Morphologische und biologische Bemerkungen.

Von
K. Goebel.

14. Weitere Studien über Regeneration.

Hierzu 6 Figuren im Text.

Verschiedene Veröffentlichungen aus jüngster Zeit zeigen, dass dem Studium der Regenerationserscheinungen grösseres Interesse zugewendet wird, als früher. Es mag deshalb gestattet sein, meinen vor einiger Zeit gegebenen Ausführungen [1]) einige Ergänzungen folgen zu lassen. Bedarf es doch noch zahlreicher Untersuchungen, ehe wir auch nur zu einer eingehenderen Fragestellung gelangen können.

Zunächst möge an die Beobachtungen über die Entwickelung der blattbürtigen Sprosse von Bryophyllum crenatum angeknüpft werden. Es zeigte sich, dass das Austreiben der Sprossanlagen, welche an den Blatträndern der embryonalen Blattanlage gebildet werden, herbeigeführt werden kann einerseits durch Unterbrechung der Leitbündel, andererseits durch Entfernung sämmtlicher Sprossvegetationspunkte.[2])

Daraus wurde geschlossen, dass das Unterbleiben des Austreibens der blattbürtigen Vegetationspunkte an der unverletzten Pflanze — wenn man will, deren Entwickelungshemmung — bedingt werde durch die Sprossvegetationspunkte, und dass diese Hemmung dadurch vermittelt werde, dass die Leitungsbahnen von den Sprossvegetationspunkten in erster Linie in Anspruch genommen werden. Ob es sich dabei handelt um eine längs der Leitungsbahnen stattfindende Reizleitung oder darum, dass die in den Leitungsbahnen strömenden Baustoffe von den Sprossvegetationspunkten stärker als von den blattbürtigen angezogen werden, blieb unentschieden. Die letztgenannte Annahme wurde als anschauliches Bild zunächst benützt. Es wird auch durch unten anzuführende Thatsachen nahe gelegt.

1. Wundreiz und Regeneration.

Eine von Wiesner aufgestellte Hypothese mag hier zunächst kurz besprochen werden. Sie geht aus von der Annahme, dass

1) Ueber Regeneration im Pflanzenreich. Biolog. Centralblatt Bd. XXII Nr. 13—17 (1902).

2) Betreffs der Entwickelungsanregung durch Unterdrückung der Wurzelbildung vgl. a. a. O.

zwischen dem Absterben bestimmter Theile (wie es bei Verletzungen stattfindet) und der Neubildung von Geweben bezw. Organen ein ursächlicher Zusammenhang bestehe in der Weise, dass die aus den verletzten Zellen hervorgehenden, in die benachbarten Gewebe übertretenden Stoffe die Umwandlung der Dauerzellen in Folgemeristemzellen bewirke. Diese Annahme erscheint plausibel, wo es sich um Neubildungen (Gewebewucherungen wie Callus, Kork u. s. w.) handelt, die in unmittelbarer Nähe der Wundfläche auftreten; für die Regenerationserscheinungen, welche erst weit von der Wundfläche auftreten (z. B. an abgeschnittenen Begoniablättern), scheint sie mir nicht anwendbar, weil hier wie in der oben genannten Arbeit nachzuweisen versucht wurde, nicht die Verwundung als solche, sondern die Unterbrechung des Zusammenhangs mit anderen Organen, speziell die Unterbrechung der Leitungsbahnen ausschlaggebend ist. Das schlagendste Beispiel dafür bietet die früher beschriebene Thatsache, dass Längswunden in Bryophyllumblättern das Austreiben der blattbürtigen Knospen nicht bewirken, wohl aber Querwunden, bei denen die Unterbrechung der Leitungsbahnen eine viel stärkere ist. Nun handelt es sich bei Bryophyllum allerdings nicht um „Umwandlung der Dauerzellen in Folgemeristemzellen", sondern um die Activirung schon vorhandener, aber normal ruhender Vegetationspunkte. Es soll indes unten nachgewiesen werden, dass die schon früher aufgestellte Behauptung, es lasse sich zwischen diesem Falle und dem der Activirung von Dauerzellen keine scharfe Grenze ziehen, sich experimentell weiter begründen lässt.

Dass es sich bei den an abgetrennten Pflanzentheilen stattfindenden Veränderungen — mögen sie nun als „Neubildungen" oder sonstwie sich zeigen — hauptsächlich handelt um Folgen der Abtrennung, nicht der Verwundung, scheint mir auch aus dem Verhalten bewurzelter Bryophyllumblätter hervorzugehen. Wie a. a. O. dargelegt wurde, bewurzeln sich abgetrennte Bryophyllumblätter nicht[1]); die Bewurzelung ist vielmehr beschränkt auf die blattbürtigen Sprosse. Es gelang aber, an einigen Bryophyllumblättern eine Bewurzelung durch Entfernung aller Blattknospen herbeizuführen. Diese Blätter wuchsen — soweit sie nicht an der Basis Adventivsprosse erzeugten — im Verlaufe eines Jahres zu etwa der dreifachen Dicke der Blattfläche

1) Gegentheilige, selbst noch neuerdings in der Litteratur gemachte Angaben beruhen auf einem Irrthum, ebenso die, dass bei Begonia Rex „ein Einschneiden der Gefässbündel zur adventiven Knospenbildung erforderlich" sei. Dies wird nur angewandt, um zahlreichere Adventivsprosse aus einem Blatt zu erhalten.

heran, was, wie der Vergleich zeigte, hauptsächlich auf einem ungemein starken Wachsthum des Mesophylls beruhte. Ob auch Theilungen der Mesophyllzellen eintraten, bleibe dahingestellt. Im Blattstiel war das Cambium des Hauptleitbündels in Thätigkeit getreten und hatte namentlich den Holztheil bedeutend verstärkt. Dass diese Wachsthumserscheinungen am festsitzenden Blatte oder am abgetrennten, aber mit Knospen versehenen, unterbleiben, beruht offenbar auf dem Zusammenhang mit den übrigen Theilen, welcher bedingt, dass die Zellen nicht die Grösse (resp. Vermehrungsfähigkeit) erreichen, zu der sie bei genügender Nahrungszufuhr an und für sich gelangen könnten.

Einen analogen Fall hat Van Tieghem früher für die abgetrennten Kotyledonen von Phaseolus multiflorus beschrieben.[1]) Wir haben also beim „Wundreiz“ zweierlei auseinander zu halten: die Folgen der Continuitätstrennung und die Folgen der Verletzung. Der letztere Factor — den wir als Wundreiz im engeren Sinne bezeichnen können — lässt sich, wenigstens in manchen Fällen, auch ausscheiden. So — wie im Folgenden gezeigt werden soll — bei Bryophyllum. Das Austreiben der blattbürtigen Knospen lässt sich hier auch ohne Verletzung herbeiführen.

