Ueber Regeneration bei den Selaginellen.

Von
Dr. J. Behrens (Karlsruhe).

Die im Nachfolgenden mitzutheilenden Beobachtungen sind schon vor längerer Zeit, wesentlich im Winter 1893/94, gemacht. Die Absicht, dieselben weiter zu verfolgen, ist bisher stets an anderen Aufgaben gescheitert und dürfte auch in Zukunft kaum jemals zur Ausführung gelangen. Immerhin sind auch die damals erzielten Ergebnisse nicht ohne Interesse, so dass eine Mittheilung derselben gerechtfertigt sein dürfte.

Es handelt sich zunächst um die Frage, ob und in welcher Weise kürzere oder längere Stengelabschnitte von Selaginella sich wieder zu einer neuen Pflanze ergänzen, und diese Frage wurde mir nahegelegt durch den Wunsch, die Bedingungen näher kennen zu lernen, unter denen die Wurzelträger bei der Gattung Selaginella sich in beblätterte Sprosse verwandeln. Daran schlossen sich dann noch einige weitere Versuche.

Die Art, welche in der Hauptsache das Material zu den Experimenten bot, war meist die unter dem Namen Selaginella inaequalifolia im botanischen Garten der technischen Hochschule kultivirte Form. Wie bei den meisten andern Arten, zeichnen sich die beblätterten Sprosse dieser Form von der ersten Dichotomie an aus durch eine ausgeprägte Anisophyllie, welche den meisten Selaginellen zugleich mit dem Plagiotropismus des Sprosssystems das charakteristische Aussehen verleiht. Orthotrop sind ausser den Wurzeln, sowie den auf der Dorsal- und Ventralseite der Sprosse in den Dichotomiewinkeln entstehenden Wurzelträgern nur die isophyllen Sporangienstände und der Keimspross bis zur ersten Dichotomie, die aber schon über dem ersten Blattpaare erfolgt. Nach Pfeffer[1]) ist die Dorsiventralität, einmal ausgebildet, inhärent und kann nicht durch Umkehrung der Beleuchtung in ihr Gegentheil verkehrt werden, während allerdings ursprünglich die Dorsiventralität der plagiotropen Sprosse bei Selaginella vielleicht durch das Licht inducirt wird. Wenigstens gibt Hofmeister an, dass die Anisophyllie bei Lichtausschluss eine

1) Pfeffer, Studien über Symmetrie und specifische Wachsthumsursachen. Arbeiten des botanischen Instituts zu Würzburg. I. 1871. pag. 94.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0165-6

viel weniger ausgeprägte wird.[1]) Eine Verminderung der Dorsiventralität beobachtete übrigens auch Pfeffer für die in umgekehrter Lage dem Licht exponirten Triebe.[2])

Bezüglich der Regenerationsfähigkeit der Selaginellen gibt Hofmeister als eine bekannte Thatsache an, dass das kleinste Bruchstück des Stengels von Selaginella im Stande ist, bei geeigneter Behandlung (auf lockerem Boden feucht und warm gehalten) eine neue Pflanze zu entwickeln.[3]) In den Winkeln, welcher die in die Blätter sich abzweigenden Gefässbündel mit den Gefässbündeln des Stengels bilden, bilden sich Adventivsprosse, welche die Rindenschicht des Stengels durchbrechen und sich zu einer neuen Pflanze entwickeln, „ganz in derselben Reihenfolge von Sprossen, wie ein durch Befruchtung eines Archegoniums entstandenen Embryo," nachdem dicht an der Basis des Adventivsprosses eine Adventivwurzel hervorsprosste. Es war mir nicht möglich, diese Bildung von Adventivsprossen in der Blattachsel zu erzielen. An den Stecklingen trat entweder eine der sogleich zu beschreibenden Regenerationserscheinungen ein, oder aber, wo dies nicht möglich war, weil der Steckling aus dem Stengelabschnitt zwischen zwei Dichotomien gemacht war, ging derselbe ohne den Versuch einer Regeneration zu Grunde. Die einzigen beiden Formen der Regeneration, die zur Beobachtung gelangten, waren die Umwandlung von Wurzelträgern in beblätterte Sprosse und das Durchwachsen der Sporangienähren.

