Allgemeine Regenerationsprobleme.[1])

Von **K. Goebel.**

Mit 7 Abbildungen im Text.

Über Regenerationserscheinungen bei Pflanzen haben uns die letzten Jahrzehnte eine grofse Anzahl von Untersuchungen gebracht.[2]) Wenn man diese überblickt, so ergibt sich, dafs ihr Wert, abgesehen von der Fülle von Einzeltatsachen, welche dabei zutage traten, doch hauptsächlich darin liegt, dafs sie eine Anzahl allgemeinerer Probleme uns deutlicher zum Bewufstsein gebracht haben.

Wenn ich es auf Wunsch der Leitung dieses Kongresses versuche, kurz diese Probleme zu besprechen, die Tatsachen selbst aber nur insofern heranzuziehen, als sie für die Formulierung der Probleme von Bedeutung sind, so möchte ich zunächst daran erinnern, dafs das Gebiet, mit welchem wir uns dabei zu beschäftigen haben, obwohl es erst in jüngster Zeit intensiver bebaut wurde, doch offenbar die ältesten Anfänge einer experimentellen Morphologie in sich schliefst. Dafs ein abgeschnittenes Sprofsstück bei vielen Pflanzen zum Ausgangspunkt einer neuen Pflanze wird, ist sicher eine uralte Erfahrung, und ich möchte glauben, dafs auch die alte Fabel von der lernäischen Hydra, der für einen abgehauenen Kopf mehrere neue wachsen, nichts anderes ist, als eine poetische Ausschmückung der Regenerationserscheinungen, die man an vielen Baumstümpfen oder den Wurzeln von Taraxacum und anderen Pflanzen leicht beobachten kann und wohl auch im Altertum schon beobachtet hat.

Indes erlaubt die Zeit nicht, eine Geschichte des Gegenstandes zu geben und die Untersuchungen der älteren Botaniker, wie Malpighi, Duhamel du Monceau, Bonnet, Knight und anderer hier anzuführen. Vielmehr möchte ich sogleich zu den Problemen übergehen, die sich aus der Beobachtung der Regenerationserscheinungen ergeben und dabei zunächst anknüpfen an einen Satz, den Turpin im Jahre 1839[3]) ausgesprochen hat. Dieser Satz lautet, „dafs in allen Geweberegionen einer Pflanze das Leben gleichmäfsig

---

1) Vortrag gehalten auf dem internationalen Botanikerkongrefs in Wien (am 15. Juni 1905).

2) Vgl. die Literatur in Pfeffers Pflanzenphysiologie, II. Aufl., und Goebel, Über Regeneration im Pflanzenreiche. Biol. Centralbl. Bd. XXII.

3) Comptes rendus de l'academie des sciences, Paris 1839, pag. 439.

verteilt und in unzählige Einzelcentren konzentriert ist, aus denen durch Reizung die Entwicklung eines embryonalen, die Art erhaltenden Körpers hervorgehen kann.“ In die heutige Sprache übersetzt, würde das lauten: Alle Zellen einer Pflanze sind äquipotentiell, jede kann unter bestimmten Umständen zu einer ganzen Pflanze heranwachsen.

Dieser Turpin'sche Satz tritt zwar äufserlich als Zusammenfassung von Beobachtungstatsachen auf, in Wirklichkeit aber ist er eine auf einer schmalen Basis von Erfahrungen aufgebaute Verallgemeinerung und schliefst — obwohl auch spätere Autoren zu denselben Anschauungen gelangt sind — eine Reihe von noch keineswegs gelösten Problemen ein. Es ergeben sich aus ihm die folgenden Fragen: Sind wirklich alle Zellen eines Pflanzenkörpers gleichmäfsig regenerationsfähig, und was ist der Reiz („excitation“), der sie zur Regeneration veranlafst? An diese schliefsen sich dann zwei weitere, zwar nicht Turpin, teilweise aber anderen älteren Beobachtern zum Bewufstsein gekommene Probleme: die Frage nach der Qualität der bei der Regeneration erscheinenden Neubildungen und die nach ihrer Anordnung, speziell nach den Ursachen der so häufig zu beobachtenden polaren Verteilung.

§ 1. Aquipotentialität und Regenerationsfähigkeit der Zellen.

Dafs die Entscheidung darüber, ob alle protoplasmahaltigen Zellen eines Pflanzenkörpers gleich regenerationsfähig sind oder nicht, für unsere Gesamtauffassung der Entwicklung von grofser Bedeutung ist, braucht kaum hervorgehoben zu werden; denn anders ausgedrückt lautet die Frage: Wie geht eigentlich die Entwicklung von der Eizelle oder Spore aus vor sich? Sind die durch Teilung entstandenen Zellen untereinander ursprünglich gleichartig, deshalb ebenso wie die Keimzelle imstande, den ganzen Organismus hervorzubringen, und nur durch ihre Beziehungen zu anderen Zellen und zur Aufsenwelt in bestimmter Richtung, aber nicht dauernd induziert resp. modifiziert, oder werden die einzelnen Zellen im Laufe der Entwicklung ungleichartig und erhalten von vornherein einen besonderen Stempel aufgeprägt, der sie ein für allemal voneinander verschieden erscheinen läfst? Das Resultat der bisher vorliegenden Beobachtungen läfst sich wohl dahin zusammenfassen, dafs die Regenerationsfähigkeit der Zellen eine um so gröfsere ist, je weniger scharf die Arbeitsteilung zwischen den einzelnen Zellenformen durchgeführt ist. Der Turpin'sche Satz gilt also z. B. für die Moose in weiterer Ausdehnung als für die höheren Pflanzen, und auch bei den Moosen nicht für diejenigen Zellen, die

am meisten von den anderen abweichen, wie z. B. die Rhizoiden und Schleimpapillen der Lebermoose, Zellen, welche, obwohl sie Protoplasma enthalten, soweit wir wissen ihre Teilungsfähigkeit und damit auch die Regenerationsfähigkeit eingebüfst haben, was in der neueren Literatur, welche vielfach alle Zellen eines Lebermoosthallus für regenerationsfähig erklärt, vielfach nicht beachtet worden ist. Aber es liegen Anhalspunkte dafür vor, dafs es sich dabei nur um eine im Verlauf der Entwicklung eingetretene Umänderung der Zellen- resp. Protoplasmaeigenschaften handelt. Denn es ist kaum zu bezweifeln, dafs eine sehr jugendliche Rhizoidzelle oder Schleimpapille zur Regeneration veranlafst werden könnte. Wenigstens hat Giesenhagen[1]) für Chara gezeigt, dafs man die jungen Rhizoiden zu Sprossen (Zweigvorkeimen) umbilden kann, und so dürfte es sich auch für die Lebermoosrhizoiden nur darum handeln, auf welchem, früheren oder späteren, Entwicklungsstadium der Verlust der Regenerationsfähigkeit eintritt, zumal z. B. die Rhizoiden einer Anzahl von mir untersuchter Gottschea-Arten schon normal zu ziemlich umfangreichen Zellkörpern werden. Wir können also sagen, dafs auch bei Pflanzen, bei denen im Zusammenhang mit der weniger scharfen Arbeitsteilung zwischen den einzelnen Zellen die Mehrzahl der letzteren die Regenerationsfähigkeit beibehalten hat, doch einzelne zu bestimmten Leistungen angepafste sich finden, welche die Regenerationsfähigkeit verlieren. Dieser Verlust tritt um so früher ein, je mehr die Zelle resp. der Zellkomplex von den anderen abweicht.

Es knüpft sich daran naturgemäfs die weitere Frage, worauf der Verlust der Regenerationsfähigkeit beruht, welche inneren Veränderungen in der Zelle diesen also bedingen. Für die Beantwortung dieser Frage liegen bis jetzt keine Anhaltspunkte vor. Wir können es einer Zelle nicht direkt ansehen, ob sie regenerationsfähig ist oder nicht. Denn wenn wir z. B. sagen würden, sie ist um so regenerationsfähiger, je mehr sie ihren embryonalen Charakter behalten hat, so ist dies keine Erklärung, sondern nur eine Umschreibung der Tatsache, dafs allerdings Gewebe, welches wir als embryonal bezeichnen, d. h. welches besteht aus Zellen, die sich durch ihre Teilungsfähigkeit und ihren reichen Plasmagehalt auszeichnen, besonders regenerationsfähig sind, und dafs auch Zellen, welche in den Dauerzustand übergegangen sind, bei der Regeneration erst wieder embryonal werden müssen. Aber dieses Embryonalwerden ist eben nichts anderes als der Beginn der Regene-

1) Giesenhagen, Untersuchungen über die Characeen, 1. Heft. Marburg 1902. Tafelerklärung zu Taf. II, Fig. 6.

ration selbst, also eine Folge des die Regeneration bedingenden Reizes, nicht seine Ursache, wie dies namentlich aus Nolls[1]) Untersuchungen an Siphoneen mit besonderer Deutlichkeit hervorgeht. Die Tatsache, dafs embryonales Gewebe durch die ganz besonders rasch eintretende Fähigkeit, verloren gegangene Teile zu ergänzen, ausgezeichnet ist, ist allerdings von fundamentaler Bedeutung. Es ist dies aber eine Erscheinung, die keineswegs auf Organismen beschränkt ist, sie kehrt auch bei Kristallen wieder, und die Einwendungen, welche man gegen einen Vergleich der Kristallregeneration mit der bei Organismen eintretenden vorgebracht hat, sind nach den Untersuchungen von Przibram[2]) wohl nicht mehr haltbar. Diese Eigenschaft des embryonalen Gewebes, verlorene Teile ergänzen zu können, ist um so mehr hervorzuheben, als hierin die pflanzlichen Regenerationserscheinungen mit den tierischen übereinstimmen.

