Morphologische und biologische Bemerkungen.

Von K. Goebel.

15. Regeneration bei Utricularia.

Mit 17 Abbildungen im Text.

In den vor einiger Zeit veröffentlichten Untersuchungen über Regeneration[1]) wurde auf das Verhalten von Utricularia nicht eingegangen, obwohl die Regenerationsfähigkeit der Blätter dieser merkwürdigen Pflanzengattung schon aus früheren Untersuchungen hervorging.[2]) Es geschah dies in der Hoffnung, ausgedehntere experimentelle Untersuchungen an verschiedenen Arten anstellen zu können. Leider sind nun aber die meisten der früher in Europa in Kultur befindlichen Land-Utricularien wieder aus den Gewächshäusern verschwunden; Utr. reniformis, peltata, bifida, welche früher in einzelnen Gärten, z. B. in Kew und in den botanischen Gärten in Marburg und München kultiviert wurden, sind hier nicht mehr vorhanden, und es gelang bis jetzt nicht, sie wieder einzuführen. Da das Regenerationsproblem gerade jetzt in lebhaftester Erörterung steht, so mag es berechtigt sein, zunächst die an den Wasser-Utricularien und den beiden einzigen noch in Kultur befindlichen Land-Utricularien, U. longifolia und U. montana, erhaltenen Ergebnisse mitzuteilen. Es handelt sich dabei um die an den „Blättern" auftretenden Regenerationserscheinungen. Ich sehe hier ab von allen morphologischen Erörterungen, bezüglich derer ich auf frühere Arbeiten verweise, und gebrauche die Bezeichnung „Blatt" in dem Sinne der beschreibenden Botanik, welche diesen Ausdruck bei den Utricularien auf die Organe anwendet, die habituell den Blättern anderer Pflanzen gleichen.

Bekanntlich sind die bisher untersuchten Blätter von Samenpflanzen dadurch ausgezeichnet, dafs sie Wurzeln und Sprofsanlagen

---

1) Goebel, Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Centralbl. Bd. 22, 1902. — Weitere Studien über die Regeneration. Flora, 92. Bd. 1903 pag. 132. (Vgl. auch Regeneration in plants. Bulletin of the Torrey botanical Club 1903.)

2) Pringsheim, Zur Morphologie der Utricularien. Monatsbericht der Berliner Akademie 1869 und Gesammelte Abhandlungen, II, pag. 159: Goebel, I. Vergleichende Entwicklungsgeschichte (pag. 237), Schenks Handbuch, III, 1; II. Über die Jugendzustände der Pflanzen (Flora 72, pag. 41); III. Der Aufbau von Utricularia (ibid. pag. 293, 296); IV. Morphol. und biol. Studien, Utricularia (Ann. du jard. bot. de Buitenzorg Vol. IX); V. Pflanzenbiol. Schilderungen II. Teil.

(wo solche überhaupt auftreten) an der Basis bilden (betr. Torenia u. a. s. u.). Damit stimmt auch das Verhalten der mit Utricularia nächst verwandten Gattung

1. Pinguicula

überein. Die schöne mexikanische P. caudata wird, wie den Gärtnern bekannt ist, dadurch vermehrt, dafs abgeschnittene Blätter feucht und warm gehalten werden. Sie bringen an ihrer Basis dann bald neue Sprosse und Wurzeln hervor. In Fig. 1 ist die Basis eines solchen Blattes gezeichnet, von der Schnittfläche aus gesehen. Einige Wurzeln waren an der Unterseite des aus der Schnittfläche etwas hervorragenden Calluswulstes, der sich aus dem Mittelnerven entwickelt hatte, entstanden, Sprosse in gröfserer Anzahl auf der Oberseite der Blattbasis; diese bewurzelten sich bald.

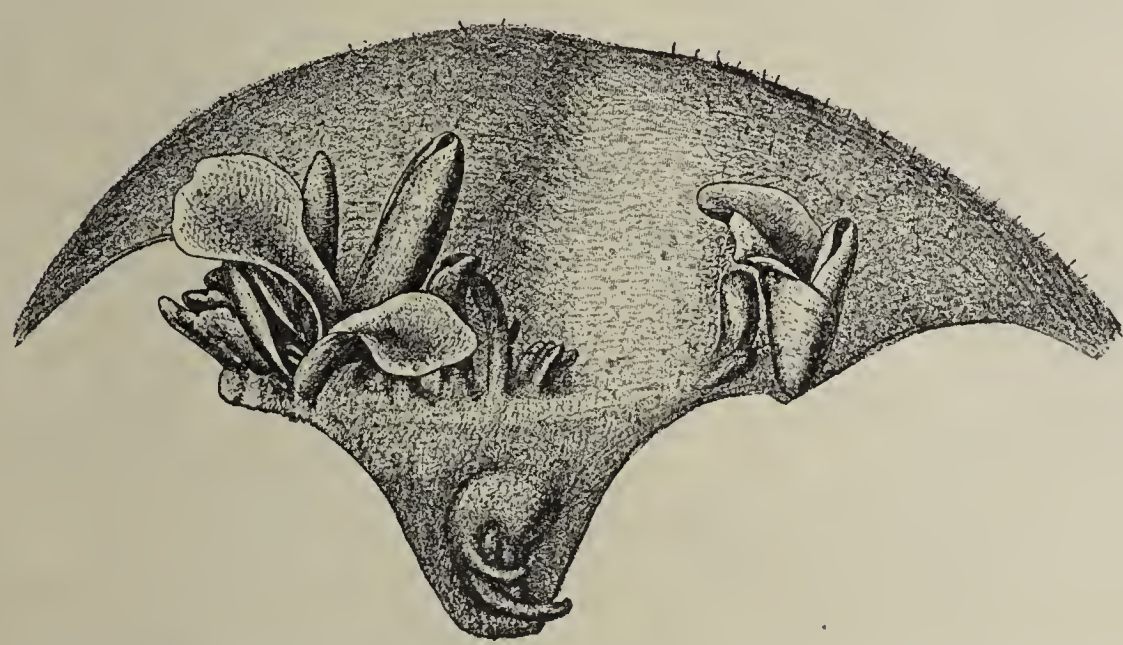

Fig. 1. Pinguicula caudata. Basis eines Blattes mit Adventivsprossen und (aus der Schnittfläche entwickelten) Wurzeln.

Weniger regenerationsfähig erwiesen sich die Blätter von Pinguicula alpina; ich erhielt nur einmal einen Adventivsprofs auf der Blattbasis, auch Bewurzelung des Blattes tritt nur selten ein. Auch bei P. caudata gelang es mir nicht, aus Blättern, denen der basale Teil abgeschnitten war, Adventivsprosse zu erhalten, so dafs es sich fragt, ob hier die Regenerationsfähigkeit nicht etwa ausschliefslich auf ein Stück der Blattbasis beschränkt ist, denn Blätter, denen das schmälere basale Stück genommen war, gingen bald zugrunde. Hier wie in anderen Fällen ist es freilich fraglich, ob nicht gerade durch das frühzeitige Absterben des Blattes das Auftreten der Regeneration verhindert wurde. Es ist ja eigentlich eine sehr rohe Methode, einfach nur das Verhalten abgetrennter Pflanzenteile zu untersuchen, ohne die bei und nach dem Abtrennen auftretenden nachteiligen Einwir-

kungen einigermafsen zu kompensieren. Bessere Methoden werden hier wohl noch mancherlei Neues bringen. Einstweilen also sind alle Angaben über das Verhalten abgetrennter Pflanzenteile mit diesem Vorbehalt aufzunehmen.

2. Wasser-Utricularien.

Über die Sprofsbildung auf den Blättern von Utr. vulgaris liegt eine Angabe von Pringsheim (a. a. O.) vor: „Eine dritte Reihe

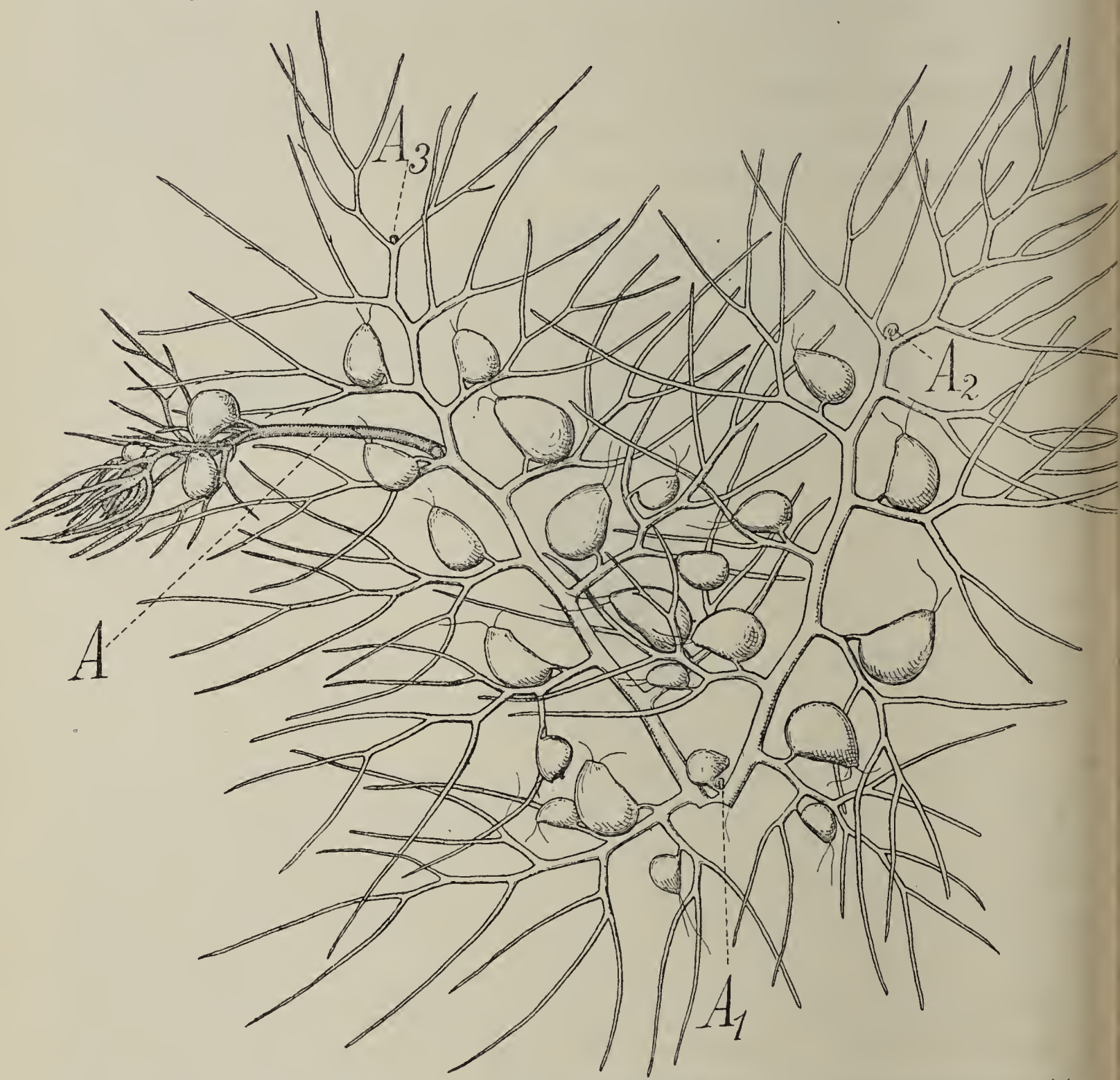

Fig. 2. Utricularia vulgaris. Abgetrenntes Blatt, an welchem vier Adventivsprosse (A, A_1, A_2, A_3) entstanden sind (5fach vergr.). Die Adventivsprosse, welche, um sie deutlicher zu machen, zum Teil dunkel gehalten sind, sind in Wirklichkeit heller als das Blatt.

von Sprossen entsteht auf den Blättern der alten Pflanze; sie erscheinen auf diesen sowohl nach ihrer Trennung von der Mutterpflanze

als auch noch in Verbindung mit derselben. Die Vegetationskegel, aus welchen sie hervorgehen, entstehen exogen vorzugsweise in der Nähe der Winkel der oberen Blattabschnitte. Ich habe 3—4 Sprosse auf einem Blatte angetroffen; sowohl an solchen Blättern, die noch mit der Mutterpflanze in Verbindung waren, als an abgeschnittenen.“ Es wird dann weiter angegeben, dass diese Sprosse mit den normalen im Wesentlichen übereinstimmen, aber kümmerlicher sich ausbilden, was übrigens jedenfalls von Kulturbedingungen abhängt. Die Angabe Pringsheims, dafs der Ursprungsort dieser blattbürtigen Sprosse mit dem der Schläuche übereinstimme („sie entstehen exogen vorwiegend an den vorderen Blattabschnitten, meist in der Nähe des Winkels der Blattabschnitte — ähnlich wie die Schläuche“ a. a. O. II pag. 174) habe ich früher schon als irrtümlich bezeichnet;[1]) sie hängt mit seiner unhaltbaren Auffassung über die morphologische Bedeutung der Schläuche zusammen.