Die erstere ist zuerst beschrieben von Pfeffer,[4]) der sie bei Selaginella inaequalifolia, S. Martensii und S. laevigata beobachtete, und auf dessen Darstellung ich hier verweise. Der Umstand, dass bei S. laevigata die Mehrzahl der metamorphosirten Wurzelträger in solchen Dichotomiewinkeln angetroffen wurde, über denen die Gabeläste abgebrochen waren, brachte schon Pfeffer zu der Vermuthung, dass die Entfernung der letzteren die Metamorphose der Wurzelträgeranlage begünstigen möchte, während andrerseits Fälle, wo die Umbildung ohne Verletzung des Zweigsystems eingetreten war, darauf hinwiesen, dass der Erscheinung auch noch andere Ursachen zu Grunde liegen können. Experimente, bei denen die Gabeläste oberhalb einer Dichotomie an

1) Hofmeister, Morphologie pag. 626.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, pag. 172.

3) Hofmeister, Vergleichende Untersuchung der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen etc., Leipzig 1851, pag. 117.

4) Pfeffer, Die Entwickelung des Keims der Gattung Selaginella. Hanstein's botanische Abhandlungen I, 4, Bonn 1871, pag. 67 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0166-1

jungen Zweigsystemen von S. laevigata entfernt wurden, bestätigten die Vermuthung wenigstens theilweise, indem in zwei Fällen von vier Versuchen die Umwandlung eintrat. Als derselbe Versuch mit älteren Zweigen angestellt wurde, wuchsen an einer von drei so behandelten Dichotomien beide Wurzelträgeranlagen zu kleinen beblätterten Sprossen aus. Pfeffer selbst hält die Zahl seiner Experimente für zu gering, um sichere Schlüsse zu ziehen.

Die Art der Versuchsanstellung, die ich wählte, weicht insofern von der Pfeffer's ab, als ich nicht mit ganzen Pflanzen operirte, sondern mit Bruchstücken derselben, welche entsprechend dem gewünschten Regenerationsmodus zugeschnitten und als Stecklinge behandelt wurden. Sie wurden einfach auf Sphagnum oder Torfstücke gelegt und im Vermehrungshause der weiteren Entwickelung überlassen. Als Resultat der ausserordentlich zahlreichen Versuchsreihen mit im Ganzen 100 und mehr Stecklingen ergab sich, dass bei Stecklingen von alten Gabelungsstellen, bei denen die beiden Gabeläste abgeschnitten waren, ausnahmslos diejenige Wurzelträgeranlage, welche vorher noch nicht ausgewachsen und nur als Höcker zu sehen war, zu einem beblätterten Spross auswuchs. Man hat es also vollkommen in der Hand, die Wurzelträgeranlage zu zwingen, einen Laubspross zu erzeugen. Nie dagegen wurde beobachtet, dass ein Wurzelträger, der schon vorher sich verlängert hatte, sich in einen Spross verwandelte.

Als Beispiel theile ich das Protokoll der vollständigsten Versuchsreihe, die wir auch später noch benutzen werden, mit. Als Versuchsobjecte dienten Selaginella inaequalifolia und S. uncinata var. arborescens. Anfang Februar 1894 wurden folgende Arten von Stecklingen (je 25) gemacht:

1. Stecklinge aus den Stengeltheilen zwischen zwei (älteren sowohl wie jüngeren) Dichotomien, also ohne jeden Vegetationspunkt und ohne Wurzelträgeranlage;

2. Stecklinge von Sporangienständen, auf deren Verhalten wir später zurückkommen;

3. Stecklinge aus alten Gabelungsstellen, deren Gabeläste fortgeschnitten wurden, und bei denen wenigstens eine, oft auch beide Wurzelträgeranlagen noch als solche vorhanden waren.

