel früher auftretenden Stammscheitel. Es waren bei dieser Pflanze, die vom Mutterblatt losgelöst war, auch Rhizoiden aufgetreten. Das

Leitbündel zeigt eine kleine Verästelung zum Stammscheitel hin. Am blattartigen Teil *B* habe ich die Spaltöffnungen eingezeichnet.

Polypodium lycopodioides L.

Auch auf den auf Torf kultivierten abgeschnittenen Primärblättern dieses Farnkrauts zeigten sich ähnliche prothalloide Bildungen wie bei Polypodium aureum. Die Fig. 16, 17 und 18 zeigen derartige Auswüchse. Bei Fig. 17 deuten die zahlreichen auf der Unterseite sich befindenden Spaltöffnungen auf ein Blatt hin, während Fig. 18 eine Mittelbildung darstellt. Der längliche Auswuchs, dessen Spitze im Absterben begriffen ist, ist prothalloid und einschichtig, während der untere Teil deutlich blattartigen Charakter zeigt. Leider ist es nicht gelungen, diese Auswüchse weiter zu ziehen und andere ausgelegte Blätter zeigten keine Neigung neue Sprossungen zu bilden.



Fig. 16. Polypodium lycopodioides. Prothalloider Auswuchs auf einem Primärblatt.

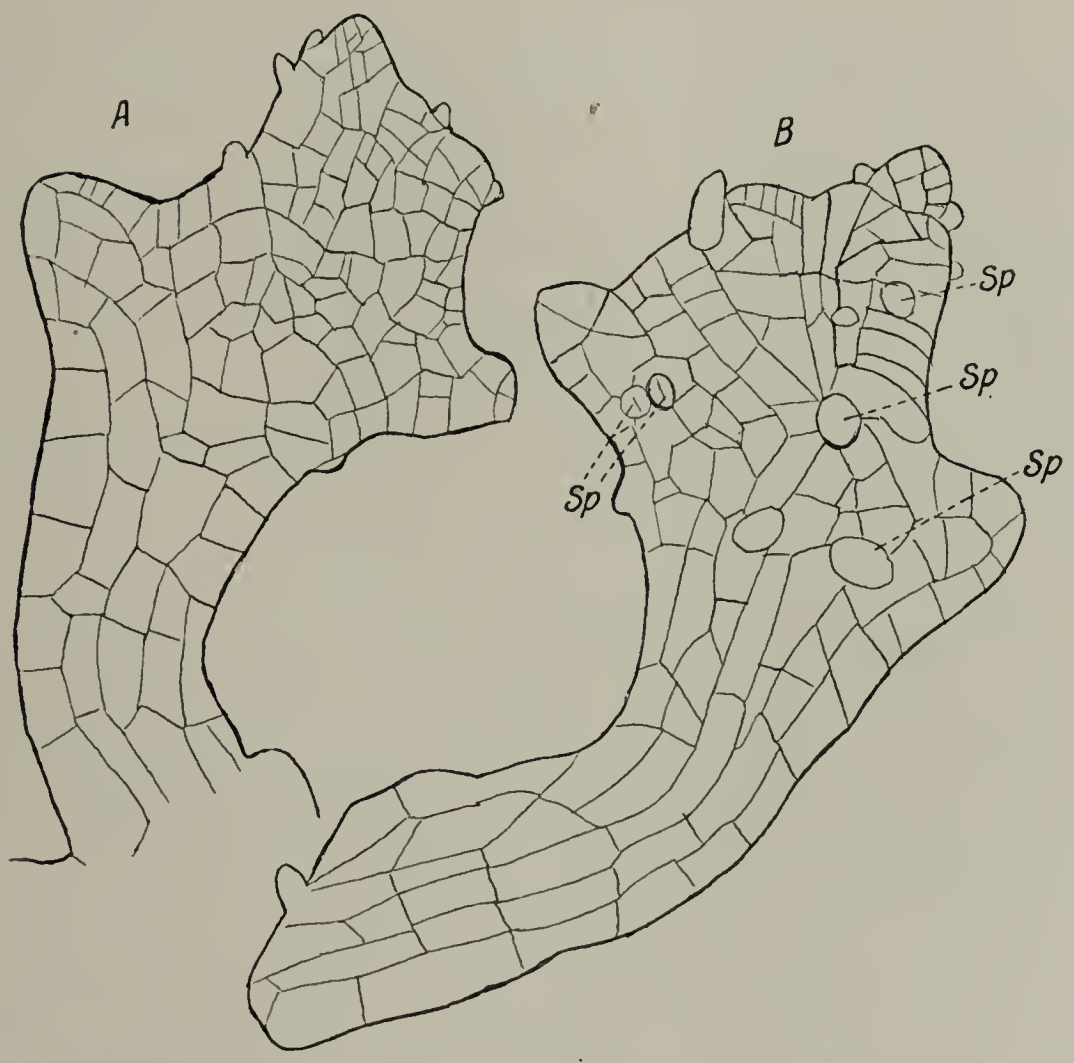


Fig. 17. Polypodium lycopodioides. Blattartiger Auswuchs auf einem Primärblatt. *A* von oben, *B* von unten, *Sp* Spaltöffnungen.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Die frühesten aufgefundenen Stadien der Adventivknospen von Ceratopteris thalictroides zeigten zwei größere Zellen.

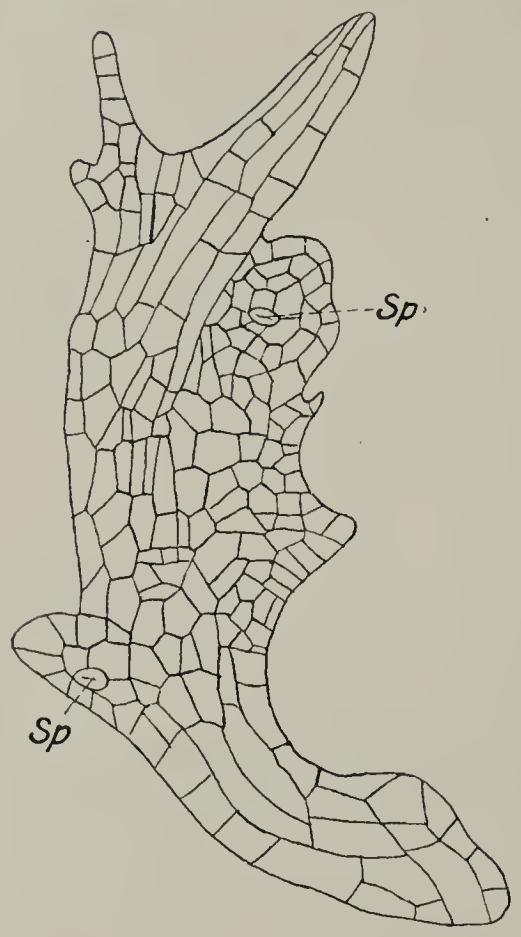


Fig. 18. Polypodium lycopodioides. Teils prothalloider, teils blattartiger Auswuchs auf einem Primärblatt.