Bei Tieren trittt ungemein deutlich hervor, dafs wenigstens in der Mehrzahl der Fälle die Regeneration darin besteht, dafs das Verlorene wiederhergestellt (repariert [Wittrock] oder restituiert [Küster]) wird. Eine Eidechse, welche den Schwanz verlor, erhält einen neuen Schwanz, ein Salamander, dem ein Bein abgeschnitten wird, bildet diese Extremität wieder. Derartige Erscheinungen sind bei Pflanzen viel weniger häufig. Allgemein gültig ist hier, soweit die noch nicht sehr ausgedehnten Untersuchungen ein Urteil gestatten, die Regenerationsfähigkeit in der Form der Restitution für embryonales Gewebe; jedermann kennt die von Ciesieski zuerst entdeckte, von Prantl, Lopriore und neuerdings von Simon und Nemeč näher untersuchte Regenerationsfähigkeit der Wurzelspitze, der sich analoge Tatsachen von Sprossen und Blättern anschliefsen lassen. Es sei zur Demonstration hier ein längsgespaltenes Blatt von Polypodium Heracleum demonstriert (Fig. 1), welches seitliche Regeneration der beiden Spaltstücke zeigt. Bei nicht embryonalem Gewebe aber treten direkte Ersatzbildungen bei Pflanzen offenbar nur unter besonderen Umständen ein. Auch die von Hildebrand zuerst gefundene, später von Winkler und mir näher untersuchte Regeneration der Blattspreiten an den Primärblättern von Cyclamen ist meiner Ansicht nach keine

---

1) Noll, Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biolog. Centralbl. 1903.

2) Przibram, Formregulationen verletzter Kristalle (Zeitschr. für Kristallographie Bd. XXXIX 1904). Es wird hier namentlich gezeigt, dafs die Kristalle ihre Form nach Verletzung herzustellen vermögen, auch dann, wenn keine absolute Massenzunahme des Kristalls erfolgen kann.

Restitution. Es wird nicht an dem abgeschnittenen Stummel eine Neubildung einer Blattspreite eingeleitet, sondern diese findet seitlich statt an den Stellen des Blattstiels, an welchem normal die Spreitenbildung gehemmt ist, die aber bei diesen Primärblättern (nicht aber bei denen älterer Pflanzen) noch entwicklungsfähig, wir wollen, um



Fig. 1. Polypodium Heracleum, welches an der Spitze längs gespalten worden war. Beide Blatthälften haben eine neue Hälfte gebildet. Stark verkleinert.

einen kurzen Ausdruck zu haben, sagen: relativ embryonal geblieben ist. Der Pflanzenkörper aber unterscheidet sich ja eben dadurch wesentlich vom Tierkörper (wenigstens wenn wir beiderseits verhältnismäfsig hoch gegliederte Formen ins Auge fassen), dafs er meist sehr

zahlreiche Stellen besitzt, welche embryonalen Charakter behalten haben: es sind dies einerseits die Vegetationspunkte, andererseits Stellen, die wir nicht als Vegetationspunkte bezeichnen können, die aber weniger differenziert sind als andere, ich möchte sie als embryonale Stellen zweiter und dritter Ordnung bezeichnen; es wird bei Besprechung der Blattregeneration darauf zurückzukommen sein. Hier ist nochmals hervorzuheben, dafs diese embryonal gebliebenen Stellen es sind, welche bei Verletzungen am raschesten durch Neubildungen reagieren, und dafs darauf auch der Unterschied zwischen pflanzlicher und tierischer Regeneration in erster Linie zurückzuführen ist. Ja es erscheint wahrscheinlich, dafs vielfach das Vorhandensein des embryonalen Gewebes nicht nur das Auftreten von Neubildungen an anderen Stellen verhindert, sondern auch die Dauerzellen in einen Zustand versetzt hat, welcher sie zu Neubildungen unfähig macht. Embryonale und Dauerzellen unterscheiden sich nicht nur durch den relativen Reichtum an Protoplasma; das embryonale Gewebe der Vegetationspunkte des Cambiums usw. lebt (wie Noll sich mit Recht ausdrückt) gewissermafsen als Schmarotzer auf Kosten des Dauergewebes und entzieht diesem Stoffe, welche den Verlust der Entwicklungsfähigkeit, sei es zeitweilig, sei es für immer, zur Folge haben, ganz abgesehen von anderen Begleiterscheinungen, welche sich beim Übergang von dem embryonalen in den Dauerzustand einstellen. Ein zutreffendes Bild dafür gewährt das Verhalten der Farnprothallien: ihr Wachstum geht in den Dauerzustand über, sobald sich ein Embryo gebildet hat, dem die Baustoffe zuströmen, und während sonst bei Beseitigung des Vegetationspunktes eines Prothalliums Adventivprothallien an ihm auftreten, erfolgt dies nicht an Prothallien, welche Embryonen zu ernähren haben. Diese unterdrücken — wenigstens in den meisten Fällen — nicht nur das Meristem, sondern auch die Regenerationsfähigkeit des Prothalliums. Ebenso sehen wir, dafs bei Pfropfungen, wenn das Edelreis anwächst, die Wurzelbildung an ihm unterdrückt wird, weil der Zusammenhang mit dem Wurzelsystem der Unterlage hergestellt ist, während eine Unterbrechung dieses Zusammenhangs, z. B. durch Ringelung eines auf Peireskia gepfropften Epiphyllums, die Wurzelbildung hervorruft.[1])

1) Der Versuch wurde auch in der Weise ausgeführt, dafs der Peireskiasprofs an der Basis abgeschnitten und in trockenen Sand gestellt wurde. Das Edelreis (Epiphyllum) bildete dann Wurzeln, welche an einem danebenstehenden unverletzten, denselben äufseren Bedingungen ausgesetzten Exemplar nicht auftraten. Der Ringelungsversuch gelingt nicht immer.

Diese Tatsachen leiten ohne weiteres über zu der Frage nach den

§ 2. Reizen, welche die Regeneration hervorrufen.

Wenn wir ein Stück einer Pflanze, z. B. ein Blatt, von ihr entfernen und daran Neubildungen auftreten sehen, so können wir als den Reiz, welcher die Neubildungen hervorruft, zweierlei in Betracht ziehen: einmal die Verwundung als solche und dann die Unterbrechung des Zusammenhangs mit anderen Organen.[1])

Dafs Verwundung Veranlassung zu Neubildungen geben kann, zeigen ja die Erscheinungen der Vernarbung (im weitesten Sinne). Dafs aber bei der Regeneration nicht — wie man teilweise angenommen hat — die Verwundung als solche in erster Linie in Betracht kommt, sondern die Aufhebung des Zusammenhangs mit anderen Organen, liefs sich für eine Anzahl von Fällen deutlich feststellen. Die Regenerationserscheinungen sind mit anderen Worten bedingt durch Korrelationen.

So treten bekanntlich an abgetrennten Blättern von Begonia und Utricularia wie bei denen vieler anderer Pflanzen Adventivsprosse an bestimmten Stellen auf. Aber es ist nicht notwendig, die Blätter von der Sprofsachse zu trennen. Vielmehr liefs sich zeigen, dafs bei Begonia Rex und Utricularia Adventivsprosse auf den Blättern auch ohne dafs jene abgetrennt werden dann auftreten, wenn sämtliche Sprofsvegetationspunkte entfernt werden[2]); die Entfernung oder auch die Inaktivierung der Sprofsvegetationspunkte bedingt also das Auftreten der Adventivsprosse. Ohne Zweifel liefse sich dasselbe Resultat, wie Klebs[3]) hervorhebt, auf anderem Wege erzielen. Denn die Entfernung der Sprofsvegetationspunkte bedingt nach meiner Auffassung, dafs diese nicht mehr als Verbrauchsstätten für Baustoffe in Betracht kommen, in den Blättern also eine sonst nicht eintretende Nährstoffanhäufung eintritt. Eine solche kann wahrscheinlich auch auf andere Weise herbeigeführt und damit auch ohne Entfernung der Sprofsvegetationspunkte die Bildung von Adventivsprossen auf fest-

---

1) Vgl. Goebel, Weitere Studien über Regeneration. Flora, Bd. XCII (1903) pag. 133.

2) Goebel, Weitere Studien über Regeneration. Flora, Bd. XCII (Jahrg. 1903 pag. 132), und Über Regeneration bei Utricularia, ibid., Bd. XCIII (1904) pag. 98.

3) Klebs, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen, Jena 1903, und Biolog. Centralbl. 1904 pag. 611.

sitzenden Blättern von Begonia und Utricularia veranlafst werden wie wir ja bei einigen Arten dieser Gattungen ein spontanes Auftreten solcher Sprossen kennen. Für gewöhnlich aber unterbleibt die Bildung der Adventivsprosse eben wegen des Vorhandenseins der normalen Vegetationspunkte; die Fähigkeit, Adventivsprossen zu bilden, bleibt dann ebenso latent und wird korrelativ gehemmt, wie bei den Cyklamenprimärblättern die Fähigkeit am Stiel spreitenförmige Auswüchse zu bilden durch das Vorhandensein der normalen Blattspreite gehemmt wird. Solche korrelalive Hemmungen aber können durch andere Einwirkungen aufgehoben werden. Dieselbe Erscheinung wiederholt sich ja auch sonst: wir wissen, dafs bei den einen Pflanzen Adventivsprosse auf Wurzeln oder Hypokotylen spontan, bei anderen nur an solchen, deren Sprofsachse entfernt wurde, auftreten. Sehr wahrscheinlich sind in beiden Fällen die Bedingungen, welche die Sprofsbildung hervorrufen, dieselben. Die Untersuchung bei künstlich herbeigeführter Regeneration aber, welche uns gestattet, die Bedingungen willkürlich zu variieren, wird uns am ehesten Aussicht bieten, die Umstände, welche für das Auftreten der betreffenden Neubildungen mafsgebend sind, näher kennen zu lernen und daraus Schlüsse auch auf die Bedingungen der „normalen“ Organbildung ziehen zu können.