4. Stecklinge (in geringerer Zahl) aus Gabelungsstellen, an denen beide Wurzelträgeranlagen schon sich verlängert hatten.

Am 25. März waren die Stecklinge sub 1 (ohne Wurzelträgeranlagen und ohne Vegetationspunkt) sämmtlich todt. An den Stecklingen sub 3 hat sich ausnahmslos die zu Beginn des Versuchs noch

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0167-7

nicht ausgewachsene Wurzelträgeranlage zu einem beblätterten Spross entwickelt, der sich zum Theil schon einmal gegabelt hat. Zu Beginn des Versuchs schon ausgebildete Wurzelträger dagegen sind unverändert, auch wenn sie (S. uncinata) durch verkehrtes Auflegen des Stecklings auf das Substrat senkrecht emporgerichtet waren. Theilweise haben solche Wurzelträger in ihrem angeschwollenen Ende Wurzeln gebildet, die sich sofort scharf nach abwärts biegen und dem Substrat zueilen. Zum Theil hat sich die Spitze solcher verkehrt gerichteter Wurzelträger selbst in scharfem Bogen nach abwärts gekrümmt, aber nur die Spitze, welche ja auch allein wachsthumsfähig ist. Während Pfeffer bei S. inaequalifolia nur die unterseitige Wurzelträgeranlage metamorphosirt fand, verhielten sich bei meinen Versuchen beide gleich, ebenso bei S. uncinata. Nicht selten wurde bei S. inaequalifolia auch die gleichzeitige Umwandlung beider Wurzelträgeranlagen in beblätterte Sprosse beobachtet.

Bei diesen Versuchen ist die Länge des Sprossstückes für den Erfolg ziemlich gleichgiltig. Es gelang auch bei Stecklingen, bei denen die Dichotomiestelle mit den beiden Wurzelträgeranlagen möglichst isolirt, die übrigen Sprosstheile möglichst entfernt waren, noch die Metamorphose und damit Regeneration zu erzielen; allerdings gingen von solchen schwachen Stecklingen immer auch eine grosse Anzahl zu Grunde. Goebel[1]) nimmt an, dass bei Pfeffer's Versuchen „das Abbrechen der Sprossanlagen eine erhöhte Zufuhr plastischer Substanzen (wenn man diesen allgemeinen, unsere Unkenntniss derselben bezeichnenden Ausdruck gestatten will) in die Wurzelträgeranlagen bewirkt und dieselben zum Austreiben veranlasst hat", und jedenfalls beweisen die oben mitgetheilten Versuche zusammen mit denen Pfeffer's, dass eine enge Correlation besteht zwischen den Sprossvegetationspunkten und den Wurzelträgeranlagen bei Selaginella. Fraglich und nach meinen Versuchen mit kleinen Stecklingen ziemlich unwahrscheinlich erscheint mir die Auffassung dieser wechselseitigen Beziehungen als einfache Compensation des Wachsthums. In den Wurzelträgeranlagen finden sich nach meiner Auffassung, die sich an die von Sachs anschliesst, sowohl spross- wie wurzelbildende Substanzen und auf das Vorhandensein, die Wachsthumsenergie u. s. w. der Sprossspitzen kommt es an, ob diese oder jene Substanzen beim Auswachsen der Anlage zur Geltung kommen, ob ein orthotroper Wurzelträger mit Wurzelanlagen oder ein plagiotroper Spross entsteht.

---

1) Goebel, Vergleichende Entwickelungsgeschichte d. Pflanzenorgane pag. 343.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0168-3

Von besonderem Interesse wäre es natürlich, jetzt auch die Selaginellen auf ihre Regenerationsfähigkeit zu prüfen, welche wie S. denticulata, helvetica u. dgl. überhaupt keine Wurzelträger besitzen, sondern an den Stellen, wo diese sonst entspringen, echte Wurzeln bilden. Mir war das bisher leider nicht möglich.[1]) Die Möglichkeit, die Umbildung der Wurzelträgeranlagen künstlich zu erzwingen, erleichtert natürlich auch die sehr wünschenswerthen entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen über die dabei stattfindenden Vorgänge.