2) Bryophyllum und Begonia.

Es wurden Bryophyllumpflanzen benützt, bei denen mehrere Sprosse in einem Topfe standen, um Controlexemplare zu haben, da, wie a. a. O. erwähnt, ein Austreiben der Blattknospen gelegentlich auch spontan eintritt, offenbar infolge von Störungen in den Leitungsbahnen oder in den Sprossvegetationspunkten.

Es wurden an zwei Pflanzen sämmtliche Sprossvegetationspunkte eingegipst. Nach vier Wochen machte sich an einigen der untersten Blätter dieser Pflanzen das Austreiben der blattbürtigen Knospen bemerkbar, während es bei den Controlpflanzen unterblieb. Um festzustellen, ob die Endknospe etwa durch das Eingipsen gelitten hatte, wurde sie an der einen der beiden eingegipsten Pflanzen möglichst schonend von der Gipshülle befreit — sie wuchs weiter, die Blätter blieben aber an Grösse weit hinter den normalen zurück. Es hatte also eine Hemmung der Sprossvegetationspunkte genügt, um die blattbürtigen zur Entwickelung anzureizen; eine Verwundung fand

---

1) Ann. des sc. nat. 5. série, XII, 1873; hier gibt auch Wiesner (Biologie der Pflanzen, 2. Aufl. pag. 40) die Correlation mit anderen Teilen der Pflanze zu.

nicht statt.[1]) Man kann freilich annehmen, das Eingipsen habe die Sprossvegetationspunkte in einen krankhaften Zustand versetzt und die dabei gebildeten Stoffwechselprodukte haben das Austreiben der blattbürtigen Knospen angeregt. Diese Annahme lässt sich zunächst weder beweisen noch widerlegen, aber auch wenn man sie gelten lässt, würde sie nur die Uebermittlung des von den Spross-Vegetationspunkten auf die blattbürtigen ausgeübten Reizes betreffen, während die Wiesner'sche Annahme die Correlation zwischen den Vegetationspunkten ausser Betracht lässt. Eine solche Correlation findet aber auch, wie weitere Versuche zeigten, bei Begonia statt.

Erinnern wir uns zunächst der Verschiedenheit in der Anlegung der „Adventivknospen" von Bryophyllum und von Begonia. Bei ersterer Pflanze sind die blattbürtigen Knospen schon von Anfang an vorhanden; sie gehen direct aus dem embryonalen Gewebe des Vegetationspunktes hervor. An den Begoniablättern sind keine Sprossvegetationspunkte angelegt, aber bestimmte Gewebestellen über den Blattnerven zu Neubildungen „disponirt".[2]) Diese Neubildungen, namentlich in Gestalt neuer Sprosse, treten bei manchen Begonia-Arten auf, wenn die Blätter abgeschnitten und feucht gehalten werden, ein Vorgang, welcher bekanntlich bei den als Blattpflanzen so viel gezogenen verschiedenen Formen von Begonia Rex ausgiebig zur Vermehrung derselben benutzt wird. Es gibt aber, wie a. a. O. pag. 427 näher ausgeführt ist, einige Begonia-Arten, bei welchen auf der Basis der Blätter an der unverletzten Pflanze Sprossbildung angegeben wird.

Die Frage lag deshalb nahe, ob es nicht auch bei Begonia Rex möglich sei, das Auftreten von „Adventivsprossen" an den Blättern, so lange sie noch an der Sprossachse festsitzen, hervorzurufen.

Wenn dies der Fall wäre, so wäre damit einerseits die Uebereinstimmung mit dem scheinbar so verschiedenen Verhalten von Bryophyllum noch klarer nachgewiesen, andererseits musste es von Interesse sein, bei einer Begonia-Art ein Gestaltungsverhältniss künstlich hervorzurufen, welches bei anderen Arten „normal" hervortritt.

---

1) Dass am basalen Theil der Pflanzen Seitensprossen entfernt wurden, ist, wie der Vergleich mit nicht eingegipsten Pflanzen zeigt, ohne Einfluss auf das Austreiben der Blattknospen.

2) Worin die Disposition besteht, ist nicht bekannt. Man kann annehmen, dass die betreffenden Zellen mehr „Keimplasma" besitzen oder sich in günstigeren Ernährungsbedingungen befinden oder dass sonstige Strukturverhältnisse, z. B. die Beschaffenheit der Zellmembranen, sie zum Auswachsen geeigneter machen.

Bei Bryophyllum erfolgt das Austreiben der blattbürtigen Sprossanlagen, wie a. a. O. des Näheren ausgeführt ist, wenn entweder die Hauptleitungsbahnen unterbrochen (oder doch gestört) werden oder die Sprossvegetationspunkte entfernt oder die Wurzelbildung unterdrückt wurde.

Bei Begonia ist die Unterbrechung der Leitungsbahnen ohne rasch eintretende Schädigung des Blattes nicht so leicht auszuführen, wie bei Bryophyllum. Letztere Pflanze hat verhältnissmässig kleine, fleischige Blätter, Begonia solche mit grosser, viel dünnerer Blattspreite. Die Blattnerven halten diese ausgespannt; wenn man die stärkeren durchschneidet, bricht die Spreite leicht ab. Es wird zwar höchst wahrscheinlich leicht möglich sein, bei geeigneter Versuchsanstellung auch diese Schwierigkeit zu beseitigen, aber ein Blatt, an welchem die meisten Nerven durchschnitten sind, ist schliesslich von einem abgeschnittenen nicht sehr verschieden. Es wurde deshalb zunächst der zweite Weg versucht: Entfernung der Sprossvegetationspunkte. Geschieht dies, so werden zunächst die mit blossem Auge nicht sichtbaren ruhenden Knospen in Thätigkeit versetzt; entfernt man auch diese sobald sie austreiben, so treten vielfach „sprossbürtige „Adventivknospen“ auf. Auch diese wurden abgeschnitten und so gelang es, die Pflanze nach längerem Sträuben zur Bildung von Sprossen auf den Blättern zu bringen.[1]) Es erfolgte dies bei der einen Versuchspflanze $1^1/_2$ Monate nach der Entknospung, bei der zweiten einen Monat später, die dritte war am widerspenstigsten. Erst nach mehr als drei Monaten zeigte sie Knospenbildung und zwar nicht an der Blattbasis, sondern an der Stelle, wo einer der stärkeren Nerven verwundet worden war.