Freilich ist es dabei meist nicht leicht, die einzelnen Faktoren auseinanderzuhalten, zumal die, welche die erste Anlegung bedingen, offenbar oft verschieden sind von denen, die eine Weiterentwicklung der Anlage hervorrufen. Die letztere kann bei den Blattknospen von Cardamine pratensis, den Wurzelanlagen an den Weidenzweigen u. a. schon durch reichliche Wasserzufuhr ausgelöst werden; aber dabei handelt es sich doch im wesentlichen um eine Weiterentwicklung bestehender Anlagen, die als solche in gröfserer oder geringerer Ausbildung schon gegeben sind. Auch neue Wurzelanlagen werden dabei entstehen, weil derartige Pflanzen sozusagen von vornherein darauf eingestellt sind; bei anderen Blättern und Sprossen genügt die Wasserzufuhr nicht, weil die inneren Bedingnngen für die Anlage adventiver Bedingungen nicht gegeben sind. So erzeugen manche Selaginellen, wie S. grandis, S. pulcherrima, an ihren überirdischen Sprossen keine Wurzelträger, während dies z. B. bei S. Martensii der Fall ist. Man könnte annehmen, dafs dies darauf beruhe, dafs es den über den beiden sich erhebenden Sprossen der erstgenannten Arten an der nötigen Feuchtigkeit fehle. Allein selbst bei Kultur in einem beständig warm und feucht gehaltenen Raum bildeten die Sprosse von S. pulcherrima keine Wurzelträger; dafs sie aber nicht etwa die Fähigkeit

dazu verloren haben, zeigt die Tatsache, dafs die Wurzelträger an den fortwachsenden Enden abeschnittener und feucht gehaltener Sprosse in grofser Zahl hervortreten. Unter denselben äufseren Bedingungen reagiert also der Sprofs verschieden, je nachdem er mit dem Wurzelsystem in Verbindung ist oder nicht.[1])

Welche Vorgänge diese korrelative Hemmung bedingen, wird sich bei eingehender Untersuchung gewifs feststellen lassen. Ein Beispiel, das allerdings keineswegs als hinreichend festgestellt betrachtet werden kann, möge hier angeführt werden.

Frühere Untersucher, z. B. Wakker und de Vries, hatten angegeben, dafs die Blätter von Bryophyllum calycinum das Vermögen, Wurzeln zu bliden, wenn man sie als Stecklinge benutzt, ganz und gar eingebüfst haben. Auch mir gelang es (im Gegensatz zu den Erfahrungen bei Br. crenatum) lange nicht, abgeschnittene Bryophyllumblätter zur Bewurzelung zu bringen, auch dann nicht, wenn diesen Blättern die in den Blattkerben des Randes befindlichen Sprofsvegetationspunkte (an denen sich aufserordentlich frühzeitig Wurzeln bilden) genommen wurden. Sehr leicht trat aber — oft schon nach kurzer Zeit — an abgeschnittenen Blättern Wurzelbildung ein, wenn sie nicht in feuchte Erde, sondern in mit Nährlösung getränkten Sand gesteckt wurden. Nun kann man hier ja an verschiedene Reize denken, welche die Wurzelbildung „auslösen“, osmotische oder chemische. Aber am nächsten liegt doch offenbar die Annahme, dafs die Wurzelbildung an den abgeschnittenen Blättern deshalb ausbleibt, weil bestimmte Aschenbestandteile, welche zur Wurzelbildung notwendig sind, fehlen und auch mit der Erde nicht in hinreichender Menge aufgenommen werden können. In den Sprofsanlagen des Blattrandes aber sind diese Aschenbestandteile offenbar vorhanden. Die Wurzeln können sich nämlich an ihnen auch in destilliertem Wasser oder in feuchter Luft entwickeln. Wenn man noch mit Sprofsanlagen versehene Blätter in mit Nährstofflösung getränkten Sand steckt, so unterbleibt gewöhnlich (aber nicht immer) die Wurzelbildung am Blattstiel. Die durch diesen aufgenommenen Aschenbestandteile werden den austreibenden Knospen und Wurzeln des Blattrandes zugeführt und die Neubildung an der Basis unterbleibt. Wir können nun weiter annehmen, dafs dies schon bei der Entwicklung des Blattes der Fall war, dafs schon hierbei bestimmte Aschenbestandteile in den Vegetationspunkten der Blattränder sich anhäuften und dadurch die Wurzelbildung am Blatt-

1) Vgl. die unterdessen in dieser Zeitschrift veröffentlichte Untersuchung des Verf., namentlich auch die Anmerkung 2 auf pag. 202.

stiel unterdrückt würde. Eine solche Annahme läfst sich exakt prüfen, und wenn sie sich bestätigen sollte, so würde sie Licht werfen auf das Zustandekommen der Korrelation, wenigstens eines bestimmten Falles derselben, denn selbstverständlich braucht nicht überall die gegenseitige Abhängigkeit zweier Organe voneinander auf denselben Ursachen zu beruhen. Gerade das Studium der Regenerationserscheinungen aber scheint mir ein besonders wertvolles Material für die Erlangung eines besseren Verständnisses der Korrelationen zu bieten.

Um Korrelationen scheint es sich auch zu handeln bei den von Werner Magnus untersuchten, bis jetzt aber nur ganz kurz beschriebenen Regenerationserscheinungen bei Hutpilzen.[1]) Er fand, dafs eine reparative Tätigkeit an verletzten Fruchtkörpern von Agaricus durch die infolge der Verwundung eingeleitete Neubildung von Fruchtkörpern korrelativ gehemmt wird, was ganz mit den früher dargelegten Anschauungen übereinstimmt, denn mit anderen Worten heifst das, dafs durch die Verwundung hervorgerufenes embryonales Gewebe die Restitution hemmt; diese tritt in ausgedehnterem Mafse nur ein, wenn erstere ausgeschlossen ist. Eine Beziehung, welche natürlich nicht bei allen Pflanzen in derselben Weise vorhanden zu sein, namentlich aber nicht umgekehrt zu gelten braucht. Wenn, wie Simon fand, bei den Wurzeln eine in nächster Nähe der entfernten Wurzelspitze künstlich hervorgerufene Nebenwurzelbildung keine Hemmung auf den Verlauf der Regeneration ausübe, so zeigt dies eben nur, dafs die Regenerationsfähigkeit des embryonalen Gewebes der Hauptwurzel auch unter diesen Umständen intakt geblieben war; sie ist aber sicher ihrerseits auch beeinflufsbar.

Von besonderem Interesse ist die Angabe, dafs bei Hutpilzen unter den oben erwähnten Umständen auch Hymenium regeneriert werden kann, aber nur im Anschlufs an schon vorhandenes. Diese Angabe deutet darauf hin, dafs die Art der Neubildung bestimmt wird durch die Beschaffenheit des Orts, an dem sie erfolgt, ähnlich wie unterhalb eines Rhizoids von Marchantia sich ein neues oder unterhalb einer Brutknospe von Eriopus[2]) eine andere bildet; im Grunde liegt dabei derselbe Vorgang, wie wir ihn bei der Polarität zu besprechen haben werden, vor.

Diese Beobachtung leite nun über zu der Frage, wodurch überhaupt die Qualität der bei der Regeneration auftretenden Neubildungen bestimmt wird. Ehe indes darauf eingegangen wird, sei

1) W. Magnus, Experimentell-morphologische Untersuchungen. Ber. der deutschen botan. Gesellsch. Jahrg. 1903.

2) Goebel, Organographie pag. 361.

nur noch hervorgehoben, dafs die korrelativ bedingten Regenerationserscheinungen nicht nur durch die Entfernung, sondern auch schon durch die Inaktivierung eines Organs hervorgerufen werden können. Die Eingipsung der Spreite eines Primärblattes von Cyklamen genügt, wie Winkler zeigte, um die sekundäre Spreitenbildung hervorzurufen; man könnte dasselbe auch wohl erreichen, wenn man die Blattspreite in eine sauerstofffreie Atmosphäre bringen würde. Bei Circaea genügt dauernde Verfinsterung des orthotropen Hauptsprosses, um einen der plagiotropen Seitensprosse zur Aufrichtung zu veranlassen; bei Fichten läfst sich der Gipfeltrieb so einknicken, dafs er nicht abgelöst wird und in seinem wachsenden Teile später eine geotropische Aufwärtskrümmung ausführt. Trotzdem er also nicht vom Stamm getrennt ist, sondern nur seine Verbindung mit diesem gestört ist, richtet sich einer der unter dem Gipfeltrieb stehenden Seitensprosse auf und stellt sich in die Verlängerung der Hauptachse. Es wird eine weitere Aufgabe der Untersuchungen über Regeneration sein, diesen Begriff der Inaktivierung genauer zu präzisieren und den Betrag derselben festzustellen, welcher notwendig ist, um eine Ersatzreaktion einzuleiten.

§ 3. Die Qualität der Neubildung

hängt ab von dem Zustand, in welchem sich der ein Regenerat erzeugende Pflanzenteil befindet. Dieser Satz, den ich früher für die Regenerationserscheinungen bei Metzgeria zu erweisen gesucht habe,[1]) sei zunächst für eine Samenpflanze, Achimenes, erläutert (Fig. 2). Blattstecklinge, welche am Anfang der Vegetationsperiode gemacht werden, bilden beblätterte Adventivsprosse, welche nach einiger Zeit zur Blütenbildung schreiten. Viel früher tun dies in vielen Fällen Adventivsprosse, welche Blättern von blühenden Pflanzen entnommen sind[2]); nimmt man aber Blätter von Pflanzen, die am Ende ihrer Vegetationsperiode stehen, so bilden sich, wie ich im Herbst des vorigen Jahres beobachtete, die Adventivsprosse zu den für die Pflanze eigentümlichen Zwiebelsprossen aus, welche der Überwinterung dienen, wobei es nicht an Übergangsformen zu den Laubsprossen fehlt. Theoretisch ist es gewifs möglich, die Laubblätter so zu beeinflussen, dafs sie je nach dem Wunsche des Experimentators zu beliebigen Zeiten bestimmte Regenerate ergeben. Metzgeria bietet dafür ein

1) Goebel, Rückschlagsbildungen und Sprossung bei Metzgeria. Flora, Bd. LXXXV pag. 69 f. 1898, und Biol. Centralblatt Bd. XXII.

2) Vgl. die Abbildung Fig. 19 in „Organographie“.

lehrreiches Beispiel. An kräftigen Pflanzen entstehen Adventivsprosse, welche bald die für einen ausgebildeten Metzgeriathallus charakteristischen Eigentümlichkeiten erreichen, namentlich eine Mittelrippe und Schleimpapillen ausbilden. Unter ungünstigeren Ernährungsverhältnissen entwickelte Metzgeriapflänzchen dagegen bringen viel einfacher gestaltete Adventivsprosse hervor; schliefslich kann ihre Gestalt auf die heruntersinken, welche die Metzgeria-Keimpflanze hat, d. h. auf die einer einfachen Zellreihe, welche noch nicht einmal eine zweischneidige Scheitelzelle besitzt. Hier tritt die auch sonst nachgewiesene Möglichkeit einer künstlichen Hervorrufung der Jugendform deutlich hervor; diese bildet sich dann, wenn eine Hemmung in der Entwicklung der Pflanze durch ungünstige Ernährung eingetreten ist.