Untersucht wurden von mir U. vulgaris, U. minor, U. intermedia und U. exoleta. Diese Wasser-Utricularien sind zu Regenerationsversuchen sehr geeignet, man erhält an abgeschnittenen Blättern, die in Wasser oder Nährlösung schwimmen, schon nach wenigen Tagen blattbürtige Sprosse. Das Auftreten von Wurzeln ist bei diesen ohnehin ganz wurzellosen Pflanzen selbstverständlich nicht zu erwarten. Die einzelnen Arten (von denen teils gewöhnliche, teils die abweichend gestalteten Blätter von Winterknospen untersucht wurden) verhalten sich nicht ganz übereinstimmend.

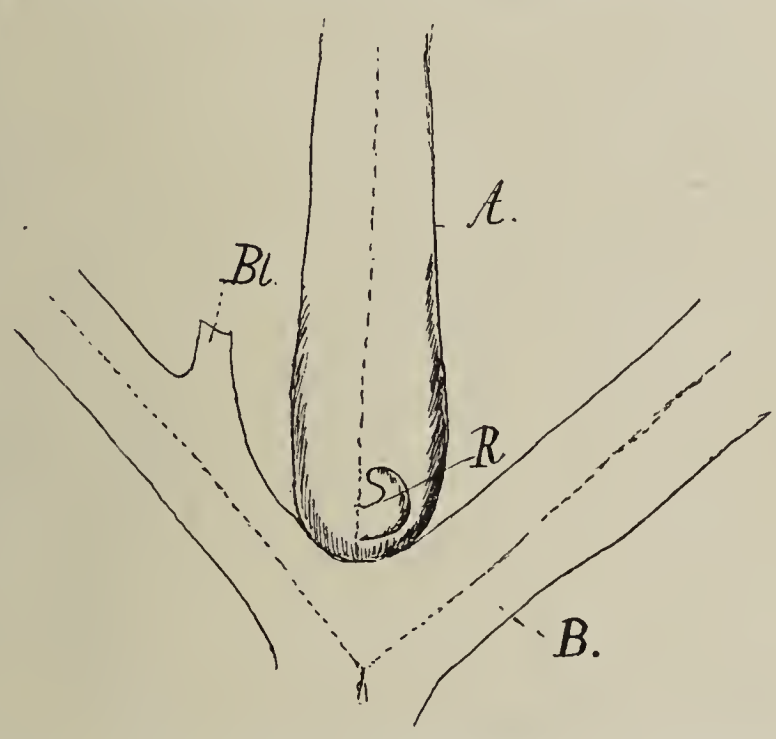

Fig. 3. U. vulgaris. Blattgabel mit Adventivsprofs A (Bl Blasenstiel). Stärker vrgr. als Fig. 2.

Zunächst sei von U. vulgaris ausgegangen. Fig. 2 zeigt ein abgetrenntes Blatt einer kräftig vegetierenden Pflanze, die — wie festgestellt wurde — vorher keine blattbürtigen Sprosse besafs. Infolge der Abtrennung sind vier, mit A, A_1, A_2, A_3 bezeichnete, exogen entstandene Adventivsprosse aufgetreten. Drei von ihnen stehen in den „Gabeln“ zwischen einzelnen Blattabschnitten. Am meisten entwickelt

1) Goebel, I, pag. 237. Blattbürtige Adventivsprosse wurden dort als nicht selten auftretend bezeichnet.

ist A, die übrigen sind noch zurück. Die Entstehungsart dieser Sprosse stimmt mit Pringsheims Angaben überein, drei (A, A_2, A_3) stehen in den Blattgabeln. Auffallend ist, wie jetzt schon bemerkt werden mag, dafs, wenn wir das Blatt als Ganzes betrachten, eine Bevorzugung der Basis in keiner Weise hervortritt.

Fig. 4. I. U. exoleta. Blattstück mit zwei Adventivsprossen (A) an der Basis zweier Blasen. II. U. vulgaris. Blattstück mit Adventivsprofs (A) am Blasenstiel.

In Fig. 3 ist das untere Ende eines solchen gabelständigen Sprosses stärker vergröfsert gezeichnet. Es zeigt sich, dafs auf ihm eine Sprofsanlage R sich befindet, sein Leitbündel steht scheinbar in keiner Verbindung mit dem des Blattes, an dem er entsprang, indes wurde eine solche Verbindung bei einer grofsen Zahl von Adventivsprossen nachgewiesen. Aufserdem aber entstehen solche Adventiv-

sprosse auch an den Schläuchen [1]) und zwar an der Basis ihres Stieles. So A_1 Fig. 2, vgl. ferner Fig. 4 II. Diese Adventivsprosse an der Schlauchbasis können den Schlauch so zur Seite drängen, dafs er wie ein seitliches Gebilde aussieht. Bei der Bildung der Adventivsprosse ist die Epidermis nicht ausschliefslich beteiligt, indes ist es kaum von Interesse, auf die Zellteilungsfolgen hier einzugehen. Auch an abgetrennten, nicht ausgewachsenen Blättern wurde Adventivsprofsbildung erzielt. Leider wurde nicht untersucht, ob Blätter verschiedenen Alters sich hinsichtlich der Regeneration, namentlich betreffs der Verteilung der Adventivsprosse, verschieden verhalten. Es soll dies später geschehen.

Die Blätter von U. minor und exoleta verhielten sich von denen von U. vulgaris insofern verschieden, als an ihnen nur an der Blasenbasis Adventivsprosse auftraten (Fig. 4). Diese stellten sich bei U. minor nach 10 Tagen, bei U. exoleta teilweise noch früher ein. Die Schläuche selbst gingen bei U. minor meist rasch zugrunde (auch bei U. exoleta sind sie empfindlicher als die übrigen Blatteile), und die Adventivsprosse standen dann an den Stummeln. In den Blattgabeln, welche bei U. vulgaris nach dem Obigen die bevorzugten Ursprungsstellen für die Adventivsprosse darstellen, traten sie bei den beiden genannten Arten nicht auf. Dafs aber auch bei ihnen hier sozusagen Stellen zweiter Ordnung für die Adventivsprossungbildung vorhanden sind, ergab sich aus anderen Wahrnehmungen. Diese sollten zeigen, ob bei diesen Utricularien dann, wenn an den Blättern keine Schläuche vorhanden sind, die Adventivsprofsbildung auf bestimmte Stellen beschränkt ist. Zur Entscheidung dieser Frage wurden einerseits abgetrennte blasenlose Stücke von U. exoleta, andrerseits die Winterknospenblätter von U. minor benützt.

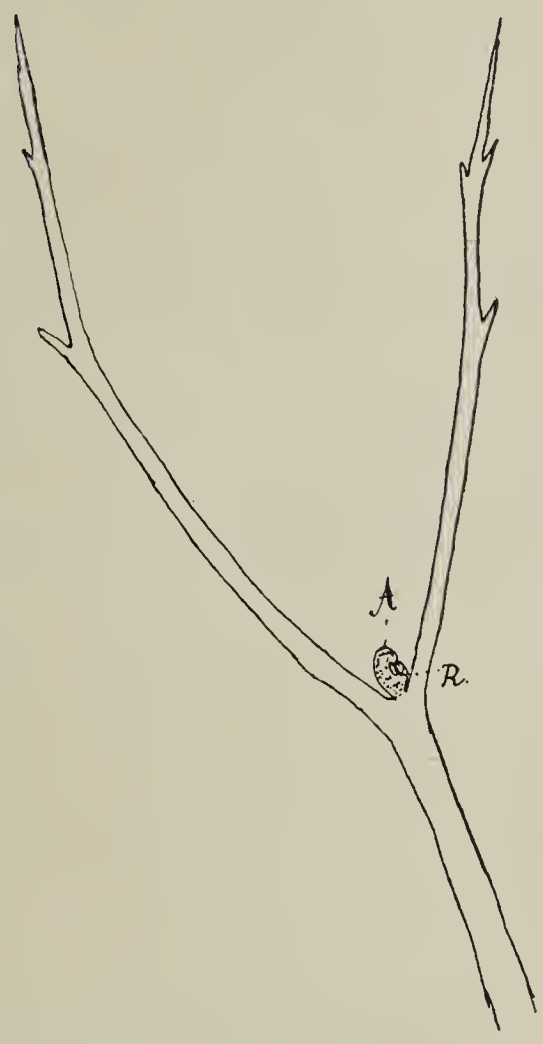

Fig. 5. U. exoleta. Abgeschnittene Blattgabel, die einen Adventivsprofs *A* (mit Anlage einer „Ranke“ *R*) entwickelt hat.

---

1) Für andere Arten, z. B. U. reticulata, habe ich dies früher schon beschrieben. Vgl. Goebel, IV.

Kleine abgetrennte Blattstücke von U. exoleta gingen leicht zugrunde. Aber Fig. 5 zeigt eine isolierte Blattgabel, in der ein Adventivsprofs (*A*) sich gebildet hatte. (Er ist mit einem Seitensprofs *R* versehen, was ihm eine gewisse Habitusähnlichkeit mit einer jungen Blase verleiht, die aber nur eine ganz oberflächliche ist.)

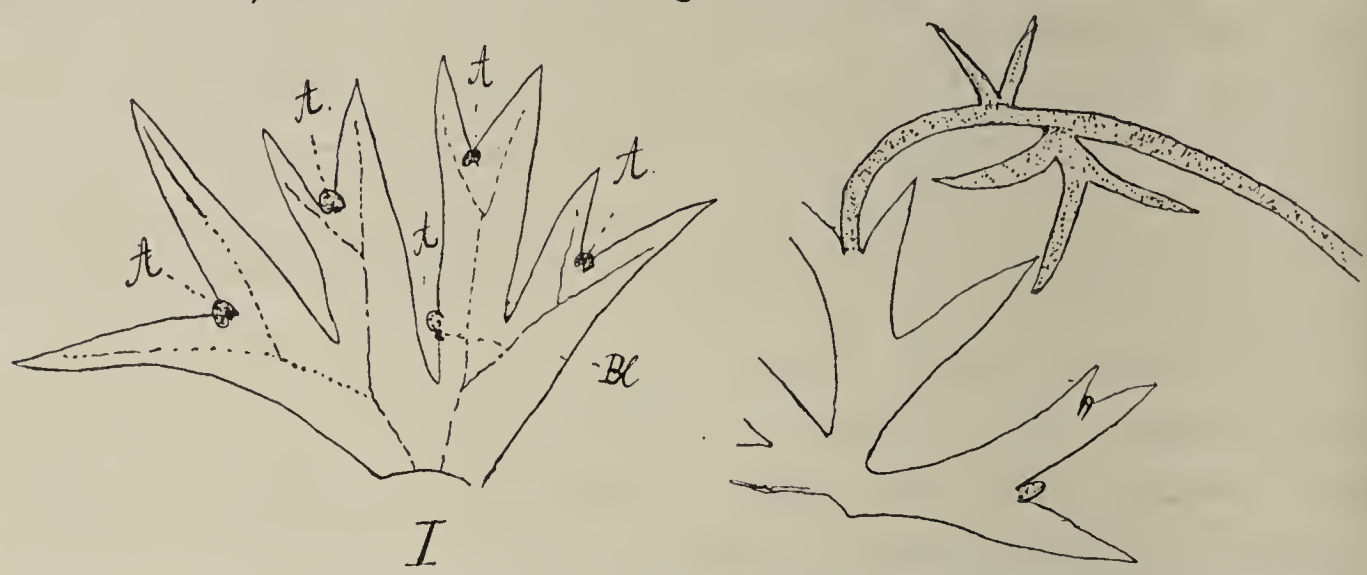

Fig. 6. U. minor. Winterblätter mit Adventivsprossen *A*; *Bl* rudimentärer Schlauch (Blatt) (vergr.).

Bei U. minor wurden die Winterblätter benutzt. Bekanntlich sind diese als Schutz- und Speicherorgane für die überwinternde Sprofsspitze ausgebildet. Sie haben breitere und kürzere Teile als die Sommerblätter und die Schlauchbildung unterbleibt mit Ausnahme einer einzigen frühzeitig stehenbleibenden Schlauchanlage; möglich, dafs diese manchmal auch ganz fehlt.