Wahrscheinlich verhalten sich die verschiedenen Formen von Begonia Rex darin etwas verschieden, auch mögen individuelle Eigenthümlichkeiten der einzelnen Pflanze in Betracht kommen, d. h. die Neigung, blattbürtige Sprosse zu bilden, mehr oder minder stark sein. Der Ort, an dem die Sprosse auftreten, war der, abgesehen von dem zuletzt erwähnten Falle, erwartete, d. h. derselbe, an welchem sie auch bei den abgeschnittenen Blättern sich finden. Wie die Abbildung (Fig. 1) zeigt, war die Sprossbildung bei allen Blättern der Versuchspflanze aufgetreten. An einem Blatt war ein Hauptnerv durchschnitten; oberhalb der Schnittstelle traten gleichfalls Knospen

1) Eine Wurzelbildung fand an diesen Adventivsprossen nicht statt, doch würde sie durch Feuchtigkeit etc. wohl leicht hervorzurufen sein. Die Sprossachse gestaltete sich schliesslich zu einem knollenförmigen Gebilde.

auf, ganz wie beim abgeschnittenen Blatt, eine Thatsache, welche zugleich zeigt, dass durch Unterbrechung der Leitungsbahnen Sprossbildung auch an festsitzenden Begoniablättern hervorgerufen werden kann, vorausgesetzt, dass die durch die Sprossvegetationspunkte ausgeübte Hemmung wegfällt. Höchst wahrscheinlich kann man übrigens, ebenso wie bei Bryophyllum, die Adventivsprossbildung auf den Blättern auch ohne Entfernung der Sprossvegetationspunkte (durch Eingipsen) hervorrufen. Die oben aufgeworfene Frage war also zu bejahen. Damit ist zugleich ein Anhaltspunkt gewonnen für die Be-

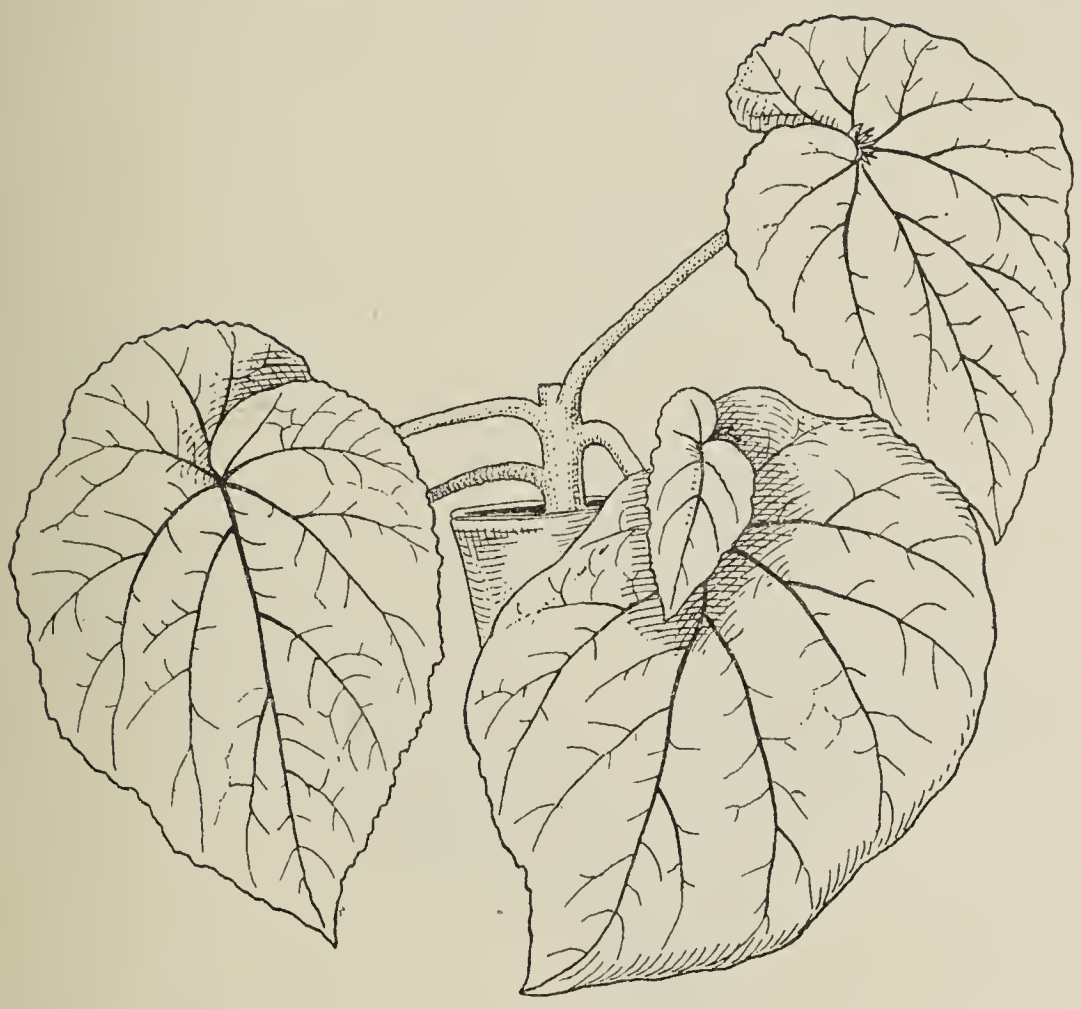


Fig. 1. Begonia Rex (stark verkleinert). Pflanze, bei welcher sämmtliche Sprossvegetationspunkte entfernt wurden. Auf der Basis der Laubblätter sind Adventivsprosse aufgetreten, auf dem unten rechts befindlichen hat der kräftiger entwickelte Adventivspross ein Laubblatt entwickelt, auf dem oben rechts sind die Adventivknospen sichtbar, aber noch blattlos; auf dem Blatte links sind sie nicht sichtbar.

urtheilung der Factoren, welche bedingen, dass einerseits gelegentlich an alten Blättern unverletzter Begonia Rex-Pflanzen die Knospenbildung beobachtet wurde, andererseits für das Verhalten der Arten, resp. Formen, welche die Sprossbildung auf den Blättern als „normale“ Erscheinung zeigen. Wir werden auf Grund des oben mitgetheilten Versuchsergebnisses annehmen dürfen, dass in beiden Fällen die Verbindung der Blätter mit den Vegetationspunkten der Sprossachse eine von der gewöhnlichen abweichende war, sei es, dass die Spross-

vegetationspunkte so beschaffen waren, dass sie nicht mehr als stärkste Anziehungscentren für die Baumaterialien der Pflanze thätig waren, sei es, dass die Leitungsbahnen, die zu jenen führen, nicht normal functionirten. Der Fall liegt ganz ähnlich wie bei manchen Farnprothallien[1]): so lange diese jung sind, ist Theilungsgewebe nur am Vegetationspunkt vorhanden; dieses beherrscht sozusagen den übrigen Vegetationskörper. Werden sie älter und grösser, so tritt zunächst an der Basis der Einfluss des Vegetationspunktes nicht mehr hervor, es wachsen einzelne Zellen oder Zellgruppen zu neuen („adventiven") Prothallien aus, ohne dass vorher Zellen abzusterben brauchen, wie dies nach der Wiesner'schen Hypothese anzunehmen wäre.