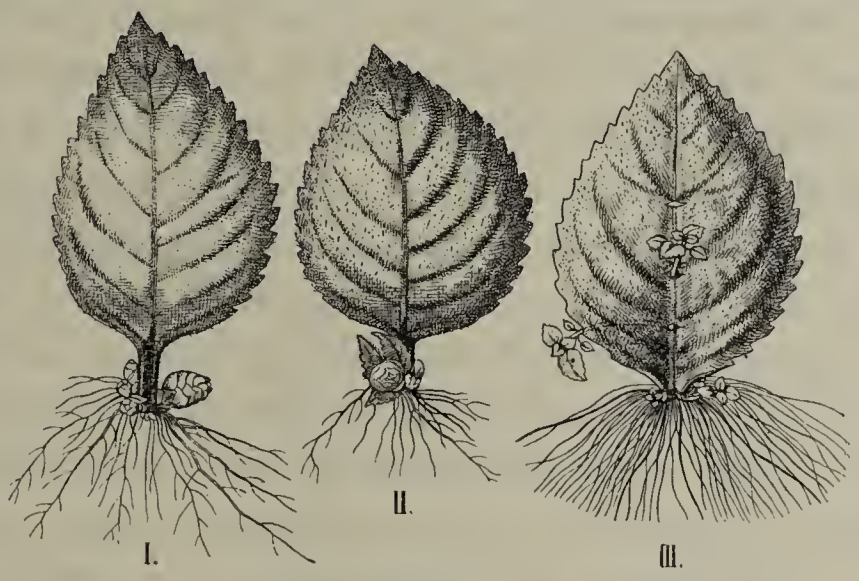


Fig. 2. Blätter von Achimenes (Gartenhybride) als Blattstecklinge benützt (auf $^1/_2$ verkleinert). I und II am Ende der Vegetationsperiode ausgelegt. I hat eine Anzahl von „Zwiebelsprossen“ gebildet, II links einen Adventivsprofs, der nach Bildung von drei Laubblättern zur Zwiebelbildung überging, daneben einige kleinere Zwiebelsprosse. III Blatt am Anfang der Vegetationsperiode ausgelegt; es bilden sich als Adventivsprosse einige Laubsprosse, teils an der Basis, teils infolge der Durchschneidung der Blattrippen auch auf der Blattspreite und zwar sowohl auf der Ober- als der Unterseite.

Ganz analoge Erscheinungen zeigt vielfach die Blattbildung an Adventivsprossen. Es sei gestattet, an ein 1883[1]) von mir benutztes Beispiel anzuknüpfen, das besonders instruktiv ist. An den Sprossen, welche auf abgeschnittenen Wurzelstücken von Ailantus glandulosa entstehen (aus dem Cambium resp. Callus) ist die Blattentwicklung eine ähnliche wie bei den Keimpflanzen; zuerst bilden sich bleiche, ungegliederte Schuppen, die nach oben allmählich in das reicher gegliederte Blatt übergehen, und ebenso ist es bei vielen anderen

1) Goebel, Vergleichende Entwicklungsgesch. der Pflanzenorgane. Schenks Handbuch Bd. II pag. 261.

Adventivsprossen.[1]) Später haben Jackson und C. Decandolle dieselbe Erscheinung hervorgehoben und an einer Anzahl von Beispielen erläutert; die Adventivsprosse wiederholen zuweilen, z. B. bei Sassafras officinalis, die Blattformen der Keimpflanzen so vollständig, dafs es schwer ist, die beiden voneinander zu unterscheiden. Wenn Jackson meint, die von Ailantus bilden insofern eine Ausnahme, als bei ihnen die ersten Blätter sogar einfacher gestaltet seien als die der Keimpflanzen (welche zunächst dreizählige Primärblätter hervorbringen), so ist dabei nicht Rücksicht genommen auf die Kotyledonen. Es scheint mir von besonderem Interesse, dafs die Adventivsprosse auch Blätter hervorbringen können, die auf die einfache Gestaltung der Kotyledonen herabsinken, denen man ja neuerdings wieder einmal die Blattnatur hat absprechen wollen. Dafs diese Primärblätter sowohl bei Keimpflanzen als bei Adventivsprossen Hemmungsbildungen darstellen, kann keinem Zweifel unterliegen; gerade die Adventivsprosse aber bieten Aussicht zu ermitteln, worauf die Hemmung beruht, zumal bei ihnen die Hemmung bald eine mehr, bald eine minder starke ist. Adventivsprosse von Fraxinus americana z. B. haben bald einfache Primärblätter wie die Keimpflanzen, bald dreizählige oder fünfzählige. Es ist sicher möglich zu entscheiden, ob dies abhängt von der Qualität oder Quantität der in dem Baumstumpf vorhandenen Baumaterialien oder von anderen Faktoren, und dadurch auch eine Einsicht in die Ursachen der Blattbildung bei Keimpflanzen zu gewinnen. Es sei gestattet, diesen schon vor Jahren hervorgehobenen Gesichtspunkt zu betonen, weil er bei den späteren Erörterungen des Problems keine Berücksichtigung gefunden hat; bei Jackson z. B. sind an seine Stelle der Zeitrichtung gemäfs phylogenetische Spekulationen getreten. Wenn neuerdings H. Winkler[2]) für Passiflora coerulea gefunden hat, dafs die Adventivsprosse, welche an Primärblättern entstehen, später zur Bildung von Folgeblättern schreiten als die an letzterem entstandenen Adventivsprosse, so scheint mir diese interessante Tatsache mit dem oben für Metzgeria Angeführten übereinzustimmen, doch dürfte es weniger auf den Ort des Blattes an der Mutterpflanze

---

1) R. T. Jackson, Localized stages in development in plants and animals. Memoirs of the Boston society of natural history, 1899, Vol. V pag. 4. Die Literatur scheint Jackson ganz unbekannt geblieben zu sein. C. Decandolle, Questions de morphologie et de biologie végétales. Archives des Sciences physiques et naturelles. Quatr. Periode 1, XII. 1903.

2) Über regenerative Sprofsbildung an den Ranken, Blättern und Internodien von Passiflora coerulea. Ber. d. D. bot. Ges. 1905 Bd. XXIII.

als auf den inneren Zustand des Blattes resp. der ganzen Pflanze ankommen, wie das Beispiel von Achimenes zeigt. Dafs diese Bedingtheit an verschiedenen Orten des Pflanzenkörpers eine verschiedene sein kann, ist zweifellos; es braucht ja nur an die Tatsache erinnert zu werden, dafs das hypokotyle Stengelglied mancher Pflanzen durch eine Regenerationsfähigkeit ausgezeichnet ist, die anderen Teilen derselben Pflanze abgeht.

Von besonderem Interesse ist dann auch noch die Tatsache, die man als unvollständige Regenerationsfähigkeit bezeichnen könnte. Viele Blätter und auch einige Sprofsinternodien sind imstande, wenn sie als Stecklinge verwandt werden, zwar Wurzeln, nicht aber, wenigstens unter den bis jetzt ihnen dargebotenen Bedingungen, Sprosse zu bilden. Als Beispiel für Sprofsinternodien, die zwar Adventivsprosse, aber gewöhnlich keine Wurzeln bilden, möchte ich die internodialen Ausläuferstücke von Tussilago Farfara anführen. Die genauere Untersuchung namentlich der chemischen Beschaffenheit derartiger Blätter und Sprofsstücke läfst uns eine Einsicht in die Bedingungen für die Wurzel- und Sprofsbildung überhaupt erhoffen; dafs diese verschieden sind, läfst sich mit Sicherheit aus den bekannten Tatsachen schliefsen. Die Kenntnis dieser Bedingungen aber wird notwendig sein, um der Lösung eines weiteren Problems nahe zu kommen, das sich aus den Regenerationserscheinungen ergeben hat.

§ 4.

Namentlich durch Vöchtings Untersuchungen ist die Aufmerksamkeit auf die Erscheinungen gelenkt worden, die man als

Polarität

zu bezeichnen pflegt, Erscheinungen, welche sich bekanntlich am auffallendsten darin aussprechen, dafs bei Sprofsstecklingen am apikalen Ende die Sprofsbildung, am basalen Ende die Wurzelbildung gefördert ist, während sich Wurzelstecklinge umgekehrt verhalten, an Blättern aber in den typischen Fällen überhaupt keine Polarität hervortritt, sondern sowohl Wurzel- als Sprofsbildung, sofern sie überhaupt möglich sind, am basalen Ende auftreten. Am Sprofs wie bei der Wurzel kann dieselbe Geweberegion je nach ihrer Lage Spitze oder Basis werden. So z. B. an den Knollen von Corydalis, an denen wir dieselbe Region, die in der Abbildung (Fig. 3) Sprosse hervorgebracht hat, zur Wurzelbildung veranlassen können. Dasselbe Problem bietet sich ja auch bei vielen tierischen Regenerationen dar; an dem vorderen Ende eines Stückes einer Planarie wird gewöhnlich ein Kopf, am hinteren ein Schwanz regeneriert.

Für die Frage, worauf die Polarität — die ja nur ein Namen ist — eigentlich beruht, bieten sich zunächst zwei Wege zur Lösung dar: der eine besteht in einer vergleichenden Betrachtung des Vorkommens der Polarität, der andere darin, dafs man diese willkürlich zu ändern sucht.