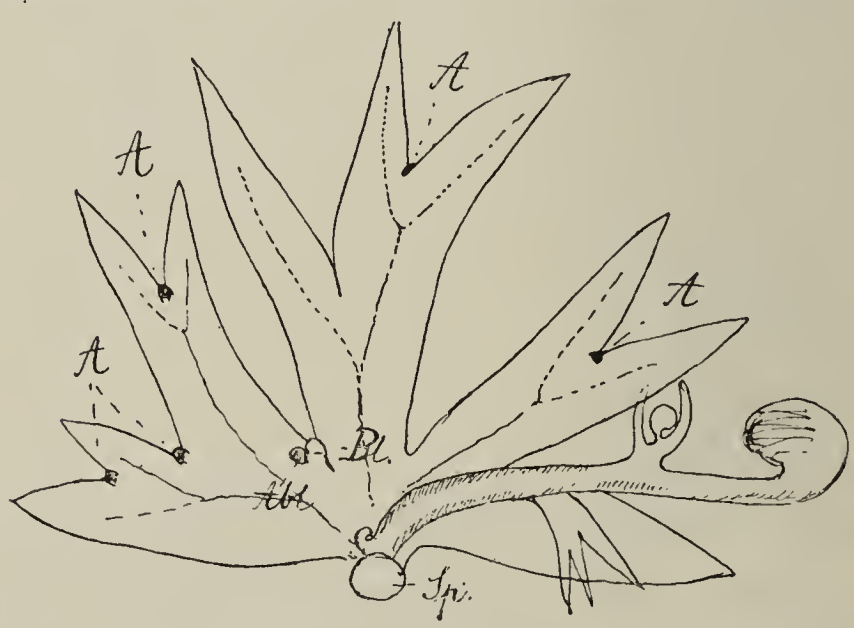

Fig. 7. U. minor. Blatt einer Winterknospe. Aufser den gabelständigen Adventivsprossen *A* und dem an der Basis der rudimentären Blase *Bl* entsprungenen *Abl* hat sich noch ein Achselsprofs entwickelt. *Sp* Stück der Sprofsachse, an welcher das Blatt safs (vergr.).

Die Blätter der Winterknospe — sie seien kurz als Winterblätter bezeichnet — brauchen, wie es scheint, länger, ehe sie Knospen bilden, als die Sommerblätter. Doch habe ich darauf nicht eingehender geachtet; man müfste beide unter gleichen äufseren Verhältnissen kultivieren, um mit Sicherheit angeben zu können, ob wirklich das Verhalten ein zeitlich verschiedenes ist. Die Frage interessierte mich nicht näher, deshalb wurde auch kein Versuch zu ihrer Beantwortung

gemacht. Vielmehr handelte es sich nur darum, ob und wo Adventivsprosse entstehen würden. Sie zeigten sich an den erwarteten Stellen. Nämlich einmal in den Blattgabeln und sodann an der Basis der Schlauchanlage (Fig. 6). Blätter, an denen ein Stückchen Sprofsachse geblieben war (Fig. 7), wiesen auch an der Basis des Blattes einen Sprofs auf. Diese Fälle mögen aber hier ausscheiden, da sie wahrscheinlich auf Entwicklung eines „Achselsprosses“ zurückzuführen sind. Fig. 6 zeigt die Verteilung der Adventivsprosse. Es tritt nicht in jeder Blattgabel einer auf, aber doch in den meisten. Diese Blätter zeigen also gleichfalls die Blattgabeln als Entstehungsorte zweiter Ordnung; es ist bemerkenswert, dafs an der Blase ein Adventivsprofs entsteht, obwohl sie gar nicht zur vollen Entwicklung gelangt, sondern verkümmert ist. Die an diesen Winterblättern entstandenen Sprosse zeigten zum Teil in ihren ersten Blättern insofern eine Annäherung an die Winterblattform, als diese mit breiten, flachen Zipfeln versehen und oft (nicht immer) ohne Schläuche waren (Fig. 6 rechts oben). Indes liegt eine konstante Beeinflussung der Blattgestaltung der Adventivsprosse durch die Beschaffenheit des Blattes, an welchem sie entstehen, hier offenbar nicht vor.

Bei U. intermedia konnten an isolierten Winterblättern zwar in einzelnen Gabeln Sprofsanlagen beobachtet werden, aber diese trieben nicht aus, während eine Entwicklung von Axillarsprossen an den Winterknospen leicht zu erzielen war. Diese zeigten in ihren ersten Blättern insofern zum Teil (aber nicht immer) eine Annäherung an die Winterblattform, als sie wie diese Büschel von Stachelhaaren zeigten, die sich bei den weiter entwickelten Blättern verloren, um einzelnen Stachelhaaren Platz zu machen.

Zunächst geht also aus dem Mitgeteilten hervor, dafs die Blätter der untersuchten Wasser-Utricularien sich insofern übereinstimmend verhalten, als sie Adventivsprosse alle leicht und meist in gröfserer Anzahl infolge der Abtrennung hervorbringen. Diese Sprosse treten in den Gabeln des Blattes oder am Blasenstiel auf. Letzterer Ort ist bei U. minor und U. exoleta der bevorzugte, aber die Sprofsbildung in den Gabeln kann auch hier hervorgerufen werden durch Beseitigung der Blasen, eine Beseitigung, die bei den Winterblättern schon von der Pflanze selbst besorgt wird.

Isolierte Stücke der „Sprofs“achse von U. exoleta und anderen Wasser-Utricularien gingen stets ohne Adventivsprofsbildung zugrunde.

Es fragt sich nun weiter, ob die Adventivsprofsbildung auch bei Blättern, welche noch an der Pflanze festsitzen, hervorgerufen werden

kann. Da in einer früheren Mitteilung [1]) gezeigt werden konnte, dafs an Begoniablättern, welche sonst — von Ausnahmefällen abgesehen — nur nach Abtrennung von der Pflanze Adventivsprosse erzeugen, diese auch an Blättern, die nicht von der Sprofsachse getrennt werden, hervorgerufen werden kann, wenn man alle Sprofsvegetationspunkte beseitigt, so lag es nahe, dieselbe Methode auch bei Utricularia anzuwenden.

Es wurden am 13. Oktober eine Anzahl von Sprofsstücken von U. exoleta mit Blättern in Nährlösung gebracht. Die zu dieser Zeit sichtbaren Sprofsvegetationspunkte wurden beseitigt. Es entwickelte sich aber zunächst, wie zu erwarten war, eine Anzahl weiterer Sprofsvegetationspunkte, so dafs schliefslich wohl jedes Blatt einen Achselsprofs angelegt hatte, was sonst nicht der Fall ist. Alle diese Sprosse wurden beseitigt. Schon nach drei Wochen — also in bei weitem kürzerer Zeit als bei Begonia — trat das erwartete Resultat ein: es bildeten sich „Adventivsprosse" auf den Blasen der Blätter, bei zwei Blättern in den Blattgabeln. Solche Adventivsprosse hatte ich an nicht abgetrennten Blättern von U. exoleta vorher nicht beobachtet; es ist aber wohl möglich, dafs sie hier ebenso wie bei U. vulgaris vorkommen. Namentlich wird man an alten Blättern Aussicht haben, sie zu finden. Jedenfalls aber waren sie bei den untersuchten Sprossen vorher nicht vorhanden. Ich finde also für Utricularia exoleta die Anschauungen bestätigt, zu denen ich früher gelangt war, nämlich die, dafs hier ebenso wie bei Farnprothallien, Bryophyllum, Begonia usw. Korrelationsverhältnisse das Auftreten (oder bei Bryophyllum die Entwicklung) der „Adventivsprosse" bestimmen. So lange die normalen Sprofsvegetationspunkte vorhanden und in kräftiger Tätigkeit sind, treten die blattbürtigen Adventivsprosse nicht auf oder entwickeln sich nicht, wohl aber tritt dies ein, wenn man die normalen Vegetationspunkte entfernt oder das Blatt abtrennt. Es wird unten ein ganz analoger Fall von U. montana mitzuteilen sein, und es soll später auf die Bedeutung dieser Tatsachen eingegangen werden.

Hier sei nur auf eines noch hingewiesen. Für Bryophyllum wurde gezeigt, dafs die Unterbrechung der Leitungsbahnen genügt, um die Entwicklung der blattbürtigen Sprofsanlagen hervorzurufen, Diesen Versuch an den Wasserblättern von Utricularia auszuführen, ist kaum möglich, weil die Blattzipfel zu dünn sind. Indes darf wohl angenommen werden, dafs hier dasselbe Verhalten anzunehmen ist.

---

1) Flora 92. Bd. pag. 132 ff.

Ist dies der Fall, so können wir weiter schliefsen, dafs das Ausschlaggebende die Unterbrechung des Siebteils der Leitbündel oder der Bündelscheide sein wird, denn der Gefäfsteil ist bei den Wasser-Utricularien so wenig entwickelt, dafs er kaum in Betracht kommen kann.

Dafs auch andere Wasser-Utricularien mit denen der oben beschriebenen Arten übereinstimmende Regenerationserscheinungen zeigen werden, ist nicht zu bezweifeln. Für die nordamerikanische U. inflata habe ich früher [1]) schon angegeben, dafs Adventivsprosse auf den intakten Blättern auftreten und zwar in den Gabeln; an den Blasen habe ich sie hier nie gesehen.

Bemerkenswert ist, dafs die Adventivsprosse am festsitzenden Blatt hier schon auftreten können, ehe es ausgewachsen ist, also ehe die Zellen in den Dauerzustand übergegangen sind. Man findet an Blättern, deren Blasen noch nicht $^1/_4$ ihrer späteren Gröfse erreicht haben, schon „Adventivsprosse" mit stark eingerolltem Vegetationspunkt und mehreren Blattanlagen (vgl. z. B. die Abbildung Fig. 100 auf Taf. XIII a. a. O.). Ganz Ähnliches — Auftreten von „Adventivsprossen" an noch nicht in den Dauerzustand übergegangenen Teilen — wird für U. montana zu berichten sein. Es sind dies Tatsachen, die aufs neue zeigen, dafs die neuerdings auch von Winkler [2]) aufrecht erhaltene Trennung der Regeneration und der Bildung von Knospen aus meristematisch gebliebenen Blattzellen eine künstliche ist.[3]) Die Adventivsprosse stehen bei U. inflata deutlich auf eine Seite des Blattes verschoben. Dafs sie früh schon auftreten, zeigt nicht nur die Entwicklungsgeschichte, sondern auch die Tatsache, dafs in vielen Fällen sich ein von der Leitbündelgabelung unterhalb des Ursprungsortes des Adventivsprosses nach diesem hin abzweigender Leitbündelast besonders deutlich nachweisen liefs. Die Frage, ob das Vorkommen solcher blattbürtiger Sprosse bei U. inflata regelmäfsig eintritt oder ob es von bestimmten, nicht stets vorhandenen Bedingungen abhängt, bedarf näherer Untersuchung; ich konnte sie nicht entscheiden, da mir nur Reste des früher benützten Alkoholmateriales vorlagen. Sollte die Untersuchung lebender Pflanzen ergeben, dafs an ihnen „Adventivsprosse" regelmäfsig auftreten, so würden die Wasser-Utricularia-Arten ähnliche Verschiedenheiten wie die Begonia-Arten zeigen. Von ihnen wurde früher erwähnt, dafs

1) Goebel, IV pag. 90 und 91.

2) In seiner unten zu zitierenden Torenia-Arbeit.

3) Vgl. Goebel, Flora 1903 pag. 132 ff.

B. sinuata u. a. spontan Adventivsprosse auf der Spreitenbasis bilden, während letztere bei Blättern von Begonia Rex u. a. nur nach der Abtrennung auftreten.