3. Streptocarpus.

In der früheren Abhandlung wurden (pag. 485) auch einige Versuche mit Streptocarpus Wendlandi erwähnt, welche hier zusammen mit anderen später ausgeführten etwas eingehender besprochen sein mögen.



Fig. 2. Streptocarpus Wendlandi (auf $^1/_2$ verkleinert). Pflanze mit drei Adventivsprossen, welche infolge der Entfernung des Laubblattes entstanden sind.

Streptocarpus Wendlandi gehört bekanntlich zu den Arten von Streptocarpus, bei welchen die Entwickelung des vegetativen Sprosses sehr zurücktritt, indem ausser dem einen als mächtiges Laubblatt entwickelten Cotyledon keine weiteren Laubblätter auftreten. Die Keim-

1) Goebel, Organographie der Pflanzen I, pag. 41, 42.

sprossachse geht nach der Bildung der Cotyledonen, von denen einer früh zurückbleibt, sofort zur Inflorescenzbildung über, an welcher nur Hochblätter (manchmal mit Annäherung an die Laubblattform) sich ausbilden. Die Versuche wurden mit Pflanzen ausgeführt, welche ausser dem mächtig entwickelten Cotyledon auch schon eine Inflorescenz besassen. Das Verhalten war ein verschiedenes, je nachdem das Laubblatt (der Cotyledon) oder ein Theil der Inflorescenz entfernt wurde.

Bei der in Fig. 2 abgebildeten Pflanze war die Inflorescenz ganz beseitigt worden, ausserdem auch das Laubblatt, mit Ausnahme seines untersten Randes. Dieser wuchs zunächst zu zwei Zipfeln aus, die aber später vertrockneten. Vorher hatten sich schon drei Adventivsprosse gebildet, welche in Fig. 2 fünf Monate nach der Operation dargestellt sind. Es ist nun ohne Weiteres ersichtlich, dass diese Adventivsprosse die Gestaltung der Keimpflanze von Streptocarpus Wendlandi der Hauptsache nach wiederholen. Wie dieses haben sie nur ein grosses (dem einen Cotyledon entsprechendes) Blatt. Dieses sass einem dicken „Stiel“ auf, aus dessen Basis Adventivwurzeln entsprangen. Ein zweites, dem verkümmerten Cotyledon entsprechendes Blatt war allerdings nicht mit Sicherheit nachzuweisen, da versäumt wurde, rechtzeitig junge Entwickelungsstadien zu untersuchen. Uebereinstimmung mit der Keimpflanze ist namentlich darin ausgesprochen, dass keine weiteren Laubblätter erzeugt wurden; auch die kurze Sprossachse der Adventivsprosse glich ganz dem Hypocotyl.

Anders verhielten sich die Pflanzen, denen nicht das Blatt, sondern die jungen Inflorescenzen genommen wurden, die sich an der Basis der ersten Inflorescenz gegen die Blattfläche hin entwickeln. Diese Pflanzen machten eine Menge Adventivsprosse; die Basis der Inflorescenzen war dicht mit ihnen bedeckt. Es bieten die dicht gedrängten, theilweise mit einander verwachsenen Sprosse einen eigenthümlichen Anblick. Charakteristisch für sie ist, dass sie rasch zur Blüthe gelangen, im Gegensatz zu dem oben beschriebenen Verhalten der Pflanze, welcher nicht nur die Inflorescenz, sondern auch das Blatt genommen worden war. Im Uebrigen aber sind die Sprosse im Wesentlichen ebenso ausgestattet, wie die der erstgenannten Pflanze, nur dass das Laubblatt viel kleiner bleibt. Auch an von der Pflanze getrennten Blättern liess sich, freilich erst nach längerer Zeit, die Bildung von Adventivsprossen erzielen; einige der ausgelegten Blätter gingen auch, ohne sich zu bewurzeln, zu Grunde. An dem in Fig. 3 abgebildeten Blatte liess sich mit besonderer Deutlichkeit wahrnehmen,

wie die Anordnung der Neubildungen durch den Verlauf der Leitungsbahnen bedingt ist. An der Blattbasis war ein grösseres Stück theils herausgeschnitten, theils durch Fäulniss zu Grunde gegangen. Die Sprosse hatten sich an den unteren Enden der dickeren Blattnerven gebildet, ein Verhalten, welches mutatis mutandis dem der abgeschnittenen Begoniablätter entspricht, hier aber besonders auffallend hervortritt.

Neuerdings erschien eine Arbeit von F. Pischinger[1]), in welcher die Regenerationserscheinungen an Keimpflanzen von Streptocarpus-Arten und Monophyllaea besprochen werden. Da die Untersuchungen Pischinger's die oben mitgetheilten in erwünschter Weise ergänzen, so seien sie hier kurz besprochen. Pischinger weist darauf hin, dass an der Basis des Cotyledons von Streptocarpus ein Meristem sich befinde, welches den beträchtlichen Zuwachs des Cotyledons vermittelt.