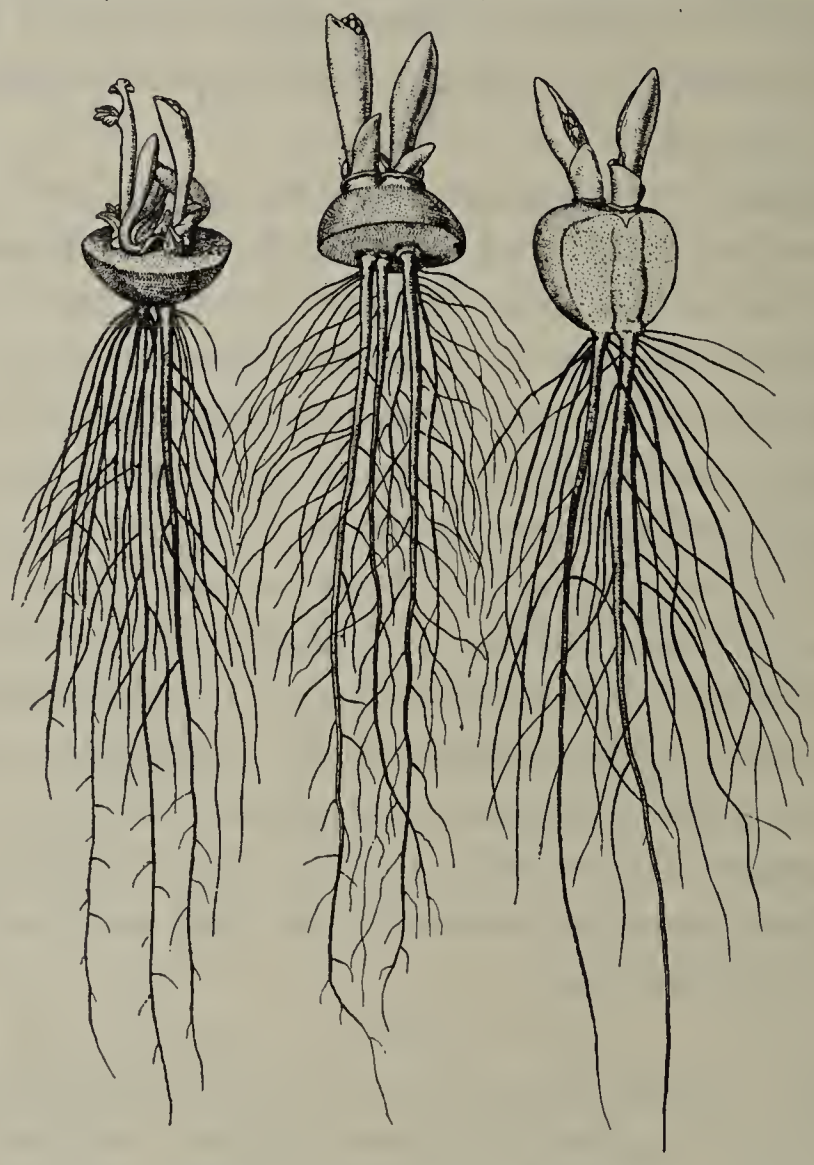


Fig. 3. Corydalis solida, Regeneration an den Knollen. Die ersten zwei Figuren von links zeigen die zwei durch einen Querschnitt abgetrennten Hälften einer Knolle, links die untere, rechts die obere. Erstere hat an den die Knolle durchziehenden Leitbündeln einige Adventivsprosse gebildet, letztere Wurzeln. Rechts eine Knolle, von der der Länge nach ein Stück abgetragen wurde; es beginnt eine Anschwellung an der Aufsenseite des Leitbündelkörpers, welche an der Basis Wurzeln gebildet hat. — Die Verstümmelung der Knollen wurde im Herbst vor dem Einpflanzen vorgenommen. Die Entwicklung der Inflorescenzen in der oberen Hälfte wurde durch Abtragung der unteren nicht gestört; auch die an der unteren Hälfte entstandenen Adventivsprosse bildeten, wenngleich schwächlich bleibende Inflorescenzen, was bei einer noch nicht im blühbaren Alter befindlichen Knolle jedenfalls nicht der Fall sein würde.

Ich möchte zunächst auf den zweiten Weg eingehen.

Wenn wir ausgehen von der keimenden Spore oder Eizelle, so wissen wir, dafs dem Keimling eine Polarität induziert werden kann entweder durch den inneren Bau der Keimzelle — bei tetraedrischen Farnsporen z. B. wird, soweit die Erfahrungen reichen, stets unterhalb

der Tetraederspitze die Spitze des Keimschlauches gebildet — oder durch seine Lage. Und da auch der innere Bau der Keimzelle durch ihre Lage ursprünglich bestimmt wird, so können wir ganz allgemein sagen, dafs die Polarität durch die Lage im weitesten Sinne induziert wird. Und zwar entscheiden dann entweder äufsere oder innere Faktoren darüber, wo der Sprofspol oder der Wurzelpol auftritt, bei Equisetum und den Eizellen mancher Fucaceen, z. B. das Licht, bei den Archegoniaten und Samenpflanzen die Lage der Eizelle innerhalb der Gametophyten. Die Frage ist nun, ob diese einmal induzierte Polarität eine dauernde ist oder nicht und wie sie die bei der Regeneration auftretenden Erscheinungen bedingt.

Dafs sie im Keimstadium geändert werden kann, hat N. J. C. Müller[1]) schon vor langer Zeit bei Pellia beobachtet. Hier wird die Spore schon im Sporogonium zu einem Zellkörper, der an seinem einen Ende die Anlage eines Rhizoids, also einen Wurzelpol zeigt, am anderen Ende entwickelt sich gewöhnlich der Thallus. Indes läfst sich auch dies Ende zur Rhizoidbildung bringen, wahrscheinlich durch Kontakt mit einem festen Körper[2]) oder wenn es dem Lichte entzogen war; der Thallus entsteht dann aus einer mittleren Region des Sporenkörpers. Die einmal induzierte Polarität ist bei den niederen ebenso wie bei den höheren Pflanzen, wenigstens soweit wir wissen, eine stabile. Denkbar ist natürlich auch, dafs Beispiele für labile Ausbildung sich finden werden, wie ja auch für die Farnprothallien bekanntlich die Dorsiventralität eine labile, für die Lebermoose, Selaginellen u. a. eine stabile ist. Indes haben, abgesehen von Bryopsis, dessen Polarität, wie Noll und Winkler gezeigt haben, labil und vom Lichteinflufs abhängig ist, da sie wenigstens bei schwachwüchsigen Exemplaren umgekehrt werden kann, die Versuche an höheren Pflanzen bis jetzt, soweit mir bekannt ist, nur wenige Fälle der Umkehrung der Polarität ergeben. So z. B. bei Circaea,[3]) die normal in der Weise polarisiert ist, dafs die orthotropen Sprosse an der Basis Ausläufer, an der Spitze Blütenstände bilden. Man kann aber, ohne sonstige Änderung der Lebensbedingungen, nur durch Verschiebung der Entwicklungsperiode, die Spitze des orthotropen Sprosses veranlassen, zu einem Ausläufer zu werden, wie er sonst

---

1) N. J. C. Müller, Das Wachstum des Vegetationspunktes mit dekussierter Blattstellung. Jahrb. für wissenschaftl. Botanik, 1866—1867, Bd. V pag. 257.

2) Wenigstens ist es so nach den Untersuchungen von Borge bei den Keimpflanzen von Vaucheria clavata.

3) Organographie pag. 615.

nur an der Basis auftritt. Die inneren Vorgänge, welche diese Erscheinung bedingen, sind nicht bekannt, der Fall ist aber insofern von Interesse, als er zeigt, dafs eine innere Umstimmung der Pflanze möglich ist, welche sich auch in einer Änderung der Polarität ausspricht. Sonstige Eingriffe haben meiner Ansicht nach wesentlich nur gezeigt, dafs die Äufserung der Polarität unterdrückt, nicht aber, dafs sie umgeändert werden kann.

Das bekannteste Objekt in dieser Beziehung sind wohl die Wurzeln von Taraxacum (Fig. 4). Unter gleichmäfsige Wachstums-



Fig. 4. Taraxacum officinale, Wurzelstück mit Regeneration am basalen und am apikalen Ende. Das Stück wurde mit dem apikalen Ende nach oben eingepflanzt; hier entstand der Adventivsprofs *A*. Das nach unten gekehrte basale Ende war mit einer Siegellackkappe verschlossen. Es faulte auf eine längere Strecke hin ab. Später bildete sich an dem stehenbleibenden Rest an der Basis der Adventivsprofs *B*, welcher sich nach oben krümmte.

bedingungen gebracht, zeigen sie die übliche Regenerationsanordnung. Verhindert man aber die Sprofsbildung am basalen Ende, z. B. durch eine Siegellackkappe, so erfolgt sie am apikalen; es ist offenbar dazu notwendig oder doch ein fördernder Umstand, dafs das Cambium freigelegt wird. Das vom übrigen Gewebe umschlossene Cambium bringt gewöhnlich keine Adventivsprosse hervor; dafs aber die Polarität nicht

aufgehoben ist, spricht sich schon darin aus, dafs, wenn man zwischen apikalem und basalem Ende eine Wunde anbringt, dann an dieser, nicht am apikalen Ende Sprofsbildung eintritt. Auf dasselbe scheint es mir hinauszukommen, wenn Küster beobachtet hat, dafs an Stecklingen, welche mit dem basalen Ende in Wasser stehen, die Regenerationssprosse an der apikalen an der Luft befindlichen Schnittfläche sich bilden; offenbar wird im Wasser, sei es durch ungenügende Luftversorgung, sei es aus anderen Gründen, die Sprofsbildung verhindert resp. gehemmt. Wiesner[1]) war der erste, welcher an beiderseits abgeschnittenen Taraxacum-Wurzeln bei Kultur am Licht manchmal sowohl am basalen als am apikalen Ende Sprosse erhielt und daraus auf eine Aufhebung der Polarität schlofs. Meiner Ansicht nach aber ist hier ebenso wie in dem vorher angeführten Falle die Polarität nicht aufgehoben, sondern nur nicht zum Ausdruck gekommen, weil die Beleuchtung die Wurzelbildung ungünstig, die Sprofsbildung günstig beeinflufst. So läfst sich auch bei Tubularia am basalen Ende ein Kopf erzielen, wenn das apikale in den Sand gesteckt wird, oder die Äufserung des postiven Geotropismus einer Wurzel aufheben durch positiven Hydrotropismus; ebensowenig wie hier der Geotropismus aufgehoben ist, ist auch in dem oben erörterten Falle die Polarität aufgehoben. Aufserdem ist in Betracht zu ziehen, dafs die „Tendenz“ zur Sprofsbildung an den Schnittflächen dieser Wurzelstecklinge ohnedies eine gröfsere ist als die zur Wurzelbildung, die letztere also auch leichter unterdrückt werden kann, wenn ein die Sprofsbildung begünstigender Faktor auf die basale Schnittfläche einwirkt.