3. Land-Utricularien.

Sowohl U. montana als U. longifolia[1]) gehören zu den Arten mit kurzgestielten, langgestreckten, durch Spitzenwachstum ausgezeichneten Blättern. Das Spitzenwachstum tritt äufserlich auch dadurch hervor, dafs die Spitze des noch nicht ausgewachsenen Blattes

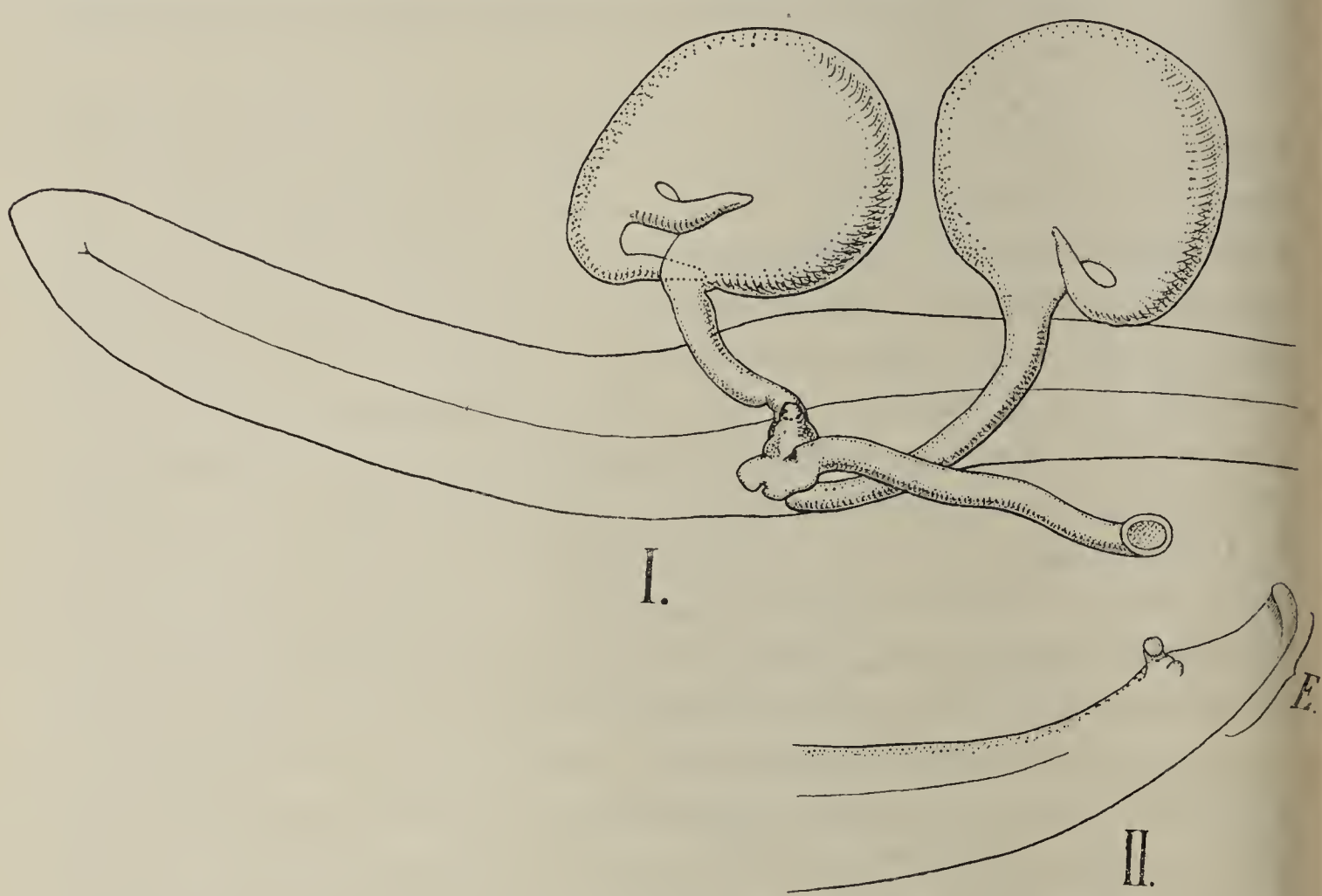

Fig. 8. U. montana. Blätter zweier Keimpflanzen, welche spontan einen Adventivsprofs auf der Blattmitte gebildet hatten. I. altes, II. junges Blatt, etwas schief von oben. *E* die weiterwachsende Blattspitze.

nach oben eingerollt ist. Dafs spontan auf dem ersten Blatt der Keimpflanze von U. montana nicht selten ein Adventivsprofs und zwar nahe der Spitze auftritt, habe ich früher mitgeteilt;[2]) es wurden an diesem Primärblatt gelegenlich auch mitten auf der Blattfläche Sprosse

1) Lebendes Material von U. longifolia verdanke ich der Direktion des botanischen Gartens in Marburg, wo die Pflanze dank der Pflege durch einen so ausgezeichneten Kultivateur, wie Herr Garteninspektor Siber es ist, sich erhalten hat.

2) Flora 1889 pag. 40; Pflanzenbiol. Schilderungen II, 1891, pag. 147 mit Abbildung.

beobachtet[1]), an älteren Blättern dagegen nicht. Es handelt sich bei den hier mitzuteilenden Untersuchungen um das Verhalten der Blätter älterer Pflanzen. Auch diese sind in hohem Grade regenerationsfähig. Beide Arten stimmen darin überein, dafs die Adventivsprosse nicht wie sonst an der Basis, sondern an der Spitze entstehen. In Fig. 9 ist ein Blatt von U. montana dargestellt, welches vollständig ausgewachsen war. Es wurde auf feuchten, mit Nährstofflösung getränkten Torf gelegt und hatte nach kurzer Zeit an seiner Spitze einen Adventivsprofs entwickelt. Nicht selten treten auch mehrere auf; sie stehen dann alle auf der Oberseite des Blattes. So stellt z. B. Fig. 10 ein Blatt dar, dessen Spitze (durch Punktierung angedeutet) braun und abgestorben war.

Hinter ihr haben sich die Adventivsprosse entwickelt, in einem anderen Falle zählte ich deren 15. Adventivsprosse bildeten sich auch, wenn mit der Spitze noch eingerollte Blätter abgeschnitten und feucht gehalten wurden, also wie bei den oben erwähnten Keimpflanzen aus „embryonalen", noch nicht in den Dauerzustand übergegangenen Zellen. — Es wurde versucht, die Entwicklung von Adventivsprossen auch an Blättern hervorzurufen, welche im

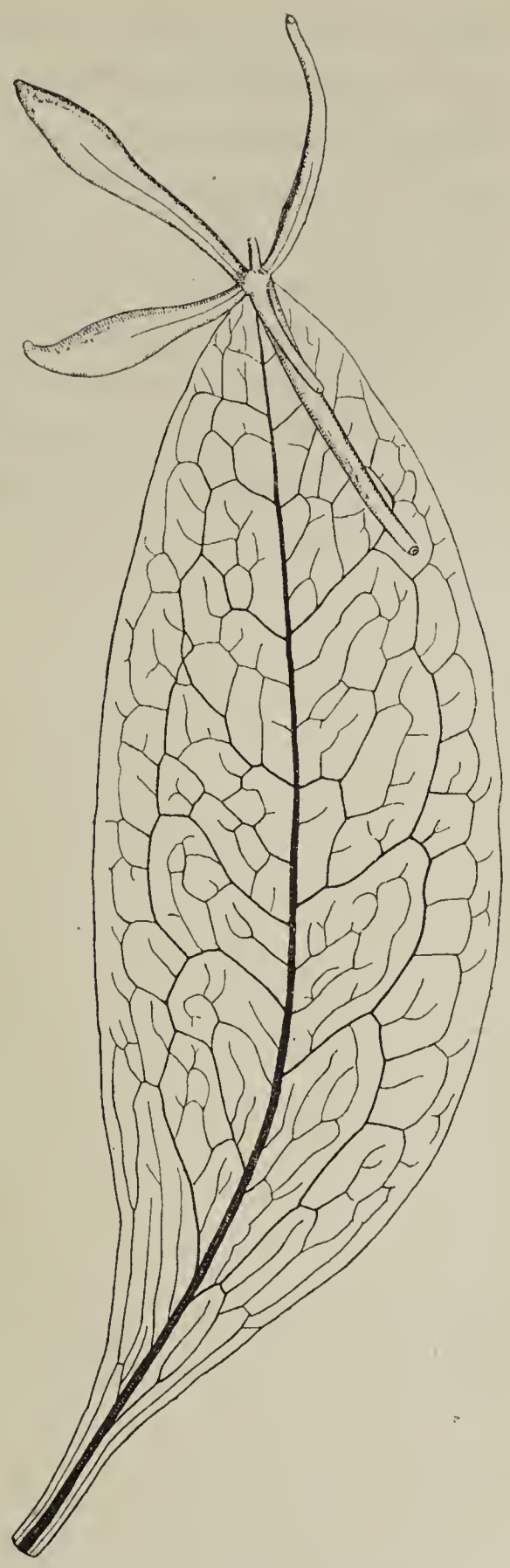

Fig. 9. U. montana. Abgetrenntes Blatt mit spitzenständigem Adventivsprofs (4fach vergr.).

1) Ann. du jardin bot. de Buitenzorg Vol. IX pag. 63. Ich finde bei Untersuchung meiner alten Präparate, dafs diese Beobachtung nicht so zu deuten ist, als ob aus Dauergewebe am Primärblatt ein Adventivsprofs hervorgegangen wäre. Vielmehr entsteht er (Fig. 8) nahe der Blattspitze aus embryonalem Gewebe. Die Blattspitze wächst (*E* Fig. 8 II) aber weiter, und so findet man an älteren Blättern entfernt von der Blattspitze eine Sprofsanlage (Fig. 8 I), welche dem Mittelnerv aufsitzt.

Zusammenhang mit der Pflanze blieben. Zu diesem Zweck wurde von einer jungen (aus einem Adventivsprofs entwickelten) Pflanze der Vegetationspunkt entfernt. Nach kurzer Zeit erschien ein Adventivsprofs auf der Spitze des Blattes, welches der Pflanze gelassen worden war, ein Verhalten, welches mit dem oben für U. exoleta geschilderten ganz übereinstimmt. Man könnte hier allerdings die Beweiskraft des Versuches anzweifeln, da er nur einmal ausgeführt wurde und bei Keimpflanzen (wie früher nachgewiesen) auch spontan an dem ersten Blatte sich Adventivsprosse bilden können. Mein Material erlaubte mir nicht, den Versuch öfter zu wiederholen, aber ich bin überzeugt,

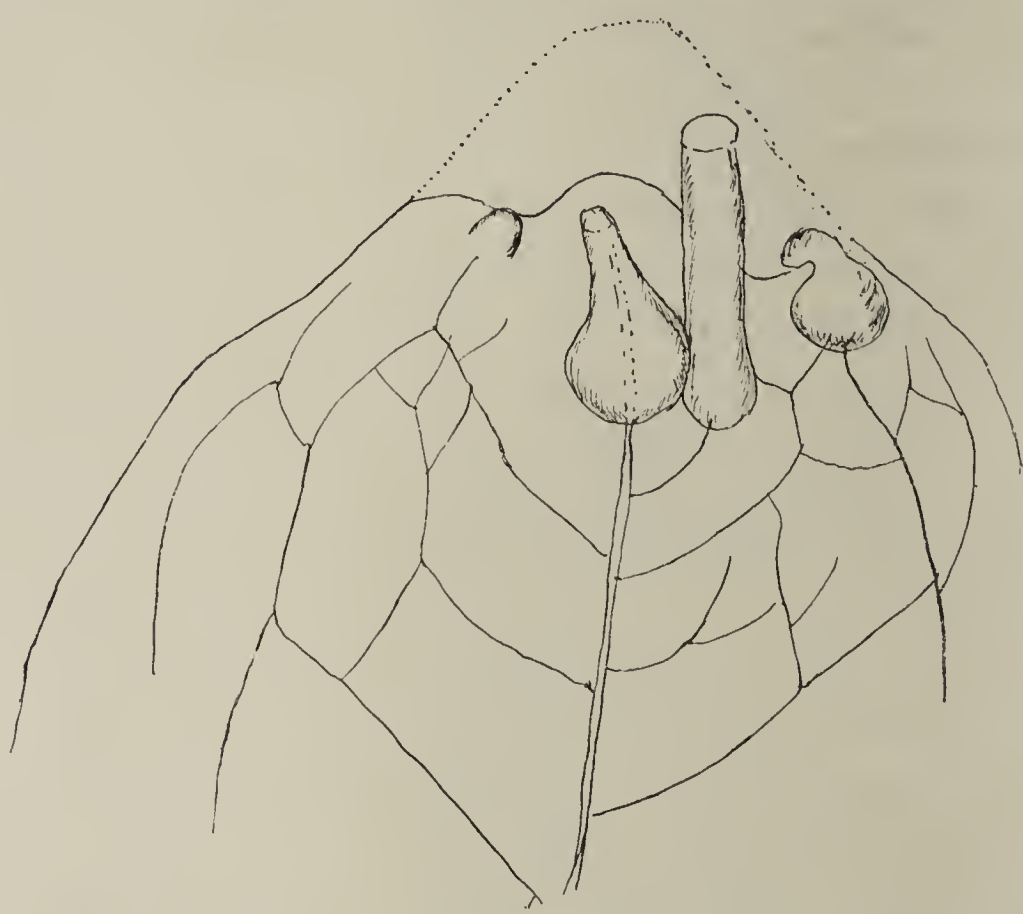

Fig. 10. U. montana. Blattspitze mit Adventivsprossen. Die Spitze selbst war abgestorben (durch Punktierung angedeutet); die Adventivsprosse haben sich weiter hinten gebildet (vergr.).

dafs das Resultat sich auch bei öfterer Wiederholung gleich bleiben würde. Dagegen ist fraglich, ob sich auch bei älteren Blättern dasselbe ergeben würde. Die Tatsache, dafs die Primordialblätter leichter zur Regeneration neigen, ist ja oben hervorgehoben worden.