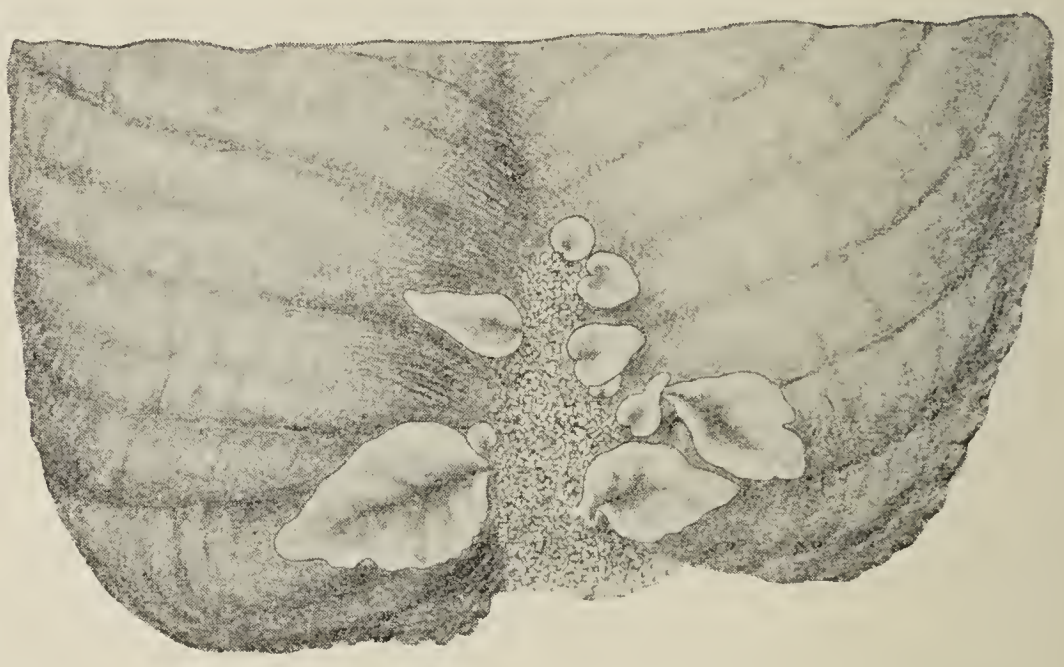


Fig. 3. Unterer Theil eines Blattes von Streptocarpus Wendlandi ($^1/_2$ n. Gr.). An der Basis ein Stück herausgeschnitten (deshalb hier die Erde des Topfes sichtbar). Am unteren Theile der stärkeren Nerven sind eine Anzahl Adventivsprosse aufgetreten.

Wenn man den oberen Theil des letzteren entfernt, so wächst das Meristem weiter. Es ist das keine eigentliche Regeneration resp. Restitution, sondern ein Verhalten ähnlich dem, wie ich es früher (Biol. Centralblatt a. a. O. pag. 434) für die „Regeneration" von Vorläuferspitzen angeführt habe, d. h. die Wachsthumsprocesse, die ohne Verletzung vor sich gegangen wären, spielen sich auch nach derselben, nur entsprechend verlangsamt, ab. Man kann auch an älteren Cotyle-

1) Ueber Bau und Regeneration des Assimilationsapparates von Streptocarpus und Monophyllaea. Sitz.-Ber. d. kaiserl. Akademie d. Wissensch. in Wien, mathem.-naturw. Classe Bd. CXI, April 1902 (versendet November 1902).

donen die ganze vorhandene Blattspreite längs der Rippe entfernen und findet dann, dass das Blatt an der Basis nachwächst. Häufig wurde in Pischinger's Versuchen (entsprechend den Angaben von Hering) durch die Entfernung des grösseren Cotyledons ein stärkeres Wachsthum des kleineren angeregt. Dass dies bei Monophyllaea nicht gelang, dürfte wohl in der verhältnissmässig geringen Zahl der verwendeten Keimpflanzen begründet sein, denn in den hier cultivierten Monophyllaea-Pflanzen variirt die Grösse des „kleinen" Cotyledon bedeutend. Es finden sich Exemplare, wo er eine Länge von 12 cm, eine grösste Breite von 10 cm erreicht,[1]) während er bei anderen mit blossem Auge kaum wahrnehmbar war. Es schwankt also die Entwickelungsdisposition des kleinen Cotyledon. Würde man solche Exemplare zu Regenerationsversuchen verwenden, bei welchen sie eine grosse ist, so zweifle ich nicht daran, dass der kleine Cotyledon bei Wegnahme des grösseren zur vollen Grösse, die der letztere sonst erreicht, heranwachsen würde.

Ausserdem fand aber Pischinger, dass der grosse Cotyledon, wenn er ganz weggeschnitten wird, auch neu gebildet werden kann. Dieser Vorgang würde dem früher von mir für Cyclamenkeimlinge beschriebenen entsprechen, bei denen am Hypocotyl (dessen Vegetationspunkt sammt allen Blättern entfernt war) neue Blätter auftraten. Indes geht aus Pischinger's Angaben nicht mit Sicherheit hervor, wie eigentlich die Regeneration erfolgte; er stellt als wahrscheinlich hin, dass sie aus einem Wundcallus hervorging.

Die normal mit mehr als zwei Blättern versehenen Streptocarpus-Arten zeigten nach Entfernung des grösseren Cotyledon keine Regeneration desselben. Der Verf. meint, es entspreche das ganz der Anschauung, dass die Regeneration unterbleibe, weil die Pflanze sie nicht nöthig habe. Ich glaube aber, man kann von der Zweckmässigkeit hier ganz absehen. Wenn ein Vegetationspunkt vorhanden ist, so reagirt dieser, gemäss dem früher geltend gemachten Verhalten eben leichter auf die Entfernung eines Blattes, als andere Theile. Erst wenn bei einer „caulescenten" Streptocarpus-Art der Vegetationspunkt der Keimpflanze entfernt worden wäre, könnte man das Verhalten wirklich mit dem der Keimpflanzen von Str. Wendlandi vergleichen, bei denen der Vegetationspunkt einer vegetativen Entwickelung nur in Ausnahmefällen — solche hat Pinzinger beobachtet — noch fähig ist. Wenn der kleine Cotyledon durch Entfernung des grossen

---

1) Die entsprechenden Maasse des grösseren Cotyledon waren 28 und 30 cm.

zum Weiterwachsen angeregt wird, liegt eine ganz ähnliche Erscheinung vor, wie sie durch Hildebrand, Winkler und mich für die Primärblätter von Cyclamen (nach meiner Auffassung) nachgewiesen wurde, d. h. es wird eine normal vorhandene Wachsthumshemmung aufgehoben.

Die oben mitgetheilten Versuche mit älteren Streptocarpuspflanzen aber zeigen, wie tiefgreifend gegenüber den „caulescenten" Arten hier die ganze Organisation schon geändert ist. Denn auch die Adventivsprosse traten nicht als „caulescente" Sprosse auf, sondern wiederholten nur die Gestaltung der Keimpflanze. Dass, wenn der Assimilationsapparat entfernt ist, zunächst dieser ergänzt wird, erscheint als „zweckmässig", dürfte aber darin begründet sein, dass ebenso wie bei der Keimpflanze selbst die ganze Organisation so eingerichtet ist, dass erst beim Vorhandensein bestimmter Baustoffe die Blüthenbildung möglich wird. Ist ausser der Inflorescenz auch das Laubblatt entfernt, so müssen diese Baustoffe erst durch Assimilation neu gebildet werden; ist das Laubblatt vorhanden, so kann rasch wieder zur Blüthenbildung geschritten werden.