Auch wenn die Knollenbildung der Kartoffel, die normal an der Basis der orthotropen Sprofse stattfindet, an die Spitze verlegt wird, wie dies in Versuchen Vöchtings geschah, wird dies ermöglicht durch Verhinderung der basalen Knollenbildung (unter Darbietung der für die Knollenbildung günstigen äufseren Bedingungen an der Spitze), und ähnliche Tatsachen liefsen sich noch in gröfserer Zahl aufführen.

Bei Weidenstecklingen hat Küster durch Zentrifugieren das Austreiben der apikalen Knospen gehemmt, bei Ribesstecklingen die Wurzelbildung durch Untertauchen in Wasser. Ebenso kann die Äufserung der Polarität natürlich unterdrückt werden dadurch, dafs die äufseren Bedingungen z. B. für Wurzelbildung an verschiedenen

1) Wiesner, Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz, Wien 1892, pag. 112.

Stellen ungleich günstig gehoben werden. In all diesen Versuchen, auch in denen von Klebs[1]), so interessant sie sind, kann ich nicht eine Umstimmung der Polarität sehen, sondern nur den Ausdruck der Tatsache, dafs die Äufserung der Polarität zeitweilig unterdrückt sein kann. Eine dauernde Unterdrückung oder Umstimmung wäre dann nachgewiesen, wenn z. B. an einer Taraxacum-Wurzel, deren apikales Ende zur Sprofsbildung genötigt wird, nachdem man sie unter normalen Bedingungen aufs neue der Regeneration aussetzt, jetzt gleichfalls das apikale Ende das sprofsbildende wäre. Ein solcher Nachweis, der analog auch für die Sprosse gilt, ist aber bis jetzt nicht geführt.

Die Pflanzen, welche aus solchen Wurzeln entsprossen, wuchsen in meinen Kulturen kümmerlich, wie man denn ja auch an einem umgekehrten kultivierten Sprosse dieselbe Erfahrung gemacht hat. Kny[2]) kultivierte Stecklinge von Ampelopsis hederacea und Hedera Helix vier Jahre in umgekehrter Lage, ohne dadurch eine Änderung der Polarität, welche sich speziell in der Förderung des Callus am basalen Ende aussprach, zu erzielen. Die Wurzeln dürften ein günstigeres Objekt in dieser Beziehung abgeben; es scheint mir nicht unwahrscheinlich, dafs durch die Einwirkung der Adventivsprosse an dem nach oben gekehrten basalen Ende auf die neu zugewachsenen Teile eine ähnliche, wenn auch begrenzte Umstimmung der Polarität sich erzielen liefse, wie die Zoologen sie an Tubularia beobachtet haben. Von zahlreichen Pflanzen, welchen die Sprofsbildung am apikalen Teile durch eine Siegellackkappe verhindert wurde, während sie an dem nach oben gekehrten basalen Teile eintrat, sind nur vier spärlich bewurzelte übrig geblieben; ihr Verhalten bei der Regeneration soll später geprüft werden.[3]) Zunächst ist festzuhalten, dafs das, was bei der Regeneration zutage tritt, der äufsere Ausdruck der Struktur (im weitesten Sinne) des Pflanzenteiles ist, an welchem die Regeneration erfolgt.

Bei den Sprossen mit periodischer Entwicklung tritt dies scheinbar besonders deutlich hervor. Man hat die Tatsache, dafs an Weiden-

---

1) Klebs, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

2) Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft 1889 pag. 201.

3) Schliefslich blieben noch zwei Pflanzen übrig. Bei beiden wurde ein Stück unter dem (nach oben gekehrt gewesenen) apikalen Pol die Wurzel abgeschnitten. Eines ging zugrunde, das andere entwickelte einen Adventivsprofs am basalen Pol, die Polarität war also nicht geändert. Indes soll später geprüft werden, ob dies bei längerer Versuchsdauer als sechs Monate nicht dennoch möglich ist.

stecklingen die apikalen Knospen die begünstigten sind, darauf zurückführen wollen, dafs sie von vornherein die besser ernährten seien, was ja schon äufserlich sichtbar ist. So plausibel das auch erscheinen mag, so ist doch nicht zu vergessen, dafs die bessere Ernährung der apikalen Knospen eben auch nur ein Ausdruck der Polarität des ganzen Sprosses ist und auch an knospenlosen Sprofsstücken wie den obenerwähnten Corydalisknollen oder Ausläuferstücken von Tussilago Farfara die Sprofsbildung an der apikalen Schnittfläche eintritt.

Auch an Sprossen aber kann von der Pflanze selbst die Äufserung der Polarität unterdrückt, ja sogar umgestimmt werden. Wir wissen z. B., dafs die daraufhin untersuchten Kurztriebe sich bei der Regeneration verhalten wie Blätter, mit denen sie ja auch physiologisch übereinstimmen. Es liefs sich experimentell an Phyllanthus zeigen [1]), dafs die Kurztriebe wenigstens an jungen Pflanzen von den Langtrieben, die eine ganz andere Blattstellung und Blattbildung haben, nicht prinzipiell verschieden sind. Sie lassen sich in diese überführen. Dafs sie sich bei der Regeneration von den Langtrieben verschieden verhalten, beruht darauf, dafs sie vorher anderen Bedingungen ausgesetzt waren. Es wurde dies mit dem begrenzten Wachstum der Kurztriebe in Verbindung gebracht.

Indes scheint mir hier mehr ein äufserliches Verhalten in den Vordergrund gestellt, wie schon daraus hervorgeht, dafs die Sprosse von Tilia und Fagus, obwohl sie begrenzten Wachstums sind, bezüglich der Polarität ihrer Seitenknospen sich ebenso verhalten wie andere mit unbegrenztem Wachstum. Hier geht bekanntlich der apikale Teil jedes Jahrestriebes zugrunde, aber die Seitenknospen zeigen nach oben hin eine Förderung. Auch bei Viburnum opulus, der bekanntlich keine geschlossenen Winterknospen bildet, sind die obersten Seitenknospen jedes Jahrestriebes viel weniger kräftig als die weiter unten stehenden, sie treiben auch vielfach im nächsten Jahre nicht aus oder doch weniger kräftig als die unter ihnen stehende Seitenknospe, sie gehören sozusagen schon dem folgenden Jahrestriebe an. Hier tritt nun auffallender als sonst, wo die Jahrestriebe voneinander durch die Knospenbildung abgetrennt sind, die Tatsache hervor, dafs die Förderung der apikalen Region zunächst zurücktritt, weil ein neuer Entwicklungsabschnitt beginnt. Für die fertilen Sprosse von Equisetum arvense wurde früher [2]) gezeigt, dafs sie, die normal keine

1) Organographie pag. 83 und die dort angeführte Abhandlung des Verf.

2) Goebel, Über die Fruchtsprosse der Equiseten. Ber. der Deutschen bot. Gesellsch. (1886) Bd. IV pag. 184.

Seitensprosse hervorbringen, dies aus den basalen Knoten bei der Regeneration tun können, offenbar nicht deshalb, weil sie begrenzten Wachstums sind, sondern weil durch die Blütenbildung die obere Region der Sprofsachse erschöpft ist; ganz Analoges gilt für die Inflorescenzen von Tussilago farfara und Bryophyllum. An den Tussillago-Inflorescenzen (Fig. 5) treiben, wenn man sie isoliert, ebenso wie an den fertilen Equisetum-Sprossen nur die untersten Knospen-



Fig. 5. Tussilago farfara. Unterer Teil eines Inflorescenzschaftes, der isoliert und in Erde gelegt wurde. Am unteren Ende haben sich zwei Sprosse gebildet (wahrscheinlich Achselsprosse der Blattschuppen).



Fig. 6 (verkleinert). Rhizomstück von Iris Pseudacorus, von welchem alle Wurzeln entfernt waren. Am apikalen Ende haben zwei Seitensprossen ausgetrieben und einige wenige Wurzeln sich entwickelt. Auch an dem neu entwickelten Sprofs rechts sind zwei Wurzeln entstanden, weitere würden an ihm und dem links stehenden Sprosse in nach der Sprofsspitze fortschreitender Reihenfolge entstehen.

anlagen aus; ebenso sehen wir an den fertilen Kurztrieben von Pirus communis, dafs die oberen Seitenknospen regelmäfsig fehlschlagen, während die unteren deutlich hervortreten. Es kann also die Polarität in der Ausbildung der Seitenknospen durch frühzeitig einwirkende Faktoren geändert werden, während wir es bei abgetrennten Sprofsstücken mit solchen zu tun haben, an denen die Polarität schon stabil

induziert ist und nur in gröfserem oder kleinerem Grade gehemmt werden kann.

Dasselbe gilt auch, wenn wir das Verhalten der Wurzelbildung bei der Regeneration ins Auge fassen. Das gewöhnliche Schema, Wurzelbildung am basalen Ende des Sprosses, gilt nur dann, wenn wir Sprosse untersuchen, welche einer Pflanze entnommen sind, welche an ihrem basalen Ende ein Wurzelsystem besitzt. Dies ist aber bekanntlich keineswegs immer der Fall. Es gibt auch Sprosse, bei denen die Wurzelbildung nach dem apikalen Ende hin gerichtet ist, also in ihrer Entwicklungsrichtung mit der der Sprosse übereinstimmt. Dies ist der Fall bei einer Anzahl von Pflanzen mit Rhizomen, z. B. Iris, Majanthemum bifolium, etwas weniger scharf ausgesprochen auch z. B. bei Tussilago farfara. Schneidet man ein Stück eines Iris-Rhizomes (Fig. 6) heraus und entfernt alle Wurzeln, so sieht man, dafs die apikalen Seitenknospen des Stückes austreiben, aber keineswegs etwa Wurzeln am basalen Ende entstehen. Vielmehr treten, wenn am alten Sprofsstück überhaupt Wurzeln sich bilden, diese am apikalen Ende auf vor allem aber an den neu austreibenden Sprossen in akropetaler Richtung. Ähnlich verhielten sich Majanthemum und Tussilago, wobei zu berücksichtigen ist, dafs die Wurzelbildung hier ganz oder vorzugsweise an den Knoten erfolgt.