U. longifolia verhält sich ganz ähnlich. Sämtliche fünf zunächst ausgelegten Blätter bildeten nahe der Blattspitze Adventivsprosse (Fig. 11). Aufserdem kommt hier, ebenso wie bei U. montana, offenbar auch ein direktes Weiterwachsen der Spitze vor, was auch bei nicht abgeschnittenen Blättern eintreten kann. An einem Blatt wurde die Spitze, an der schon Adventivsprosse angelegt waren, entfernt; es entstanden jetzt nahe dem apikalen Rande der Schnittfläche eine

ganze Reihe von Adventivsprossen (Fig. 12). Es ist hier also zunächst im obersten Teil des Blattes eine gewisse Polarisierung vorhanden, indem die Adventivsprosse am unverletzten Blatte zunächst der Spitze auftreten. Durch Abtragung der Spitze kann die Entstehung weiter nach hinten verlegt werden; nach unten zu nimmt die Regenerationsfähigkeit offenbar ab, denn Blätter von U. montana und longifolia, denen ein 1—2 cm langes Stück der Spitze genommen worden war, gingen zugrunde, ohne Adventivsprosse zu bilden, mit Ausnahme eines einzigen, welches nahe dem vorderen Rande, aber erst nach längerer Zeit, einige Adventivsprosse bildete (Fig. 13). Möglich also, dafs das Unterbleiben der Regeneration bei den anderen

Fig. 11. U. longifolia. Spitzen zweier abgeschnittener Blätter, welche Adventivsprosse gebildet haben. Bei I scheint die Blattspitze direkt weiter gewachsen zu sein (vergr.)

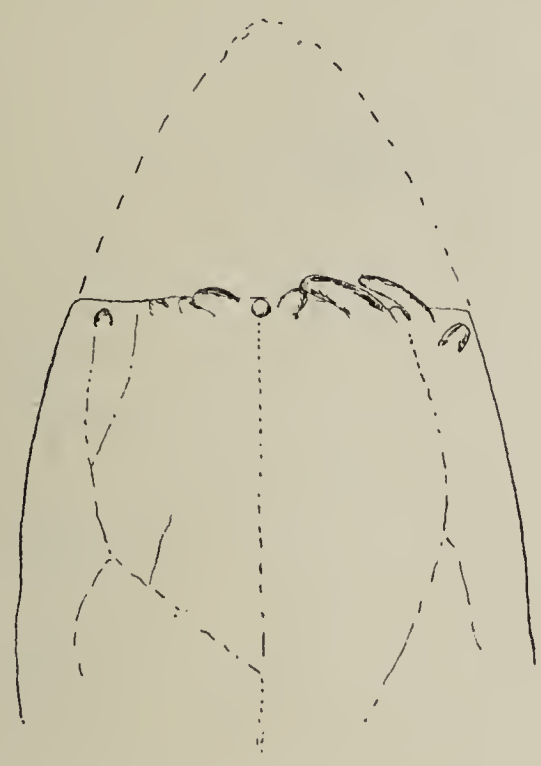

Fig. 12. U. longifolia. Blatt, dessen Spitze (etwa $1^1/_2$ mm lang) abgetrennt war (durch Punktierung angedeutet). Hinter der Spitze hat sich eine Anzahl von Adventivsprossen gebildet. Einige (aber nicht alle) Blattnerven durch Punktierung angedeutet.

darauf beruhte, dafs sie für tiefergreifende Verletzungen besonders empfindlich sind und nicht regenerieren, weil sie infolge der Verletzung absterben, was ja, wie oben hervorgehoben, auch bei anderen Regenerationsversuchen zu beachten ist. An dem Resultat, dafs diese Blätter sich ganz anders verhalten als die anderer Pflanzen wird dadurch nichts geändert.

Vielmehr ergibt sich aus den angeführten Tatsachen, dafs bei U. montana und U. longifolia bei der Regeneration nicht wie sonst die Basis, sondern die Spitze des Blattes bevorzugt ist, und dafs dies namentlich bei U. longifolia auch an Stücken des Blattes hervor-

tritt. Nur einmal habe ich ein Blattstück von U. longifolia beobachtet, an dessen Basis die Adventivknospen auftraten. Das Stück war 1 cm lang und etwa 1 cm hinter der durch den Schnitt entfernten Blattspitze abgeschnitten. Worauf diese Ausnahme beruhte (die einzige unter etwa 10 Blättern resp. Blattstücken, welche mir zur Verfügung standen), vermag ich nicht zu sagen, doch sei hier daran erinnert, dafs man auch sonst eine „Umkehrung der Polarität“ dann beobachtet hat, wenn die Regeneration an dem eigentlich dafür disponierten „Pole“ verhindert war.[1]) Diese Verhinderung braucht ja nicht immer eine mechanische zu sein. Man köunte sich z. B. denken, dafs das apikale Ende dadurch, dafs an der ursprünglichen Blattspitze schon Adventivsprosse aufgetreten waren, erschöpft war. Indes wird sich nur durch Untersuchung eines reichlicheren Materials, das eine entsprechende Variation der Versuche gestattet, darüber Aufklärung schaffen lassen. Jedenfalls kann der bis jetzt ganz vereinzelt stehende Fall zunächst eben nur als eine der Aufklärung bedürftige Ausnahme betrachtet werden.

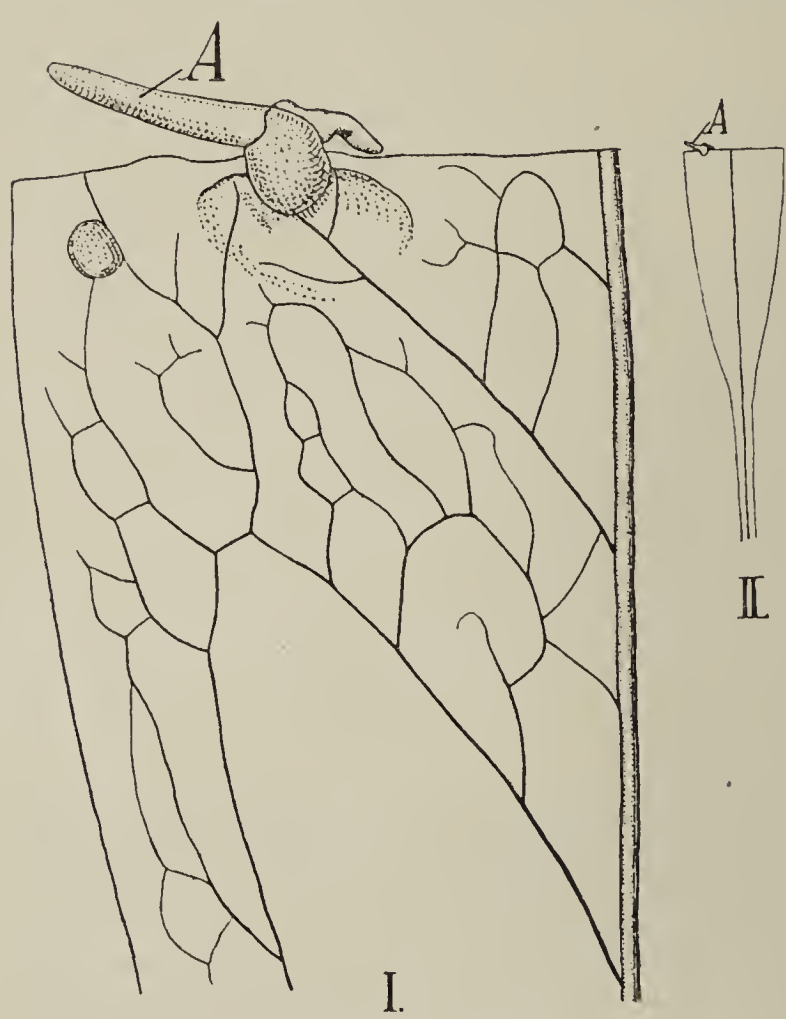

Fig. 13. U. longifolia. Blatt mit Adventivsprofs (*A*) an der apikalen Schnittfläche. (II nat. Gr., I 23fach vergr.)

Bei U. montana sowohl, als bei U. longifolia traten die Adventivsprosse oberhalb eines Blattnerven auf. Wenn also eine Beziehung zu den Blattnerven hier erkennbar ist, so braucht sie doch mit der Tatsache, dafs diese als Leitungsbahnen dienen, nicht direkt zusammenzuhängen. Es wäre möglich, dafs die Beschaffenheit der Epidermiszellen (und der anschliefsenden Mesophyllzellen) oberhalb der Blattnerven ausschlaggebend ist. Erstere sind ja — wie schon das Unterbleiben der Ausbildung von Spaltöffnungen oberhalb der Blattnerven in vielen Fällen zeigt — hier weniger differenziert

1) Vgl. z. B.: Die Wurzeln von Taraxacum. Biol. Centralblatt Bd. XXII pag. 492.

als an anderen Stellen des Blattes. Andrerseits spricht doch manches dafür, dafs die Bevorzugung der Leitbündel mit deren Funktion als Leitungsbahnen in Beziehung steht.

An abgeschnittenen Blättern von Polypompholyx (es waren die Primärblätter von Keimlingen, welche aus fünf Jahre alten, in Australien gesammelten Samen sich noch in Menge entwickelten) konnte ich Regeneration nicht erzielen, obwohl sie lange frisch blieben. Von anderen Land-Utricularien seien hier noch einige früher gemachte Notizen angeführt. An den Primärblättern von U. reniformis wurde das spontane Auftreten von Adventivsprossen beobachtet[1]; ihre Stellung entsprach der für U. montana und longifolia oben angeführten, d. h. sie befanden sich auf der Oberseite nahe der Spitze. An Blättern älterer Pflanzen traten spontan keine Adventivsprosse auf.

Die kleinen nierenförmigen Blätter von U. reniformis waren öfters[2]) ganz mit Adventivsprossen bedeckt. Eine Polarität war hier also, wenigstens im fertigen Zustande, nicht nachweisbar. Andere Utricularia-Arten bringen normal Sprossungen am Blatte hervor. Bei U. „coerulea" treten diese in akropetaler Reihenfolge auf, der Tatsache entsprechend, dafs der Gipfel des Blattes lange embryonalen Charakter beibehält. Es bilden sich diese Sprossungen auf der Blattunterseite von U. coerulea teils als „Ausläufer", teils als Blätter aus (Fig. 14), ich möchte diese aber nicht als „Adventivblätter" bezeichnen, wie dies neuerdings Winkler[3]) tut, weil sie, wie

Fig. 14. Blatt von U. coerulea (schwach vergr.). Es haben sich in akropetaler Reihenfolge entwickelt: Zwei Blasen (*Bl*), ein Ausläufer (*Al*) und zu oberst eine noch nicht differenzierte, wahrscheinlich stehen bleibende Anlage.

1) V, pag. 143.

2) V, pag. 150.

3) Winkler, Regenerations-Sprofsbildung auf den Blättern von Torenia asiatica L. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XXI, 1903, pag. 102.

erwähnt, in nach der Blattspitze fortschreitender Reihenfolge normal angelegt werden (wenn auch bei manchen Blättern die Anlagen unterdrückt werden), ebenso wie dies bei den Blasen der Fall ist, an deren Stelle Ausläufer resp. Blätter auftreten können. Bei U. reticulata stehen „Adventivsprosse“ häufig in der Nähe der Blasen gegen den Blattrand hin; diese Sprosse werden aber sehr früh, offenbar im embryonalen Teile des Blattes, angelegt; man kann sie als eine Art Achselsprosse der Blasen betrachten. Ebenso stehen bei U. rosea „Adventivsprosse“ häufig neben der Blasenbasis, auf der der Blattspitze abgewandten Seite, wie ja auch die Achselsprosse der Blätter an Ausläufern auf der der Ausläuferspitze abgewandten Seite stehen. Derartige Blätter wie die von U. rosea (und teilweise U. reticulata) nähern sich schon so sehr den Ausläufern, dafs man, wenn Sprosse an ihnen auftreten, kaum mehr von Adventivsprossen sprechen kann. Wie sich solche Blätter, deren normale Anlagen zerstört sind, bei der Abtrennung verhalten, kann nur experimentell festgestellt werden.