Die andere Art der Regeneration, die beobachtet wurde und ebenso wie die Umbildung der Wurzelträger mit Sicherheit experimentell herbeigeführt werden kann, ist das Durchwachsen der Sporangienstände, das zuerst von Goebel bei Selaginella Lyallii genauer beobachtet wurde.[2]) Der Vegetationspunkt der Sporangienähre hatte sein Wachsthum wieder aufgenommen und, sich sofort dichotomirend und Wurzelträger bildend, ein heterophylles plagiotropes Sprosssystem über dem isophyllen und orthotropen Sporangiumstand erzeugt. „Eine Untersuchung der Sporangien im oberen Theil der Aehre ergab, dass dieselben taub waren und diesen Umstand glaube ich eben als Ursache des Auswachsens der Sporangien (verdruckt statt Sporangienstände) betrachten zu dürfen. Der Vegetationspunkt sistirt für gewöhnlich sein Wachsthum, weil Sporangien gebildet werden; fällt dieser letztere Umstand fort, so verhält sich der Vegetationspunkt des Sporangienstandes auch wie ein gewöhnlicher Spross.“ Goebel hält also das Verkümmern der Sporangien für das Primäre. Ein exacter Beweis für diese Art der Correlation ist natürlich unmöglich. Indessen spricht die Analogie dafür, da ja z. B. bei den Phanerogamen die Schwächung der Sexualorgane in der Blüthe ein die Füllung derselben wenigstens begünstigendes Moment bildet und auch zu dem Auftreten von Achselsprossen bei gefüllten Blüthen in ursächlicher Beziehung steht.[3])

Schon vor Goebel hatte Bruchmann, wie ich dem Referat seiner Arbeit im botanischen Jahresbericht entnehme, Mittheilungen über durchwachsene Sporangienstände von Selaginella Lyallii gemacht.[4])

1) Ein beiläufiger Versuch mit Selaginella denticulata zeigte, dass auch hier unter gleichen Bedingungen an der Oberseite der Gabelungsstelle, wo sonst die Wurzel entspringt, ein Adventivspross entsteht. (Nachträgliche Anmerkung.)

2) Goebel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botanische Zeitung 1880, pag. 821 f.

3) Goebel, Beiträge zur Kenntniss gefüllter Blüthen. I. Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Bot. XVII, 1886, pag. 274 f., 293 f.

4) Bruchmann, Die vegetativen Verhältnisse der Selaginellen. Giebel's Ztschr. f. die ges. Naturwiss. 1877, I, pag. 524 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0169-1

Er vermochte alte Zweige, darunter auch fertile, dadurch zu neuem Wachsthum zu bringen, dass er dieselben zur Erde bog. Der Scheitel der Sporangienstände unterbrach dann die Bildung von Sporangien und wuchs einfach vegetativ fort.

Nachdem ich durch entsprechende Vorbereitung der Stecklinge die Metamorphose der Wurzelträger mit Sicherheit herbeizuführen gelernt hatte, lag es nahe, das gleiche Princip anzuwenden, um die Vergrünung der Blüthensprosse zu erzwingen. Zunächst überzeugte ich mich durch mikroskopische Untersuchung verschiedener Formen, dass überall der Vegetationsscheitel des Sporangienstandes noch lebendig und also auch wohl entwickelungsfähig ist, obwohl unter normalen Verhältnissen sein Wachsthum abgeschlossen ist. Behandelt man nun Sporangienstände, die man oberhalb der jüngsten Dichotomie abschneidet, in der oben beschriebenen Weise als Stecklinge, so nimmt regelmässig nach einiger Zeit der Scheitel der Aehre sein Wachsthum wieder auf. Es gelang das Experiment mit allen Formen, die überhaupt zur Verwendung kamen, ausser mit Selaginella inaequalifolia noch mit S. uncinata, S. sarmentosa und S. umbrosa. Die Heterophyllie stellt sich an dem neuen Zuwachs oberhalb des isophyllen Sporangienstandes, wenigstens bei der etwas näher untersuchten S. inaequalifolia ganz unvermittelt ein. Im oberen Theile der durchwachsenen Aehre erweisen sich die Sporangien, ganz im Einklang mit Goebel's Beobachtungen, als verkrüppelt und taub. Sporen gelangen in ihnen nicht zur Reife.