Hervorzuheben ist noch, dass die Adventivsprosse weder aus der Wundfläche noch aus einem Callus entspringen. Aehnlich wie bei den Begoniablättern sind offenbar bestimmte Stellen — namentlich die Basis der Inflorescenzachse — zur Adventivsprossbildung besonders disponirt.

Auch bei Cyclamen gelang es übrigens an decapitirten älteren Knollen theils aus der Wundfläche (nahe den Gefässbündeln), theils aus der Aussenfläche (unterhalb der Korkschicht) Adventivsprossbildung hervorzurufen, was hier kurz erwähnt sein mag, da früher die Frage, ob auch ältere Cyclamenknollen Adventivsprosse bilden, offen gelassen wurde.

4. Stereum hirsutum.

Dass manche Pilze günstige Objecte für das Studium der Regenerationserscheinungen darstellen, geht aus Van Tieghem's [1]) und Brefeld's bekannten Untersuchungen hervor. Es gelang Brefeld [2]) z. B. bei Coprinus stercorarius durch Abschneiden des Hutes die Bildung neuer Fruchtkörper am Stiele zu erzielen, ebenso an verletzten Theilen des Fruchtkörpers selbst. Auch ohne Ver-

---

1) Van Tieghem, Nouvelles observations sur la dévelopement du fruit etc. Bulletin de la société botanique de France, t. XXIII, 1876, pag. 101.

2) Brefeld, Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. III. Heft (1877) pag. 67 ff. Vgl. auch Biffen, On the biology of Agaricus velutipes Curt. (Linn soc. journal of botany Vol. XXXIV.)

letzung lassen sich secundäre Fruchtkörper erzielen; solche entstehen, wenn Sklerotien im Finstern austreiben. Die durch den Lichtmangel gehemmte Ausbildung des primären Fruchtkörpers führt hier offenbar zur Entwickelung zahlreicher secundärer Fruchtkörperanlagen, wie ja auch oben für Bryophyllum nachgewiesen wurde, dass die Hemmung der Sprossanlagen genügt, um die Entwickelung der blattbürtigen Sprosse zu veranlassen.

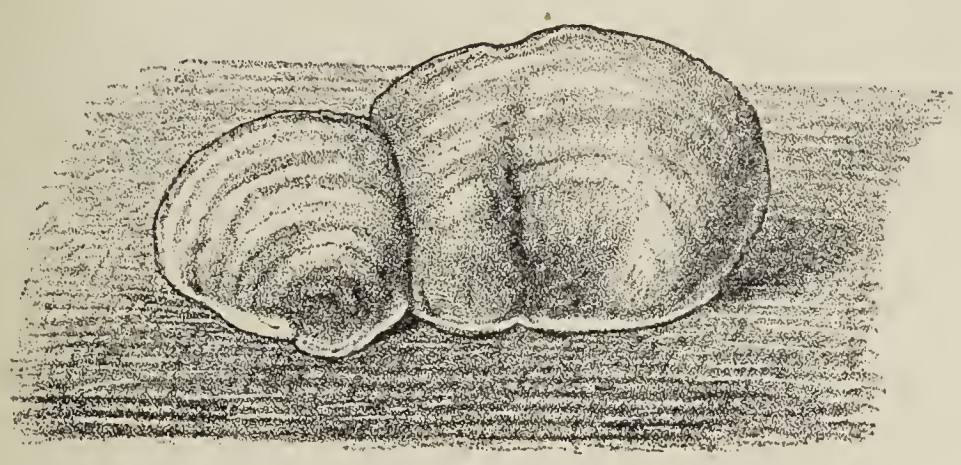


Fig. 4. Stereum hirsutum. Mit einander verwachsene Fruchtkörper von unten.