Vergleichen wir die im Vorstehenden beschriebenen Tatsachen untereinander und mit den sonst für Regenerationserscheinungen an Blättern bekannten, so wäre folgendes hervorzuheben:

1. Auch bei Utricularia hat sich gezeigt, dafs die Ursache für das Auftreten von Adventivsprossen gegeben wird nicht durch die Trennung der Blätter von der Sprofs a c h s e, sondern von den normalen Sprofs v e g e t a t i o n s p u n k t e n; es konnte an mehrere Zentimeter langen Sprofsstücken Adventivsprofsbildung an den Blättern erzielt werden, wenn die Sprofsvegetationspunkte alle entfernt wurden. Daraus wurde dann geschlossen, dafs, wenn an alternden Blättern von U. vulgaris auch an unverletzten Pflanzen Adventivsprofsbildung eintrete, dies darauf beruhe, dafs die Verbindung zwischen Sprofsvegetationspunkten und Blatt eine weniger wirksame sei als an einem kräftig vegetierenden Blatt.[1]) Dafür lassen sich ja auch sonst Beispiele anführen. So das Verhalten der Farnprothallien. An diesen kann man bekanntlich reichlich Adventivsprofsbildung erhalten, wenn man den Vegetationspunkt zerstört oder wenn er gestört wird. Prothallien von Hemitelia capensis, welche ich von ihrem früheren Standort loslöste und auf Torf übertrug, bildeten eine Menge von Adventivprothallien: beim Übertragen war die Lebenstätigkeit, sozusagen der „Tonus“, des ganzen Prothalliums gestört worden, der Vegetationspunkt zeitweilig inaktiviert. Später wuchs er dann kräftig weiter. Dem entspricht

1) Wie man sich das Verhalten von U. inflata zurechtlegen könnte, mag hier unerörtert bleiben aus den oben angeführten Gründen.

auch das für alternde Osmundaprothallien früher Angeführte. Das Verhalten von Utricularia ist aber deshalb von besonderem Interesse, weil bei dieser untergetaucht lebenden Wasserpflanze ein Umstand wegfällt, den man bei Landpflanzen mehrfach als für die Entwicklung von Adventivbildungen besonders wichtig betrachtet hat, die Wasserzufuhr. Man kann bekanntlich an manchen Pflanzen die Entwicklung der Adventivsprosse oder Adventivwurzeln an der unverletzten Pflanze durch Wasserzufuhr oder Transpirationshemmung hervorrufen resp. beschleunigen (Biol. Centralbl. XXII pag. 393). Aber das ist keineswegs allgemein der Fall, sondern, soweit ich sehen kann, eine Eigentümlichkeit von Pflanzen, welche wenigstens zeitweilig feuchte Standorte bewohnen. Hier ist die Verbindung (wenn ich dies Bild gebrauchen darf) zwischen den „Adventiv"-Anlagen und den normalen eine lockere; es genügt, den ersteren bestimmte Wachstumsbedingungen zur Verfügung zu stellen, um sie zur Entfaltung zu bringen. Aber wenn Klebs[1]) neuerdings derartige Fälle in den Vordergrund gestellt hat, so ist dies, wie ich früher[2]) schon kurz betonte, doch eine einseitige Auffassung des Regenerationsproblems. Der Satz Klebs': „Wenn durch eine Verletzung oder eine Abtrennung Wurzeln oder Knospen sich entfalten oder direkt neugebildet werden, so geschieht es deshalb, weil durch die Abtrennung gerade diejenigen Bedingungen geschaffen werden, die an und für sich unter allen Umständen die betreffenden Bildungsprozesse herbeiführen müssen", sagt, wie mir scheint, auf der einen Seite zu viel, auf der anderen zu wenig. Zu viel, weil er die für einige unter bestimmten äufseren Bedingungen lebenden Pflanzen geltenden Verhältnisse verallgemeinert, zu wenig, weil er nicht betont, dafs die Bedingungen sind: einerseits die Aufhebung einer durch den Verband mit anderen Organen erfolgenden Hemmung, andererseits das Vorhandensein bestimmter äufserer Faktoren. Die letzteren sind bei einer Utricularia exoleta, die alle ihre Vegetationspunkte noch hat, dieselben wie bei einer, welcher die Vegetationspunkte genommen wurden. Die erstere hat keine blattbürtigen Adventivsprosse, die letztere bringt sie hervor. Geändert ist also nur die innere Konstellation, nicht die äufsere. Es sind also für verschiedene Pflanzen (vielleicht auch für die verschiedenen Entwicklungsstadien einer und derselben Pflanze) verschiedene Bedingungen für die Entwicklung oder Neubildung von Organen mafsgebend.

2. Die Utriculariablätter zeigen, dafs die Regenerationsfähigkeit

1) Klebs, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
2) Flora 92. Bd. pag. 499.

auf bestimmte Stellen lokalisiert ist. Zunächst drängt sich die Frage auf, womit es zusammenhängt, dafs die Blätter von U. longifolia und U. montana im Gegensatz zu dem sonstigen Verhalten die Regeneration an der Spitze, nicht an der Basis, vornehmen.

Es liegt am nächsten, diese Eigentümlichkeit mit dem Spitzenwachstum dieser Blätter in Zusammenhang zu bringen, eine Eigentümlichkeit, die es auch, wie früher hervorgehoben wurde,[1]) begreiflich erscheinen läfst, dafs manche Utriculariablätter sich zu Ausläufern verlängern können. Es wäre natürlich nur eine Umschreibung dieser Tatsache, wenn man sagen würde, derartige Blätter hätten eine „Tendenz“ zu unbegrenztem Wachstum. Vielmehr ist anzunehmen, dafs die jüngsten Zellen, die hier an der Spitze liegen, leichter in den embryonalen Zustand übergehen können als die älteren. Diese haben auch dann, wenn die Spitze entfernt ist, nach meinen bisherigen Erfahrungen nicht die Fähigkeit, einen Callus zu bilden. Ein Utriculariablatt unterscheidet sich dadurch von den blattähnlichen Kurztrieben anderer Pflanzen. Wenn man einen der einem gefiederten Blatt ähnlichen Sprosse von Phyllanthus lathyroides als Steckling benutzt, so bewurzelt er sich an der Basis und kann auch eine Zeitlang weiter wachsen, bildet aber schliefslich aus dem basalen Callus Adventivsprosse. Der Callus aber besteht aus embryonalen Zellen, welche zudem in der Nähe der gröfseren Leitungsbahnen liegen. Wir sahen ja auch, dafs noch nicht ausgewachsene Blätter von U. montana an der Spitze Sprosse erzeugen können, und haben darin einen Anhaltspunkt für die Annahme, dafs auch an „aus-

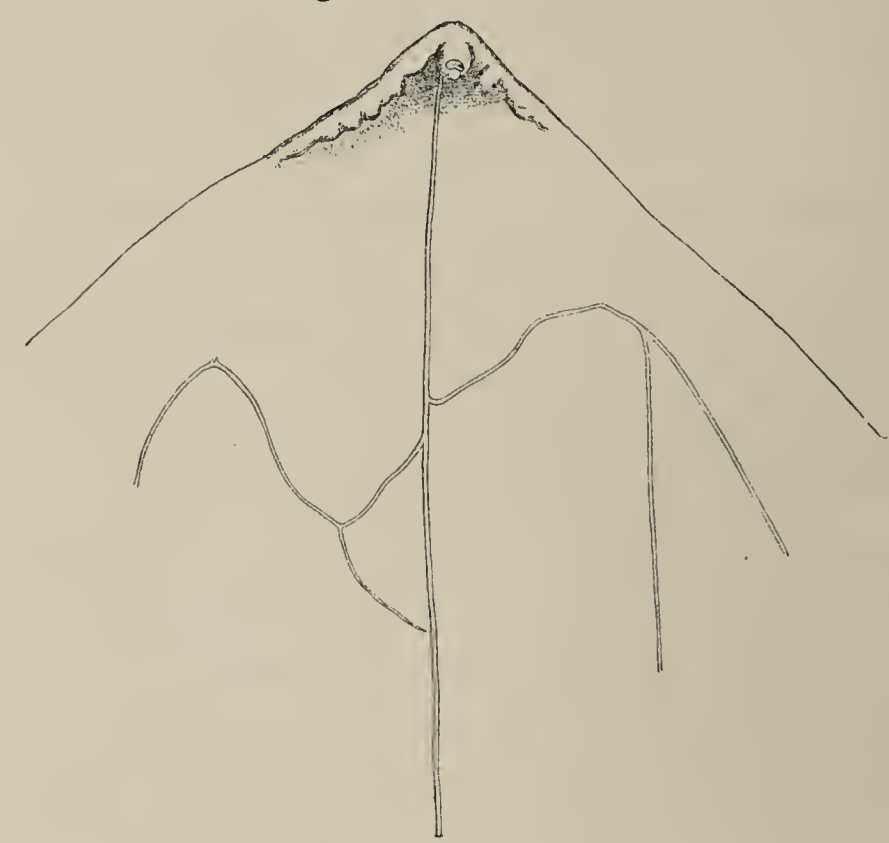

Fig. 15. Malaxis paludosa. Spitze eines Blattes, welche sich wulstig verdickt hat und eine Anzahl Adventivsprosse bildet, die, abgesehen von dem mittleren, nur kleine Höcker darstellen. (Schwach vergr.)

1) Vgl. I—V. Bei manchen Utricularien (z. B. U. Hookeri, vgl. Organographie pag. 445) und Polypompholyx ist die Dauer des Spitzenwachstums eine sehr kurze, resp. es tritt ganz zurück. Bei Formen mit langandauerndem Spitzenwachstum wie U. montana zeigt sich dies auch in der Einrollung der Blattspitze.

gewachsenen" Blättern die Zellen an der Blattspitze den „embryonalen" Charakter noch mehr als die weiter hinten gelegenen behalten.

Sieht man ab von der Bildung spitzenständiger Knospen an Farnblättern, so ist der einzige Fall von Lokalisierung der Adventivknospen auf die Blattspitze, welchen ich derzeit anzuführen wüfste, der von Malaxis paludosa.[1]) Es ist lange bekannt, dafs die Blätter dieser Orchidee an ihrer Spitze — meist in gröfserer Anzahl — wurzellose Adventivknospen hervorbringen, so lange sie noch mit der Pflanze in Verbindung sind. An den von mir untersuchten Pflanzen waren nur wenige Blätter ohne Adventivknospen. Von den Leitbündeln sind diese Knospen ziemlich weit entfernt (Fig. 15); wenn nur eine vorhanden ist, sieht man sie zwar in der Verlängerung eines Leitbündels auftreten, wo aber eine gröfsere Anzahl sich findet, die teils auf dem kapuzenförmig ausgehöhlten oberen Teil des Blattes, teils von hier aus nach den Blatträndern stehen, ist von einer räumlichen Beziehung zu den Blatträndern nichts zu bemerken. Hier ist die biologische Bedeutung der Stellung der Adventivknospen ohne weiteres klar: sie werden, da die Blätter von Malaxis ziemlich steil aufgerichtet sind, nach oben gehoben und können so einerseits leichter verbreitet werden, andererseits erfordert es, auch wenn sie an Ort und Stelle bleiben, keinen beträchtlichen Materialaufwand, um das erste Laubblatt ans Licht zu bringen, ein Vorteil, der besonders dann einleuchtet, wenn, wie dies oft der Fall ist, Malaxis von Torfmoosen umgeben wächst. Was die Entstehung der Adventivknospen anbelangt, so hat darüber Poulsen berichtet; er fand, dafs die Adventivknospen der Epidermis entspringen und weder Leitbündel noch Wurzeln besitzen; die Wasseraufnahme ist hier dadurch gesichert, dafs das erste Scheidenblatt der Adventivknospe schon die merkwürdige velamenähnliche Ausbildung erhält, welche für die Malaxideen charakteristisch ist.[2])

Indes geht aus Poulsens Angaben nicht mit Sicherheit hervor, ob die Adventivknospen einem in den embryonalen Zustand zurückgekehrten Dauergewebe oder einem embryonal gebliebenen entspringen. Der Unterschied zwischen beiden Fällen ist ja, wie mehrfach hervorgehoben wurde, nur ein gradueller, immerhin aber für die Auffassung des Vorganges von Interesse; ebensowenig ist bekannt, ob etwa die Blätter von Malaxis ein Spitzenwachstum besitzen, was a priori nicht gerade wahrscheinlich ist. Die von mir untersuchten Blätter waren

1) Vg. die bei Raunkiaer, De danskes blomsterplanters naturhistorie I pag. 322 angeführte Literatur.

2) Vgl. Goebel, Zur Biologie der Malaxideen. Flora 88. Bd. (1901) pag. 94.

zur Entscheidung dieser Frage zu alt. Die Adventivknospen kamen aus einem kleinzelligen Gewebe hervor, im allgemeinen in nach unten gerichteter Reihenfolge, doch können neue zwischen den schon vorhandenen auftreten. Es scheint aber, dafs der Teil des Blattes, aus welchem die Adventivknospen entspringen, von vornherein wenig differenziert ist; ich sah z. B. nie Spaltöffnungen zwischen den Brutknospen. Stets aber war die Knospenbildung auf den oberen Teil des Blattes beschränkt; eine fast bis zur Blattmitte reichende Knospenbildung am Blattrand, wie sie Kerner[1]) abbildet, habe ich nie gesehen und ich bezweifle die Richtigkeit der Abbildung, zumal sie an der Blattspitze keine Brutknospen zeigt. Es wäre wünschenswert zu ermitteln, ob, wenn die Spitze entfernt wird, auch andere Teile des Blattes imstande sind, Knospen zu bilden.[2]) Dafs die Brutknospenbildung durch den feuchten Standort begünstigt wird, ist klar, es dürfte auch die Tatsache, dafs die unteren, am meisten im Moos steckenden Blätter besonders zahlreiche Adventivsprosse zu haben pflegen, damit in Verbindung stehen. Schon Hornschuch[3]) hat übrigens vermutet, dafs die Adventivsprosse „durch das um diese Zeit stattfindende Überwachsen des der Pflanze als Boden dienenden Sphagnum und die dadurch veranlafste zu starke Wassereinwirkung in Verbindung mit der durch dieselbe Ursache bedingten Entziehung des Lichtes und der Luft erzeugt werden“. Die beiden zuletzt genannten Faktoren können kaum in Betracht kommen, da man bei den normal ausgebildeten und funktionierenden Laubblättern nicht von einer Entziehung von Licht und Luft sprechen kann, und auch die Feuchtigkeit natürlich nur insoferne, als sie eine in der Pflanze vorhandene Entwicklungsmöglichkeit in die Erscheinung treten läfst. Nach Hornschuchs Beobachtung soll vor und bei dem Beginn des Blühens die Oberfläche der Blätter glatt und eben sein und dann erst der Blattrand gegen die Blattspitze hin sich wulstig verdicken und so die Bildung der Adventivsprosse einleiten.