Den Satz, dafs bei der Regeneration nur die im unverletzten Pflanzenkörper vorhandene Entwicklungsrichtung zutage tritt, betrachte ich als einen so wichtigen, dafs ich ihn noch mit einigen anderen Beispielen erläutern möchte, einerseits an den Knollen der Dioscoreen, andererseits an den Wurzelträgern der Selaginellen. Diese beiden Organe sind, wie hier nicht näher ausgeführt werden kann, weder Wurzeln noch Sprosse, sie sind „sui generis“.

Die Knollen der Dioscoreen sind[1]) äufserlich ungemein verschieden, bald wurzelähnlich, positiv geotropisch nach abwärts wachsend, wie die von D. Batatas u. a., bald flache kuchenförmige, transversal geotropische dorsiventrale Gebilde, wie die von D. sinuata, bald kürbisähnliche unterirdische oder oberirdische Knollen. Alle diese Gebilde dienen teils als Reservestoffbehälter, teils als Wurzelträger. Die Wurzeln entstehen bei D. sinuata in nach dem weiterwachsenden Rand fortschreitender Reihenfolge. Schneidet man ein Stück der Knolle heraus, so bildet es Adventivsprosse am hinteren, Wurzeln

1) Vgl. die inzwischen in demselben Bande dieser Zeitschrift veröffentlichte Abhandlung des Verf.: Die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selaginellen (Flora 95. Bd. pag. 167 ff.).

am vorderen Ende. Dafs es dabei nur ankommt auf die Richtung, in welcher normal die Organbildung vor sich geht, zeigt die Tatsache, dafs bei Testudinaria die Sprosse am oberen Ende entstehen, wenn ein Stück der Knolle hier entfernt wird. Es entstehen Sprosse also an diesen Organen stets an dem dem ursprünglichen Sprofs zugekehrten Ende, Wurzeln an dem ihm abgekehrten, doch ist die Wurzelbildung meist eine wenig ausgiebige. Die Knollen von Dioscorea Batatas, welche mit der Sprofsachse im Zusammenhang bleiben, regenerieren leicht ihre Spitze, oder wenn ein gröfserer Teil entfernt wird, bilden sich kleine Knollen. Die Wurzelträger von Selaginella sind mit einem beträchtlichen Regenerationsvermögen ausgestattet. Entfernt man die Spitze, so bildet sich ein Callus, in welchem Wurzeln angelegt werden, die sofort sich entwickeln. Die Anlegung der Wurzeln erfolgt am Wurzelträger ja normal an der Spitze. Diese akropetale Tendenz wird auch bei der Regeneration beibehalten. Von den beblätterten Selaginellasprossen nahm man bisher an, dafs sie die Fähigkeit, Wurzeln direkt aus der Sprofsachse zu bilden, nicht besitzen. Indes bilden junge Selaginellasprosse, an denen die Wurzelträgeranlagen noch weit zurück sind, wenn sie abgeschitten werden, an der Basis aus dem Centralcylinder einen Callus, in welchem Wurzeln entstehen. Wir sehen, dafs Wurzelträger und beblätterte Sprosse in bezug auf die Bewurzelung umgekehrt polarisiert sind, entsprechend der normalen Entwicklungsrichtung. Wo eine solche nicht besteht, braucht auch bei der Regeneration keine Polarität aufzutreten. So ist bei den normal unverzweigt bleibenden Wurzeln von Ophioglossum pedunculosum bei der Regeneration keine Polarität nachzuweisen. Hier ist eben schon an der unverletzten Wurzel die Bildung der Seitenwurzeln keine in gesetzmäfsiger Weise fortschreitende, vielmehr treten Seitenwurzeln hier normal überhaupt nicht auf. Die Begünstigung der Wurzelbildung in basaler, der Sprofsbildung in apikaler Richtung am Sprosse aber dürfte, wie im Anschlufs an ältere ähnliche Anschauungen ausgeführt wurde, am wahrscheinlichsten auf Ernährungsbedingungen zurückzuführen sein. Dafür sprechen namentlich auch die interessanten Angaben Lindemuths, wonach die Blütensprosse der Lilien, welche keine Samen ansetzen, Adventivsprosse am basalen Ende, die der Hyazinthen, welche Samen ansetzen, am apikalen Ende entstehen, ferner die von Wakker, wonach die Adventivsprosse an den Internodien der knollenbildenden Begonia discolor an der Basis entstehen. Ebenso sehen wir bei dem Sprofs von Colchicum autumnale, welcher an der Basis einen Reservestoffbehälter, die Knolle, hat, auch

die basale Knospe gefördert.[1]) Mit anderen Worten, die Polarität bei der Regeneration von Sprossen und Wurzeln ist nach der hier vertretenen Anschauung der Ausdruck der in den Pflanzen vorhandenen Baustoffverteilung. Sobald ein Sprofspol und ein Wurzelpol induziert sind, verteilen sich, da diese als Anziehungscentren wirken, auch die Baumaterialien so und werden die Leitungsbahnen so ausgebildet, dafs gegen den Sprofspol hin die für die Sprofsbildung erforderlichen, gegen den Wurzelpol hin die für die Wurzelbildung geeigneten überwiegen. Dies scheint mir wenigstens derzeit die einfachste Umschreibung der Tatsachen zu sein, und auch Morgan[2]) kommt für Tubularia — obwohl er meint, seine Ansicht sei von der unter anderem auch von mir vertretenen fundamental verschieden — neuerdings zu der Ansicht „polarity is only a name for the gradation of the material and on this at a basis the formative changes are carried out". Nur wendet er sich scharf gegen die Annahme, dafs die Verteilung des Materials durch eine Wanderung bedingt sei, während meiner Auffassung nach gerade bei Pflanzen kein Zweifel daran sein kann, dafs die Wanderung und ihre Richtung und damit die polare Ausbildung des hinter den Vegetationspunkten liegenden Gewebes durch die Vegetationspunkte bestimmt ist. Es braucht kaum bemerkt zu werden, dafs damit nicht etwa eine Lösung des Polaritätsproblems gegeben sein soll, sondern nur eine Richtung bezeichnet wird, in der sich weitere Untersuchungen bewegen können. Vielleicht wird die hier vertretene Auffassung am deutlichsten durch eine hypothetische Betrachtung einer einzelnen Zelle. Nehmen wir der Einfachheit halber an, in dieser erfolge der Stofftransport durch zirkulierende Protoplasmaströmungen, so würde dieser nach unserer Annahme mehr für die Sprofsbildung geeignetes Material nach dem apikalen, mehr für die Wurzelbildung geeignetes nach dem basalen Teile der Zelle schaffen und die Zelle dadurch „polarisiert" erscheinen; von diesem Material bleibt aber nur ein kleiner Teil liegen, der gröfsere wandert weiter und wird um so mehr magaziniert, je mehr die betreffenden Zellen der apikalen oder der basalen Region genähert sind. Der Protoplasmakörper der Zelle aber ist so beschaffen, dafs die Stoffwanderung nur jeweils in bestimmter Richtung vor sich geht, welche

---

1) An der Knolle, welche ein angeschwollenes Internodium darstellt, sitzen zwei Seitenknospen, die basale ist stets gefördert, die apikale entwickelt sich sehr häufig überhaupt nicht weiter.

2) P. H. Morgan, An attempt to analyze the phenomen of polarity in Tubularia. The journal of experimental zoology, Baltimore 1904, Vol. I No. 4.

ihm durch seine Lage induziert ist. Eine derartige Annahme würde auch die von Vöchting bei seinen Transplantationsversuchen bei inverser Lage der überpflanzten Gewebestücke beobachteten Störungen verständlich erscheinen lassen und das schlechte Gedeihen bei der Wurzelregeneration von Taraxacum invers entstandener Sprosse wäre eine Hungererscheinung, welche auf dasselbe Verhalten zurückzuführen wäre.

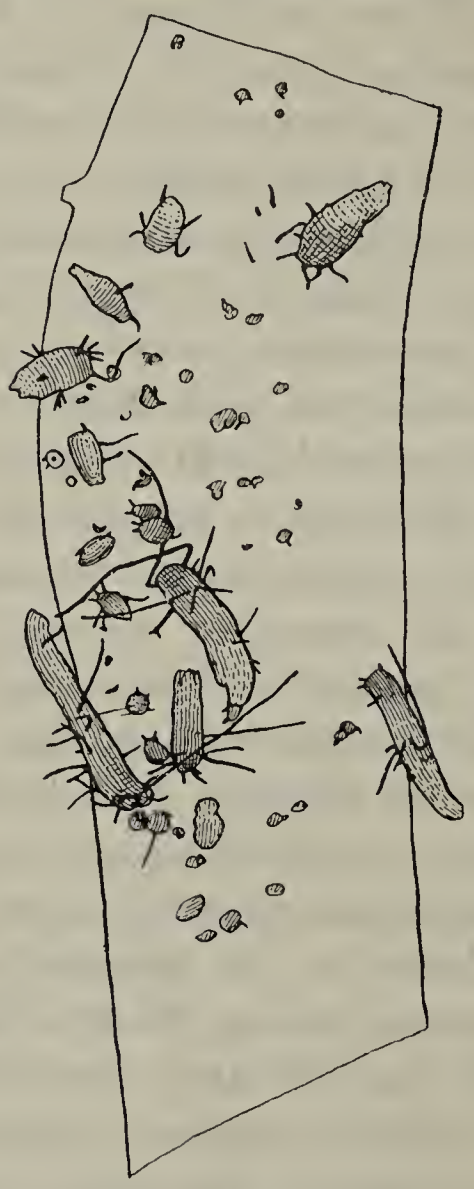


Fig. 7. Von der Mittelrippe isolierter Thallusflügel von Blyttia Lyellii. An ihm sind eine gröfsere Anzahl von Adventivsprossen verschiedener Gröfse entstanden, während an einem mit Mittelrippe versehenen Thallusstück die Adventivsprosse am apikalen Teile der Mittelrippe zu entstehen pflegen. Das Verhalten ist also dasselbe wie das früher für Fegatella geschilderte (Biolog. Centralblatt Bd. XXII pag. 499). Die dort gemachten Angaben wurden neuerdings von Bolleter (Fegatella conica in Beih. zum Botan. Centralblatt Bd. XVIII 1905) bestätigt.