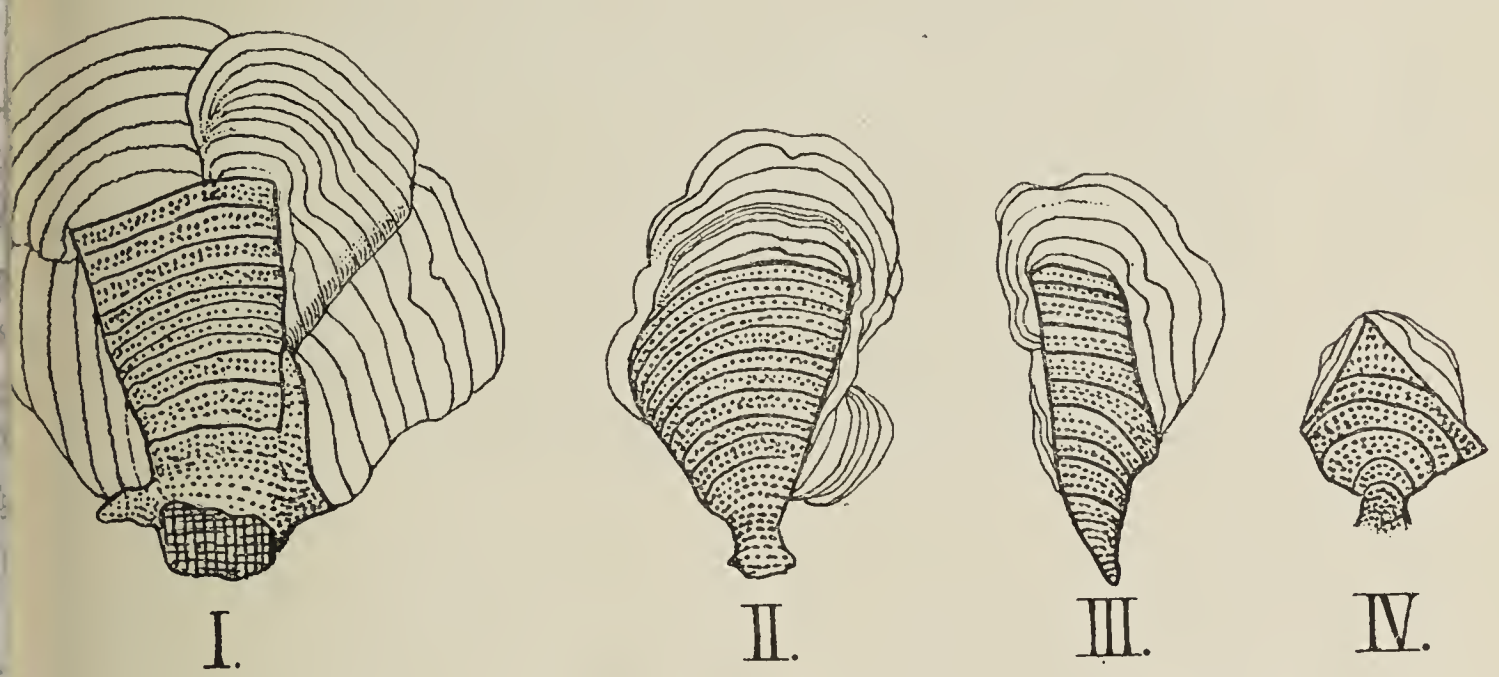


Fig. 5. Fruchtkörper von Stereum hirsutum mit Regenerationserscheinungen. (Nat. Gr.) Die zur Zeit der Verletzung vorhandenen Theile punktirt.

Meine eigenen Versuche wurden mit Stereum hirsutum angestellt, einem Hymenomyceten, der bekanntlich ausgezeichnet ist durch eine sehr einfache Gestaltung der Fruchtkörper, welche dem Substrat meist einseitig aufsitzen und eine Zonenbildung zeigen, wie dies z. B. auch auf dem Habitusbild (Fig. 4), welches einige mit einander verwachsene Fruchtkörper von unten darstellt, hervortritt.

Von solchen Fruchtkörpern wurden kleinere oder grössere Theile entfernt. Die Fig. 5 zeigt die Veränderungen, welche nach etwas mehr als einem halben Jahre an den Fruchtkörpern (die sich auf einem in

einem feuchten Walde liegenden todten Erlenstamme befanden) aufgetreten waren. Der alte Theil des Fruchtkörpers, wie er nach der Verletzung vorlag, ist durch Punktirung von dem neuen Zuwachs, der bei den einzelnen Fruchtkörpern ein verschieden starker war, unterschieden. Wenn man diese Neubildungen oberflächlich betrachtet, könnte man zu der Annahme gelangen, es liege hier ein wirklicher Fall von „Restitution“ vor, d. h. der Fruchtkörper ergänze seine verloren gegangenen Theile. Bei dem in Fig. 5 IV dargestellten Stücke z. B. war rechts und links ein Stück abgeschnitten worden, so dass der Fruchtkörper nach vorne dreieckig wurde. Es hat an den Verletzungsstellen eine Neubildung stattgefunden, welche, was die äussere Gestaltung anbelangt, thatsächlich (wie andere, ähnlich behandelte, aber in der Regeneration weiter fortgeschrittene Fruchtkörper zeigten) nach einiger Zeit zu einer Ergänzung bis auf annähernd den früheren Umriss führt. Eine genauere Vergleichung verschiedener regenerirter Fruchtkörper ergibt indes, dass von einem wirklichen Ersatz gerade des Vorlornen nicht gesprochen werden kann. Wäre ein solcher eingetreten, so müsste in den neugebildeten Fruchtkörpertheilen die Zonenbildung sich derjenigen des alten Fruchtkörpers anschliessen. Dies ist aber, wie die Vergleichung der Figuren zeigt, nicht der Fall. Durch die Verletzung wurde an der Schnittfläche eine Hyphenwucherung veranlasst, welche sofort zur Fruchtkörperbildung übergeht und demgemäss eine Zonenbildung aufweist; die Zonenbildung richtet sich aber nach der Richtung, in welcher das Wachsthum der Neubildungen vor sich geht, nicht nach der Gestaltung des alten Fruchtkörpers. Man könnte z. B. sagen, dass in Fig. 5 II unten rechts eigentlich ein neuer Fruchtkörper entstanden ist, der sich von der gewöhnlichen Form der Fruchtkörper nur dadurch unterscheidet, dass er eine verhältnissmässig sehr breite Ansatzfläche besitzt. Und wie auch unverletzte, einander benachbart wachsende Fruchtkörper von Stereum hirsutum leicht mit einander verwachsen (eine Verwachsung tritt auch bei künstlich gespaltenen Fruchtkörpern leicht ein), so auch die Neubildungen. Die Zonenbildung derselben schliesst sich, wie Fig. 5 I, II und III zeigen, der des unverletzten fortwachsenden Randes an, ebenso wie verwachsene unverletzte Fruchtkörper von dem gemeinschaftlich fortwachsenden Rande gemeinsame Zonen bilden und so ein Bild liefern, das dem eines optischen Durchschnittes durch ein halbzusammengesetztes Stärkekorn gleicht. Dass eine „Restitution“ am meisten vorhanden zu sein scheint bei Fruchtkörpern, welche wie der in Fig. 5 IV abgebildete behandelt wurden, erklärt sich aus der

Art der Verletzung: ein fortwachsender Rand des Fruchtkörpers war hier nicht mehr vorhanden, das Wachsthum erfolgte von den Wundrändern und musste schliesslich zu einer annähernden Wiederherstellung der ursprünglichen Gestalt führen.

Wenn man berücksichtigt, dass die Fruchtkörper von St. hirsutum viel einfacher gebaut, sozusagen viel weniger individualisirt sind als die der Agaricinen, so wird man zu dem Schlusse gelangen, dass