Es wäre von Interesse, das Verhalten von Blättern anderer Pflanzen, welche durch Spitzenwachstum ausgezeichnet sind, zu prüfen. Ein ausgiebiges Spitzenwachstum haben z. B. die Blätter von Drosophyllum.[4]) Abgeschnittene Blätter gingen aber ohne Adventivknospen zu bilden zugrunde.

1) Flora 1838 pag. 280.

2) Pflanzenleben II pag. 39.

3) Die Weiterentwicklung der Brutknospen ist bis jetzt nicht bekannt. Wahrscheinlich geht sie nur vor sich, wenn eine Infektion durch den Pilz erfolgt, welcher in Malaxis lebt.

4) Organographie pag. 508.

Was die Farne anbelangt, so ist eine Adventivknospenbildung an abgetrennten Blattspreiten[1]) bis jetzt nicht erzielt worden. Die Adventivknospen an den Blattstielen abgetrennter Blätter treten in den bis jetzt bekannten Fällen, so bei den von Heinricher[2]) untersuchten Cystopteris-Arten, in der Basalregion auf. Eine Bevorzugung der jüngeren Zellen kann man hier insofern finden, als nach Palisa[3]) die Neigung zur Regeneration an den Flanken der Blattbasis am gröfsten ist und gegen die Medianlinie hin abnimmt. An den Flanken aber befinden sich die Zellen, mit denen weiter oben am Blatt die Blattfläche sich aufbaut. Womit aber die Lokalisation der Regeneration auf die Stielbasis zusammenhängt, ist nicht bekannt. Vor allem wird man hier an die Anhäufung von Reservestoffen im Blattstiel denken, sowie an die gröfsere Lebenszähigkeit des Blattstiels überhaupt (vgl. pag. 99).

Kehren wir indes zu den Utricularien zurück und fragen wir uns, ob das verschiedene Verhalten der Blätter der Wasser-Utricularien gegenüber denen der Land-Utricularien mit einer Verschiedenheit in der Blattentwicklung[4]) in Beziehung gebracht werden kann.

Bei den Wasser-Utricularien hat zunächst das ganze Blattgewebe embryonalen Charakter und zeigt in diesem Stadium (annähernd) gabelige Verzweigung. Die Spitze der Blattzipfel geht dann aber früher in den Dauerzustand über als die Basis, wie sich schon dadurch zeigt, dafs an der Spitze die Zellen z. B. bei U. vulgaris zuerst zu Borsten-

1) In „Organographie“ I pag. 39 steht durch einen Schreibfehler: „Bei den Farnen ist kein Fall bekannt, dafs aus abgetrennten Blättern (gemeint waren Blattspreiten) neue Pflanzen sich gebildet hätten.“ Es war mir wohlbekannt, dafs aus den Blattstielen Adventivknospen hervorgehen können. (Vgl. z. B. Druery, Choice British ferns, London 1880): „Is has also been found, that the basal portions of the old, decayed fronds, which retain vitality for many years, are capable of developing buds when detached from the old crowns and inserted in sandy compost. The Lady Fern (Athyrium filix femina) Male Fern (Asp. Filix mas) and Hartstongue (Scolopendrium vulgare) and probably other species, permit of this method of propagation. . . .“ Für Athyrium Filix femina hatte schon Hofmeister die Regenerationsfähigkeit der Blattstiele beobachtet. Beitr. z. Kenntn. d. Gef.-Krypt. II pag. 650.

2) Heinricher, Nachträge zu meiner Studie über die Regenerationsfähigkeit der Cystopteris-Arten. Ber. d. D. bot. Ges. 1900 Bd. XVIII pag. 109 ff.

3) Palisa in Ber. d. D. bot. Ges. 1900 Bd. XVIII pag. 398 ff.

4) Hier sei noch darauf hingewiesen, dafs die Verschiedenheiten zwischen Spitzenwachstum und interkalarem Wachstum natürlich mit denen zwischen unbegrenztem und begrenztem nicht zusammenfallen. Es gibt zahlreiche Organe mit Spitzenwachstum (z. B. die Farnblätter), die begrenztes, andere mit interkalarem (z. B. die Welwitschiablätter), welche (theoretisch) unbegrenztes Wachstum haben.

haaren auswachsen. Indes ist damit natürlich noch nicht „erklärt“ weshalb gerade die Gabeln und die Blasenbasis Stellen für die Neubildungen sind. Da der Übergang in den Dauerzustand von der Spitze nach der Blattbasis fortschreitet (soweit dies näher untersucht wurde), müfste man ja, wenn die zuletzt in das Streckungsstadium übergegangenen Zellen bei der Regeneration die bevorzugten wären, erwarten, dafs die Adventivsprosse hauptsächlich an der Blattbasis auftreten würden. Dies war aber nicht der Fall. Hier scheint mir ein anderer Gesichtspunkt in Betracht zu kommen, der Verlauf der Leitungsbahnen. Die Neubildungsstellen liegen hier im allgemeinen oberhalb der Stellen, wo die Nerven sich gabeln. Wenn wir berücksichtigen, dafs die Knoten der Sprosse Stellen sind, wo bei vielen Pflanzen die Neubildung von Wurzeln (und Seitensprossen) auftritt, ferner die Tatsache, dafs bei Begonia die Stelle, an der die Blattnerven zusammenlaufen, bei Cardamine die Verzweigungsstellen der Blattnerven die Orte bezeichnen, an denen Neubildungen auftreten, so führt das zu der Annahme, dafs eine Ablenkung der Leitungsbahnen vom geradlinigen Verlauf, sozusagen eine Stauung derselben, bestimmte Stellen des Pflanzenkörpers zu Neubildungen prädisponiert. Schon die Hervorhebung der beiden verschiedenen Gesichtspunkte (Alter der Zellen, Verlauf der Leitungsbahnen) zeigt, dafs das Problem, soweit es bis jetzt überhaupt fafsbar ist, kein einfaches ist und dafs für verschiedene Pflanzen verschiedene Gesichtspunkte in Betracht kommen; die oben hervorgehobenen sind nur die, welche sich zunächst darbieten. Erinnert sei auch an das Verhalten der Brutorgane bei Moosen, wo vielfach bestimmte „Initialen“ sich vorfinden, welche die Weiterentwicklung übernehmen. Bei den Brutknospen von Lejeunia sind die Scheitelzellen die Sprofsinitialen, andere Initialen sind für die Rhizoiden vorhanden; solche finden sich auch bei den Marchantiaceenbrutknospen. Auch für die Laubmoose hat Correns[1]) eine reiche Mannigfaltigkeit in dem Vorkommen von Initialen nachgewiesen, ohne dafs es bis jetzt gelang, die Faktoren (etwa besonders stark ausgebildete Plasmaverbindungen?) zu ermitteln, welche bedingen, dafs diese Initialen gerade an den Stellen auftreten, an denen sie sich vorfinden.

Bei der Regeneration aus Laubblättern höherer Pflanzen wird es sich zunächst darum handeln, zu ermitteln, wie weit die Regenerationsfähigkeit auf bestimmte Stellen beschränkt oder diffus verteilt ist.

1) Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena 1899.

Darüber geben die Beobachtungen, dafs abgeschnittene Blätter an ihrer Basis Wurzeln und oft auch Sprofse erzeugen, natürlich noch keine Auskunft; wir sehen ja bei Pinguicula, dafs die Regenerationsfähigkeit auf die Basis beschränkt zu sein scheint.

Fig. 16. Torenia Fournieri. Blätter mit Adventivsprossen, bei I an der Blattstielbasis, bei II (Blattstiel entfernt) zwei Adventivsprosse, *A* und *B*, auf der Blattspreite. (3fach vergr.)

Vergleichen wir damit das Verhalten anderer Blätter, so scheint mir, dafs wir folgende Fälle unterscheiden können, zwischen denen gewifs zahlreiche Übergangsstufen sich finden lassen werden (vgl. auch Winkler a. a. O.):

Die bei der Regeneration erscheinenden Neubildungen treten normal an der Blattbasis auf, weil diese bevorzugt ist, können aber

auch an anderen Stellen sich entwickeln. Hierher wären die bisher als typisch betrachteten Fälle der Blattregeneration zu rechnen. Als Beispiel sei Torenia Fournieri angeführt. Die Blätter wurden abgeschnitten und auf feucht gehaltene, mit Nährstofflösung getränkte Torfstücke in einer Glasdose in ein warmes Gewächshaus gebracht. Die Blätter, denen der Stiel gelassen war, brachten stets an dessen Basis Wurzeln und Adventivsprosse hervor, letztere meist in gröfserer Zahl und unregelmäfsig gestaltet, weil oft eine Verwachsung zweier oder mehrerer Adventivsprosse eintritt (Fig. 16). Auf der Blattspreite traten weder Neubildungen noch Zellteilungen auf. Dagegen konnten Adventivsprosse auf der Blattspreite erzielt werden, wenn der Blattstiel entfernt wurde. In Fig. 16 II sind zwei Adventivsprosse aufgetreten, einer (*A*) ganz an der Blattbasis, ein anderer (*B*) weiter oben an der Basis eines der Seitennerven. Die Blätter, denen ein Teil der Blattspreite unten genommen war, gingen ohne Regeneration zugrunde. Hier war also die Regenerationsfähigkeit um so mehr beschränkt, je weiter man sich von der Blattbasis entfernte — umgekehrt wie bei U. montana und U. longifolia. Zu einem anderen Resultate kam neuerdings Winkler bei Untersuchung der regenerativen Sprofsbildung auf den Blättern von Torenia asiatica; es war eine Polarität nicht nachweisbar, Sprosse entstanden von der Stielbasis bis zur Blattspitze. Die Resultate, welche Lindemuth[1]) mit Tor. asiatica erhielt, stimmen mit denen Winklers nicht überein. Er sah nie auf der Spreite Knospen oder Blüten und schreibt dies dem Umstande zu, dafs Winkler die Blätter anders behandelte als er. Indes scheint mir dafür zunächst kein Nachweis geliefert zu sein; vielleicht hatte Winkler eine (durch Bastardierung entstandene?) Torenia-Rasse vor sich, deren Blätter durch ein besonderes Sprossungsvermögen sich auszeichnen. Jedenfalls stimmt Lindemuths Angabe insofern mit meinen an T. Fournieri gemachten Erfahrungen überein, als er nur an der Stielbasis Knospen erhielt; auf der Spreite traten sie ja auch in meinen Versuchen erst nach Entfernung des Stiels auf.

Begonia Rex gehört, was den Blattstiel betrifft, hierher. Die Blattspreite hat bekanntlich Orte, wie die Vereinigung der Blattnerven, die zur Adventivsprofsbildung besonders disponiert sind. Spontane Entstehung von Adventivknospen an der Stelle, wo die Blattnerven zusammenlaufen, beobachtete ich neuerdings auch bei Beg. verticillata;

1) Vorläufige Mitteilungen über regenerative Wurzel- und Sprofsbildung auf Blättern und ihre Bedeutung für die Pflanzenvermehrung. Gartenflora, 52 Jhrg., 1903, pag. 479.

dafs sie bei Beg. Rex auch an festsitzenden Blättern hervorgerufen werden kann, wurde früher gezeigt.

Ähnliches zeigt das bekannte Verhalten der Blätter von Cardamine pratensis, nur dafs hier die Adventivsprofsbildung leichter (oft schon spontan) und höher hinauf an der Spreite eintritt. Auch hier ist der basale Teil, wo die Leitungsbahnen sich vereinigen, bevorzugt. Fig. 17 zeigt den oberen Teil eines Blattes der gefülltblühenden Form.