Als Beispiel wähle ich wieder die früher schon angezogene Versuchsreihe, die Anfang Februar angesetzt war. Ende März waren fast alle aus Sporangienständen gemachten Stecklinge durchwachsen. Während jedoch an den zugleich gemachten Stecklingen mit Dichotomien die aus der Umbildung von Wurzelträgeranlagen hervorgegangenen Sprosse schon recht stark waren, zum Theil schon die erste Dichotomie und an dieser Stelle auch Wurzelträger mit Wurzeln gebildet hatten, waren oberhalb der Sporangienähren erst wenige Blattpaare von der bekannten ungleichen Grösse gebildet. Ende April, wo aus den umgebildeten Wurzelträgern schon reich verzweigte Sprosssysteme entstanden waren, sind die aus der Durchwachsung der Aehren hervorgegangenen Sprosse allerdings gegen früher sehr verlängert, aber doch im Verhältniss zu diesen noch recht kurz, noch gänzlich unverzweigt, gelbgrün und kümmerlich, weit schmäler als normale gleichalterige Sprosse. Die ersteren massen in der Breite 3,5 mm, die letzteren 6 mm im Durchschnitt mehrerer Messungen. Augenscheinlich

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0170-2

sind die durchwachsenen Sprosse krank. Am 1. Mai fand ich unter der grossen Zahl der durchwachsenen Aehren nur eine, bei der der Spross eben sich gegabelt hatte. Die Basis des Stecklings sammt dem unteren Theil der Aehre war unterdessen abgestorben. Der durchwachsene gelbgrüne Spross mass von der Aehre bis zur Gabelung 32 mm und zählte 20 Blattpaare. Die Gabeläste sind 5 mm lang. Die Wurzelträger sind an der Gabelungsstelle natürlich noch nicht ausgewachsen. Ein anderer durchwachsener Spross, noch ohne Gabelung, ist 38 mm lang und besitzt 26 Blattpaare. Bei normalen Sprossen folgen die Gabelungsstellen viel häufiger auf einander. Ende Mai endlich sind an den meisten Aehrenstecklingen Gabelungen aufgetreten, an dem eben schon erwähnten, der am ersten Mai einmal sich verzweigt hatte, hat jeder Gabelspross eine neue Dichotomie erfahren und an den Gabelungsstellen sind jetzt auch Wurzelträger und Wurzeln gebildet. Damit hat zugleich das krankhafte Aussehen der Sprosse, wenigstens soweit die oberhalb der Wurzeln gelegenen Theile in Betracht kommen, sich zum Bessern verändert. Sie sind lebhaft grün und der jüngste Zuwachs weist jetzt auch die am normalen Sprosse gewohnte Breite auf. Mit der Zeit gehen auch aus diesen Stecklingen ganz normale Sprosssysteme hervor.

Es ist also keine Frage, dass das dürftige und elende Aussehen dieser Sprosse, ihre langsame erste Entwickelung und die abnormen Erscheinungen, welche sie zunächst zeigen, wesenlich darauf zurückgeführt werden müssen, dass ihnen Wurzeln mangeln. Solche entstehen ja nur in den Gabelungswinkeln, und an den benutzten Stecklingen fehlen diese. Sobald Bewurzelung eingetreten und damit der Mangel an Aschenbestandtheilen und Stickstoff beseitigt ist, verschwindet auch das krankhafte Aussehen der Stecklinge vollständig.