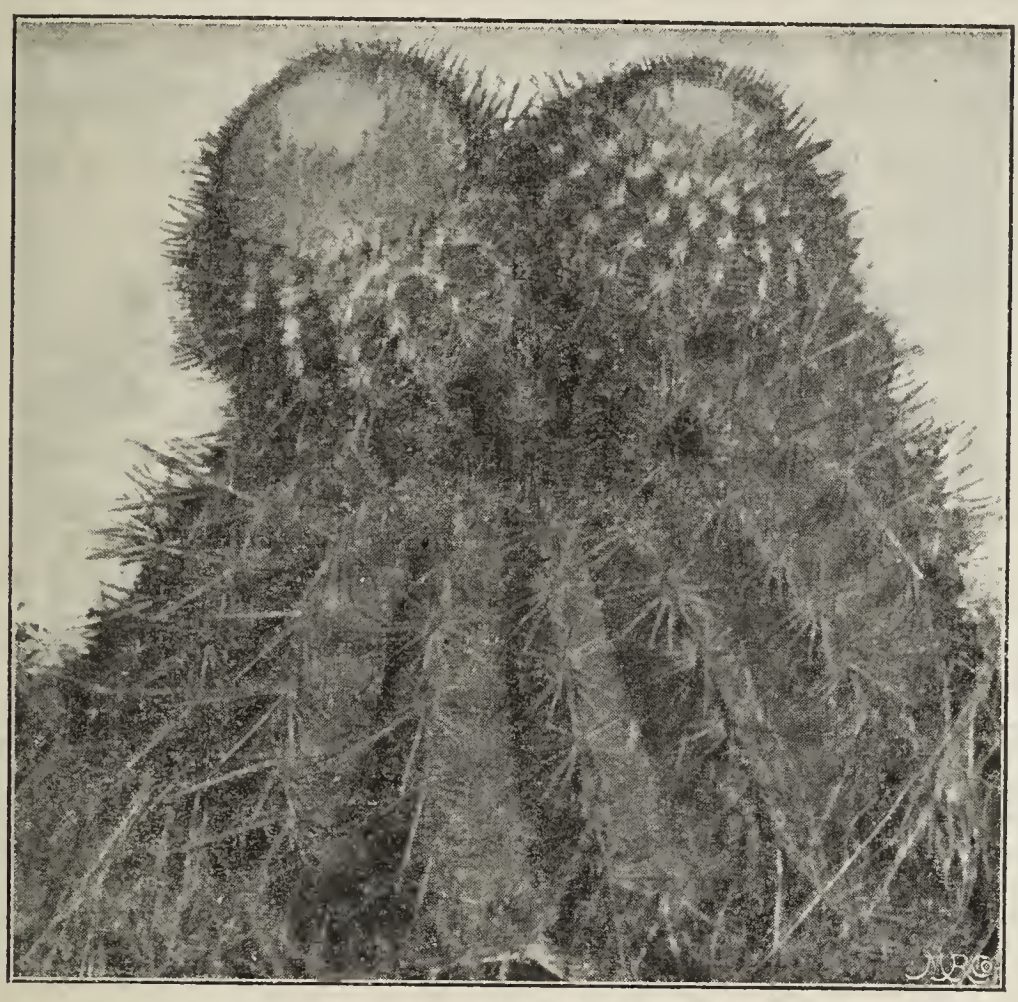


Fig. 6. Melocactus sp. (verkleinert). Exemplar, dessen „Schopf“ zerstört war (die Reste sind auf dem Scheitel noch zu sehen). Während sonst die Melocactus-Pflanzen unverzweigt sind, haben sich hier infolge der Verletzung zwei neue Pflanzen gebildet, welche beide schon zur Schopfbildung übergegangen sind; bei dem Exemplar links ist diese weiter vorgeschritten als bei dem rechts. (Nach einer 1890 vom Verf. auf Curaçao aufgenommenen Photographie.)

die soeben kurz beschriebenen Regenerationserscheinungen von den von Brefeld nachgewiesenen nicht wesentlich verschieden sind. In beiden Fällen ruft die Verstümmelung eines Fruchtkörpers nicht den directen Ersatz des entfernten Theiles, sondern die Neubildung eines oder mehrerer neuer Fruchtkörper hervor, nur sind diese bei Stereum so wenig individualisirt, dass sie als Ersatztheile des alten Fruchtkörpers erscheinen. Dass aber bei den Neubildungen am Fruchtkörper nicht (oder doch nur am Anfang) vegetative Aussprossung eintritt, steht im Zusammenhang mit der a. a. O. pag. 387, 501 ff. hervor-

gehobenen allgemeinen Erscheinung, dass die Qualität der bei der Regeneration auftretenden Neubildungen abhängt von dem Stadium, in welchem die Pflanze sich befindet. Eine Verletzung des Mycels von Stereum v o r der Bildung der Fruchtkörper würde allenfalls die Bildung neuer Myceläste, nicht aber die eines Fruchtkörpers, hervorrufen. Diese Erscheinung wird bei den Pilzen nur dadurch zum Theile modificirt, dass das Auftreten der Fruchtkörper an bestimmte äussere Bedingungen gebunden ist. Man wird sich deshalb nicht wundern können, wenn z. B. bei Entfernung eines jungen Mucorsporangiums die Fruchthyphe vegetativ weiter wächst, falls sie in Flüssigkeit untergetaucht wird, während in der Luft ein oder mehrere neue Fruchtträger aus ihr hervorsprossen.

Ein Fall, der dem Verhalten der Pilzfruchtkörper entspricht, sei schliesslich für eine Phanerogame erwähnt. Die Cacteengattung Melocatus ist bekanntlich dadurch ausgezeichnet, dass die Pflanze, nachdem sie genügend herangewachsen ist, an ihrem Ende einen lange Zeit weiter wachsenden, von dem Vegetationskörper auffallend verschiedenen „Schopf“ bildet, der nur Blüthen hervorbringt, während das vegetative Wachsthum abgeschlossen ist (abgesehen etwa von einer Verdickung des Vegetationskörpers). In Fig. 6 ist ein Exemplar einer Melocactusart abgebildet, welches ich 1890 auf der Insel Curaçao photographirte. Hier hat eine Beschädigung des „Schopfes“ stattgefunden; er ist theilweise zerstört worden und Regeneration ist eingetreten, aber nicht indem neue Schopftheile gebildet wurden, sondern indem zwei Melocactuspflanzen auftraten, von denen jede rasch zur Bildung eines neuen Schopfes überging. Denken wir uns, der Schopf entspreche dem „Hut“, der Cacteenkörper selbst dem Stiel eines Agaricus oder Coprinus, so leuchtet die Uebereinstimmung der Regenerationsvorgänge ein. Auch für Streptocarpus war ja oben ganz Analoges zu berichten. Man könnte — wenn man von den durch die „polare“ Differenzirung des Pflanzenkörpers veranlassten Erscheinungen zunächst absieht — sagen, dass Pflanzenzellen meist verhältnissmässig leicht veranlasst werden können, den ganzen Organismus oder doch bestimmte Organcomplexe (wie z. B. einen Spross) zu reproduziren, schwieriger dazu, unmittelbar das Verlorene zu ersetzen. Und man kann dies weiter darauf zurückführen, dass die gegenseitige Beeinflussung der Zellen eine weniger stark ausgeprägte als bei Thieren ist. Dass aber auch bei Pflanzen alle Regenerationserscheinungen auf Correlation beruhen, wurde schon früher betont, und die vorliegende Mittheilung hatte den Zweck, weitere Belege für die Berechtigung dieser Auffassung zu liefern.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: 92

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

Artikel/Article: Morphologische und biologische Bemerkungen. 131-146