Für die Blätter hat sich ein ziemlich verschiedenes Verhalten herausgestellt. Die Blätter der Lebermoose, sowie isolierte Randteile des Thallus thalloser Formen zeigen, soweit sie untersucht sind, Adventivsprosse in regelloser Verteilung ohne Bevorzugung einer bestimmten Stelle (Fig. 7); ebenso verhalten sich einige Phanerogamenblätter, wie die von Utricularia peltata, die meisten aber haben die Neubildungen an der Basis. Die Blätter zweier Utricularia-Arten, Utr. montana und Utr. longifolia, sind bis jetzt die einzigen,[1]) welche an der Spitze nach der Abtrennung Sprosse hervorbringen. Da diese Blätter durch ein Spitzenwachstum ausgezeichnet sind, wie es unter den Blättern der Phanerogamen nur vereinzelt vorkommt, so liegt es nahe anzunehmen, dafs damit die eigenartige Polarität in Beziehung steht, d. h. dafs die Spitze den embryonalen Charakter und damit die Regenerationsfähigkeit am längsten behält, während bei den interkalar wachsenden Blättern die jüngste Zone an der Blattbasis liegen würde.

1) Goebel, Über Regeneration bei Utricularia. Flora 1904.

Aufserdem tritt bei den Blättern eine Beziehung zu den Leitungsbahnen, den Blattleitbündeln deutlich hervor, die Aventivsprosse stehen vorzugsweise über diesen. Es kann bis jetzt nicht mit Sicherheit gesagt werden, ob dies darin begründet ist, dafs die Leitbündel eine direkte Zufuhr von Baumaterialien ermöglichen, oder dafs sie die Reizleitungsbahnen darstellen, oder darin, dafs das Gewebe oberhalb der Leitbündel speziell die Epidermis weniger differenziert, also mehr embryonal ist als an anderen Stellen. Tatsächlich sehen wir ja, dafs hier z. B. die Bildung der Spaltöffnungen unterbleibt, die Differenzierung also weniger weit fortschreitet als sonst an der Epidermis. Indes spricht eine Anzahl von Tatsachen dafür, dafs die Blattnerven in ihrer Eigenschaft als Leitungsbahnen in Betracht kommen, so namentlich die, dafs eine Unterbrechung derselben bei Begonia und vielen anderen Blättern zur Hervorrufung von Adventivsprossen genügt. Wir haben offenbar zweierlei Arten von Blättern zu unterscheiden: solche, bei denen das Regenerationsvermögen auf bestimmte Stellen begrenzt ist, wie Utricularia u. a., und solche, bei denen das nicht der Fall ist; natürlich kann es Kombinationen und Übergänge zwischen diesen Formen geben. Die ersteren verhalten sich gewissermafsen wie Sprofsstücke mit Vegetationspunkten. Wenn diese Sprofsstücke isoliert werden, treiben zunächst die Vegetationspunkte aus, und vielfach sind die vegetationspunktlosen Sprofsstücke wenigstens nach den bis jetzt angewandten Untersuchungsmethoden überhaupt nicht regenerationsfähig oder bilden nur Wurzeln. Ebenso bilden also Blätter mit lokal bevorzugten, den embryonalen Charakter weniger als andere verlierende Stellen an diesen Adventivknospen, sei es abgelöst oder im Zusammenhang mit der Pflanze.

Die Bevorzugung der Basis an Blättern mit nicht lokal verteilter Regenerationsfähigkeit aber hängt nach der eben angedeuteten Auffassung damit zusammen, dafs in den Blättern normal eine Wanderung der Baustoffe in basipetaler Richtung stattfindet. Der ganze Bau der Leitungsbahnen ist ja auch ein in basipetaler Richtung geförderter; dafs hier ein „Strom“ resp. eine Vielzahl von Strömen in basipetaler Richtung stattfindet, wird wohl von niemand bezweifelt, und direkt wahrnehmbar ist diese Erscheinung bei Siphoneen.

Interessant ist namentlich auch das von Janse neuerdings genauer untersuchte Verhalten von Caulerpa.[1]) Hier finden sich am

1) Janse, An investigation on polarity and organ-formation with Caulerpa prolifera. (Kon. Akademie van Wetenschapen te Amsterdam, Jan. 25 1905.) Auf die neueren Untersuchungen und Anschauungen über das Zustandekommen der Polarität bei der Regeneration nimmt der Verf. keine Rücksicht.

unverletzten Blatt in basipetaler Richtung verlaufende chlorophyllführende Protoplasmaströme. An abgeschnittenen Blättern bilden sich farblose Plasmaströmungen, die „embryonales“ Plasma an der Basis anhäufen und hier die Vorbedingung für die Bildung neuer Rhizome und Wurzeln schaffen. Denken wir uns statt der Plasmaströme Blattnerven, so erhalten wir ganz analoge Erscheinungen, auf die schon früher hingewiesen wurde. Auch in ihnen verläuft ein absteigender Strom, welcher bedingt, dafs die Neubildungen an der Basis auftreten.

Die Regenerationserscheinungen sind auch vom Zweckmäfsigkeitsstandpunkte aus betrachtet worden; man hat sie aufgefafst als vorteilhafte, im Kampf ums Dasein erworbene oder fixierte Reaktionen. Ohne Zweifel ist es für die Weiterexistenz eines Taraxacum vorteilhaft, dafs, wenn der Sprofsteil entfernt oder das Wurzelende abgefressen wurde, ein Ersatz gerade an den Stellen stattfindet, an welchen die neugebildeten Organe am leichtesten die Gesamtform der Pflanze wiederherstellen können. Aber man wird nicht sagen können, dafs bei Pflanzen gerade die Teile, welche am leichtesten beschädigt werden, durch ein besonders grofses Regenerationsvermögen sich auszeichnen. Das embryonale Gewebe an der Spitze eines Farnblattes z. B. ist durch die Einrollung der Wedel aufserordentlich gut geschützt. Beschädigungen, welche dies Gewebe etwa mehr als andere Teile des Blattes träfen, sind so gut wie ausgeschlossen, trotzdem zeichnet es sich, wie wir an einem Beispiel sahen, durch eine bedeutende Regenerationsfähigkeit aus. Diese Regenerationsfähigkeit kann ebensowenig wie die der Kristalle im Kampf ums Dasein erworben oder gesteigert sein. Die Blätter von sukkulenten Pflanzen wie Gasteria, die niemals abfallen und auch durch mechanische Einwirkungen in der Natur wohl kaum je von der Pflanze getrennt werden, sind gleichfalls durch besonders rasche und ergiebige Regeneration ausgezeichnet; dasselbe gilt auch von einigen zartblätterigen Pflanzen, wie z. B. Urtica dioïca. Selbst wenn wir annehmen, dafs die Blätter irgendwie von der Pflanze getrennt werden, würde sie ihr Bewurzelungsvermögen nichts nützen, da sie einmal in 99 von 100 Fällen zugrunde gehen würden, ehe sie sich bewurzeln können, und zudem würde, selbst wenn sie sich bewurzeln, das ohne Nutzen sein, da Sprofsbildung bis jetzt nicht beobachtet werden konnte. Derartige Fähigkeiten können also nicht durch natürliche Zuchtwahl erworben sein, sie sind in der Organisation der betreffenden Pflanzen begründet. Das schliefst nicht aus, dafs sie unter Umständen von Vorteil sind, wie denn z. B. die leicht sich ablösenden und an der Basis Sprosse erzeugenden Blätter von Sedum

Stahlii oder die Teilblättchen von Zamioculcas ein ausgiebiges vegetatives Vermehrungsmittel darstellen. Und ebenso läfst der Besitz von embryonalem, leicht bei Verletzungen in Tätigkeit tretendem Gewebe uns, wie früher hervorgehoben, verständlich erscheinen, dafs eine Restitution bei Pflanzen meist nicht eintritt.

Hier wie überall aber haben die teleologischen Erwägungen zurückzutreten hinter den kausalen. Dafs man bei diesen über vorläufige Orientierungsversuche noch nicht hinausgelangt ist, kann nicht wundernehmen, denn auf vielen anderen Gebieten der Biologie steht es ebenso. Gerade die theoretischen Anschauungen aber, zu welchen die Untersuchungen über Regeneration Anlafs gegeben haben, sind teilweise zum Gegenstand recht energischer Angriffe gemacht worden; es braucht nur an die Debatten über die Sachs'sche Theorie über Stoff und Form erinnert zu werden. Meiner Ansicht nach hat der Streit darüber nicht viel Bedeutung. Denn einerseits wird jeder Einsichtige sich von vornherein des Wortes erinnern: „Theorien sind gewöhnlich Übereilungen eines ungeduldigen Verstandes, der die Phänomene gerne los sein möchte und an ihrer Stelle deswegen Bilder, Begriffe, ja oft nur Worte einschiebt.“ [1]) Andererseits besteht der Nutzen dieser Bilder und Begriffe darin, dafs sie eine bestimmte Fragestellung für die weitere experimentelle Untersuchung ermöglichen. Ist dies nicht der Fall oder erweist sich die Fragestellung als unrichtig, so fällt damit die Theorie von selbst. Wozu also der Streit? Viel wichtiger wird es sein, den „Phänomenen“ (um mit Goethe zu reden) mit besseren Untersuchungsmethoden als sie bis jetzt angewandt wurden, nachzugehen und über die Leichen der alten Theorien hinweg zu solchen zu gelangen, die es ermöglichen, die Sturmleitern an den Mauern der Burg, in welcher die Rätsel des Lebens unserer Wifsbegier zu spotten scheinen, langsam aber stetig weiter emporzuschieben.

---

1) Goethe, Sprüche in Prosa.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: 95

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

Artikel/Article: Allgemeine Regenerationsprobleme 384-411