2. Aus den späteren Teilungen dieser Zellen gehen eine zunächst unten abgestumpfte, später dreiseitig pyramidale Stammscheitelzelle und eine Blattscheitelzelle hervor.

3. Die Anlage des zweiten Blattes erfolgt in einem Segment der Stammscheitelzelle.

4. Die Entwicklung der Adventivknospen auf den folgenden Blättern scheint in ähnlicher Weise vor sich zu gehen.

5. Die Adventivknospen auf den Primärblättern von Ceratopteris thalictroides keimen normaler Weise nicht.

6. Es gelingt sie zum Austreiben zu bringen: a) an abgeschnittenen Blättern, b) an Pflanzen, deren Stammscheitel abgeschnitten wurde, c) an Blättern, deren Gefäßbündel durchschnitten wurde.

7. An abgeschnittenen, auf Torf kultivierten Adventivknospen entwickeln sich Blätter von einfachem Bau (Reduktion der Gefäßbündel, Fehlen des Mesenchyms, kleine Anzahl von Spaltöffnungen).

8. Die von Goebel erhaltenen prothalloiden Auswüchse auf den Primärblättern von Polypodium aureum zeigen die Neigung sich zu verästeln. Die Lappen zeigen meist blattartigen Charakter. Auf einem dieser Lappen tritt gewöhnlich die Stammscheitelzelle auf.

9. Bei schlechter Ernährung (Kultur unter Wasser) gelang es mir, in einem Falle die Bildung der Stammscheitelzelle zurückzuhalten.

10. Bei Polypodium lycopodioides ist es ebenfalls gelungen, auf den Primärblättern Mittelbildungen zwischen Prothallien und blattartigen Auswüchsen zu erzeugen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: 99

Autor(en)/Author(s): Bally Walter

Artikel/Article: Über Adventivknospen und verwandte Bildungen auf Primärblättern von Farnen. 301-310