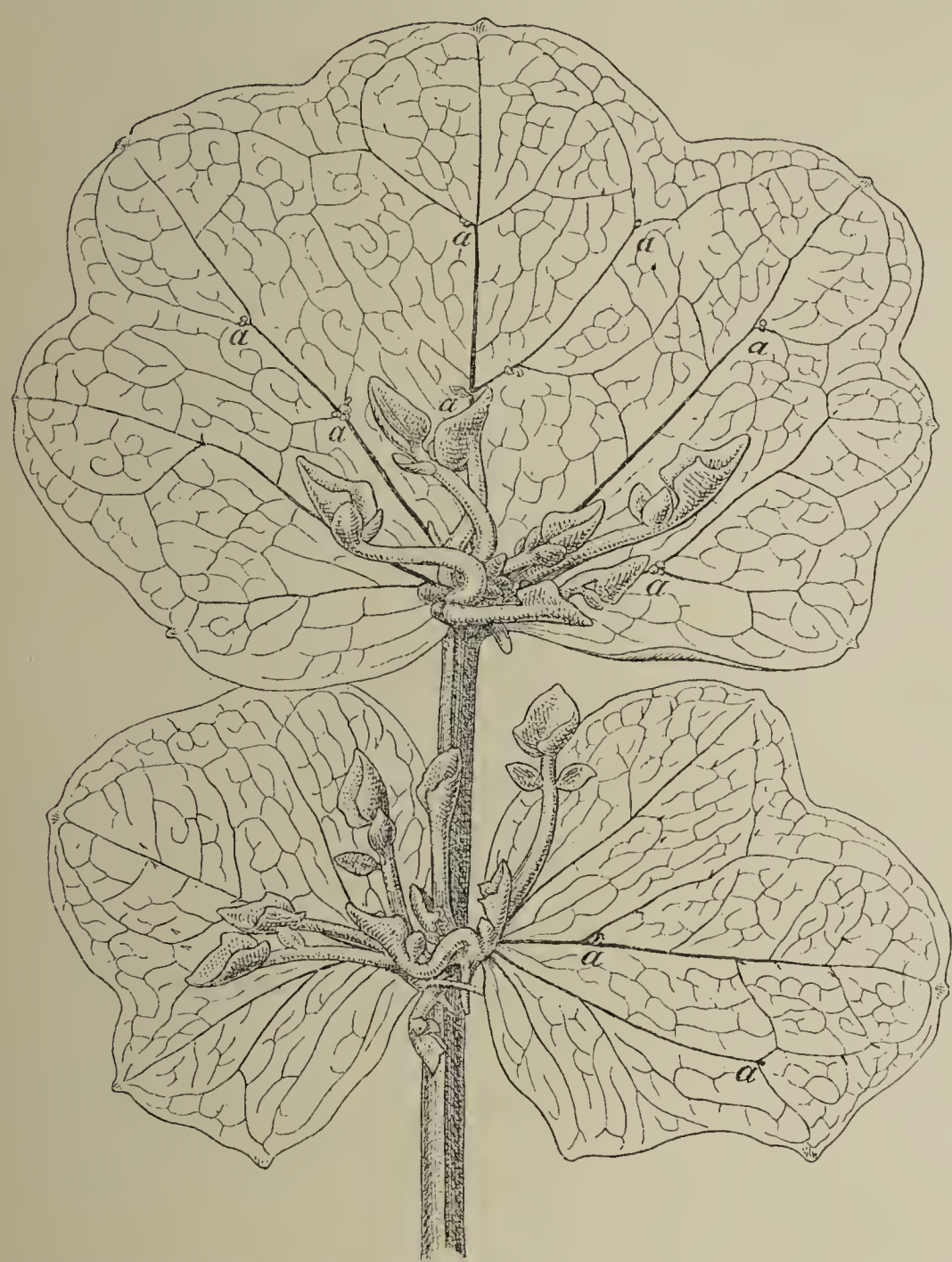

Fig. 17. Cardamine pratensis fl. pl. Oberer Teil eines Blattes, an welchem spontan Adventivsprosse sich ausgebidet haben (Ende Oktober). Bei *a* Adventivsprofsanlagen.

Die Adventivsprosse hatten sich im Herbst auf dem an der Pflanze befindlichen Blatt entwickelt. Schneidet man Blätter ab und hält sie feucht, so ist die Wurzelbildung gegenüber der Blattbildung viel mehr im Vorsprung als dies bei den im Freien entwickelten Adventivsprossen der Fall war. Es wurde nicht untersucht, ob dies einfach

auf den Einflufs gröfserer Feuchtigkeit zurückzuführen ist oder darauf, dafs am abgetrennten Blatt die Neigung zur Wurzelbildung der Adventivsprosse unter sonst gleichen Bedingungen eine gröfsere ist als am festsitzenden.

Es ist ohne weiteres ersichtlich, dafs an jedem Fiederblatt die basalen Adventivsprosse die begünstigten sind. Unterbricht man die Leitbündel durch Einschnitte, so entwickeln sich die weiter oben gelegenen Sprosse kräftiger, aber es gelang nicht, Adventivsprofsbildung an anderen Stellen als den dazu prädisponierten — in der Nähe der Nervenverzweigungen — hervorzurufen; es kommt also nicht selten vor, dafs ein Adventivsprofs am apikalen Ende eines der durch Schnitte getrennten Stücke entspringt, wenn gerade zufällig hier die Nervenverzweigungsstelle lag, ganz ähnlich wie bei einer isolierten Blattgabel von U. exoleta (Fig. 5) der Adventivsprofs nicht an der Basis des ganzen Stückes, sondern in der Gabel entspringt. Ich kann also nicht mit Winkler übereinstimmen, wenn er Cardamine mit Bryophyllum in seinen Typus IIb stellt, in welchem die Sprosse weder an der Basis des Blattes, noch am Stielpunkt der Spreite erscheinen, auch damit nicht, dafs er angibt, Vöchting habe für Cardamine nachgewiesen, dafs sie nach Typus I regeneriere. Vöchting[1]) brachte an verschiedenen Orten der Lamina Schnitte durch die stärkeren Nerven an und fand, dafs zwar nicht in allen, aber doch in vielen Fällen an der Basis über dem Schnitt Knospen angelegt wurden. Mit Recht läfst er aber (pag. 105) dahingestellt, „ob die besprochenen Knospen durch den Schnitt hervorgerufen oder schon früher vorhandene, durch den letzteren aber zur Entwicklung angeregte Anlagen waren“. Meinen Erfahrungen zufolge trifft letzteres zu, und es ist also mehr oder minder zufällig, ob die Knospen an der Basis des Einschnittes entstehen oder nicht. Es ist aber wohl möglich, dafs man durch bestimmte Eingriffe, z. B. Entfernung der zur Adventivsprofsbildung prädisponierten Stellen, auch längs der Blattnerven Adventivbildungen hervorrufen kann.

In den genannten Fällen kann man für die Bevorzugung der Basis einerseits die Tatsache, dafs bei interkalar wachsenden Blättern die basalen Teile zuletzt in den Dauerzustand übergehen, andererseits den Verlauf der Leitungsbahnen als prädisponierende Momente heranziehen. Wir kennen also Blätter mit Bevorzugung der Basis, andere mit Bevorzugung der Spitze. Eine weitere Gruppe von Blättern ist

---

1) H. Vöchting, Über Organbildung im Pflanzenreich I pag. 104.

die, bei welcher bestimmte Stellen der Blätter für Adventivsprofsbildung nicht prädisponiert sind. Dahin gehöre die früher genannte U. peltata und die untersuchten Lebermoosblätter. Drosera capensis, welche von Winkler neuerdings untersucht wurde, zeigt eine Bevorzugung des Mittelnerven,[1]) bei der Bildung der Adventivsprosse aber keine Polarität; auch die von Winkler untersuchte Torenia asiatica würde hierher zu stellen sein. In allen diesen Fällen müssen erst weitere Untersuchungen lehren, ob sich für das örtliche Auftreten der Adventivbildungen bestimmte Beziehungen auffinden lassen. Denn dafs hier eine viel gröfsere Mannigfaltigkeit vorhanden ist als man früher annahm, dürften auch die oben mitgeteilten Tatsachen zeigen. Sollte sich bestätigen, dafs solche Zellen, welche später in den Dauerzustand übergehen, leichter Regenerate erzeugen als andere, so würde das ja mit der Tatsache übereinstimmen, dafs embryonales Gewebe durch besondere Regenerationsfähigkeit ausgezeichnet ist. Wo sich an der Schnittfläche ein Callus bildet, also das Gewebe wieder embryonal wird, kann schon diese Eigenschaft ihn zur baldigen Regeneration besonders befähigen. Auch sonst können zwischen den zur Regeneration befähigten Stellen Correlationen stattfinden, welche bedingen, dafs die örtliche Verteilung der Regenerate nicht immer das Vorhandensein der zur Regeneration besonders befähigten Stellen erkennen läfst (vgl. das oben über das Auftreten von Adventivsprossen in den Blattgabeln und an der Blasenbasis bei Wasser-Utricularien Angeführte).

Es sollten diese Ausführungen lediglich Erwägungen wiedergeben, welche sich durch die Verfolgung der Regenerationserscheinungen bei den Utriculariablättern aufdrängten. Sie beabsichtigen in keiner Weise eine „Theorie“ für die bisher an Blättern beobachteten Regenerationserscheinungen zu geben, und es wurde deshalb auch auf früher erörterte Gesichtspunkte nicht eingegangen.

Übersicht der Ergebnisse.

1. Die Blätter vieler Lentibularieen zeichnen sich aus durch ihre Fähigkeit, Adventivsprosse zu bilden. Diese treten bei Pinguicula caudata und alpina an der Basis auf, bei Utricularia in den untersuchten Fällen entweder diffus (U. peltata) oder an bestimmten dazu disponierten Stellen.

---

1) Ob die „beliebigen Punkte der Blattoberfläche“ nicht zu den Leitungsbahnen (den Seitennerven) in Beziehung stehen, wird nicht angegeben.

2. Diese Stellen sind bei den Wasser-Utricularien die Blattgabeln und der Stiel der Blasen; je nach der Art ist die eine oder die andere dieser Sellen bevorzugt. Bei U. exoleta, welche normal nur an dem Blasenstiel regeneriert, traten an isolierten blasenlosen Blattstücken Adventivsprosse in den Gabeln auf; ebenso verhielten sich die Winterblätter von U. minor, während die Sommerblätter nur an der Blasenbasis Adventivsprosse hervorbrachten.

3. An denselben Stellen (den Blattgabeln) bilden die an der Sprofsachse befindlichen Blätter von U. inflata schon im jugendlichen Stadium Sprosse. Bei den anderen untersuchten Arten tritt ihre Bildung bei abgetrennten Blättern sehr rasch ein. Sie konnten aber bei U. exoleta auch hervorgerufen werden an Blättern, die an Sprofsstücken festsafsen, denen alle Sprofsvegetationspunkte genommen worden waren. Die Bedeutung der Correlationsverhältnisse bei der Regeneration wird dadurch weiter erläutert. Die Blätter restituieren das, was entfernt wurde, nämlich Sprofsvegetationspunkte, ohne dafs sie selbst vom Sprofs getrennt wurden.

4. Eine Grenze zwischen Neubildungen, welche aus Dauergewebe, und solchen, die aus embryonalem Gewèbe entstehen, läfst sich nicht ziehen; beide treten bei Utricularia auch an derselben zu Neubildungen disponierten Stelle des Blattes auf.

5. Diese Stelle liegt an der Spitze bei Utricularia-Arten (U. longifolia, U. montana) mit lange andauerndem Spitzenwachstum des Blattes. Es findet hier eine „Polarität“ statt in der Weise, dafs, wenn ein Spitzenstück abgetrennt wird, die Adventivsprosse an der apikalen Schnittfläche des übrigen Blattes auftraten. Indes erlischt die Regenerationsfähigkeit nach unten hin mehr oder minder rasch. Bei den Wasser-Utricularien ist die Lokalisierung der Adventivsprofsbildung wahrscheinlich in Verbindung zu bringen mit dem Mangel eines ausgeprägten Spitzenwachstums einerseits, dem Verlauf der Leitungsbahnen andererseits. Aufser dem Alter der Zellen kommt also in Betracht der Verlauf der Leitbündel und, wie bei den Farnblättern hervorgehoben wurde, auch die mehr oder minder ausgiebige Ausstattung eines Gewebes mit Baumaterialien. In dieser Hinsicht scheint mir von besonderem Interesse, dafs die Sprofsachsen einiger Cuscuta-Arten Adventivsprosse bilden in der Nähe der Haustorien (so schon von Solms-Laubach und Koch bei einigen Arten beobachtet; ich kann Cuscuta Hederae hinzufügen, wo die Erscheinung besonders reichlich auftrat).

Es wird aber noch zahlreicher Untersuchungen bedürfen, um tiefer in das Problem eindringen zu können.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: 93

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

Artikel/Article: Morphologische und biologische Bemerkungen.Regeneration bei Utricularia 98-126