Schon oben war gesagt, dass die Sporangien im oberen Theil der durchwachsenen Aehren taub blieben. In dem hier vorliegenden Falle, glaube ich nun, kann kein Zweifel bestehen, dass das Durchwachsen der Aehren das Primäre ist, und dass erst der Stoffverbrauch in dem wachsenden Scheitel das Verkümmern der noch nicht reifen Sporangien und Sporangienanlagen im oberen Theil der Aehre zur Folge hat. Damit ist das Bestehen eines Correlationsverhältnisses, wie es Goebel für die von ihm untersuchten Fälle annimmt, natürlich nicht geleugnet. Ich speciell bin wenigstens von der Existenz desselben überzeugt.

Kurz sei noch das Verhalten grösserer Stecklinge von fructificirender Selaginella inaequalifolia geschildert, bei denen die letzten

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0171-8

4—5 Verzweigungen vollständig zur Regeneration ausgelegt wurden. Auch hier erhält man neben der Umwandlung von Wurzelträgeranlagen reichlich Durchwachsungen von Aehren, welche bei dem Reichthum an Wurzeln selbstverständig von vornherein üppig wachsen und keinen krankhaften Eindruck machen. Viele Aehren ebensowohl wie viele Wurzelträgeranlagen bleiben aber natürlich bei dieser Art der Versuchsanstellung unverändert.

Es braucht wohl nicht hervorgehoben zu werden, dass die unbekannten innern Vorgänge, welche zur Metamorphose der Wurzelträgeranlagen und zum Durchwachsen der Aehren führten und welche bei unsern Versuchsreihen durch Verstümmelung ausgelöst wurden, in der Natur gewiss auch auf anderem Wege zu Stande kommen. Bruchmann's Experimente weisen schon auf einen solchen hin.

Die Durchwachsung der Aehren von Equisetum arvense und E. palustre in gleicher Weise herbeizuführen, gelang nicht, wohl weil die Objecte schon zu weit entwickelt waren. Ich benutze indess die Gelegenheit, um auf eine Beobachtung aufmerksam zu machen, die ich jetzt schon seit sieben Jahren immer wieder zu machen Gelegenheit habe. Sie betrifft das Durchwachsen der Rosenblüthen, das ich alljährlich als durchaus nicht seltenes Vorkommen in einer grösseren Centifolienanlage auftreten sehe. Durchwachsungen von Rosenblüthen sind nun allerdings an sich nichts seltenes, und ich würde kein Gewicht darauflegen, wenn nicht die Zeit des Auftretens dieser Durchwachsungen eine auffallende Gesetzmässigkeit erkennen liesse. Die Durchwachsungen treten nämlich regelmässig auf gegen das Ende der Blütheperiode, derart, dass die letzten Blüthen des einige Ar grossen Feldes fast ausnahmslos durchwachsen sind. Im Anfang und in der Mitte der Blütheperiode findet man sie nicht, was um so leichter zu controlliren ist, als die Rosen um diese Zeit täglich geerntet werden. Ebenso beobachtete ich in früheren Jahren an Treibrosen (Maréchal Niel) solche Durchwachsungen regelmässig am Schluss des Treibens, und ich kann mir diese Beobachtungen nur zurechtlegen auf Grund der Sachs'schen Theorie von Stoff und Form der Pflanzenorgane. Die Rosen treten nach der Blüthezeit ja bekanntlich in eine Periode reger vegetativer Wachsthumsthätigkeit, und wir haben es bei diesen durchwachsenen Blüthen meiner Ansicht nach gleichsam mit „Verirrungen" der sprossbildenden Substanzen zu thun.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05158-0172-4

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: 84

Autor(en)/Author(s): Behrens Johannes

Artikel/Article: Ueber Regeneration bei den Selaginellen. 159-166