

# Sitzungsberichte

der

mathematisch-physikalischen Klasse

der

**K. B. Akademie der Wissenschaften**

zu München.

---

Band XXXVII. Jahrgang 1907.

---



**München**

Verlag der K. B. Akademie der Wissenschaften  
1908.

In Kommission des G. Franz'schen Verlags (J. Roth).

## Experimentell-morphologische Mitteilungen.

Von **Karl Goebel.**

(Eingelaufen 8. Juni.)

### I. Künstlich hervorgerufene Aposporie bei Farnen.

Als vor 30 Jahren die Mitteilungen von Pringsheim<sup>1)</sup> und Stahl erschienen, welche zeigten, daß aus Moosporogonien Protonema durch Auswachsen von nicht zur Sporenbildung verwendeten Zellen hervorgehen kann, lag die Frage nahe, ob bei Pteridophyten nicht ein analoger Vorgang zu erzielen sei. Versuche, welche ich in jener Zeit in Würzburg anstellte, blieben aber erfolglos, und ebenso ist es wahrscheinlich auch anderen ergangen. Später lernte man auch bei Pteridophyten die Tatsache der Aposporie kennen, die bei manchen Farnen unter Unterdrückung der Sporenbildung regelmäßig auftritt, so z. B. bei *Athyrium filix femina* f. *clarissima*. Erscheint hier die Überspringung der Sporenbildung als eine durch „innere“ Ursachen bedingte, so zeigen andere Fälle wie der vor kurzem für ein Exemplar von *Asplenium dimorphum* beschriebene,<sup>2)</sup> daß sie bei einer sonst normalen Farnpflanze offenbar „induziert“ werden kann. Denn hier zeigte sie sich

<sup>1)</sup> Pringsheim, „Über die Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thallophyten“. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* XI, 1 (1878) (Ges. Abhandl. II, p. 265). — E. Stahl, „Über künstlich hervorgerufene Protonemabildung an dem Sporogonium der Laubmoose“. *Bot. Zeitung* 1876, p. 619.

<sup>2)</sup> Goebel, Aposporie bei *Asplenium dimorphum*. *Flora*, Bd. 95 (Erg.-Bd. z. Jahrg. 1905), p. 239.

an einer während mehrerer Jahre beobachteten Pflanze nur einmal an einem Blatte — hier aber sehr reichlich —, später nicht mehr; auch an einer aus einer Adventivknospe gezogenen Tochterpflanze des vorerwähnten Exemplares trat bis jetzt keine Aposporie ein; sie bildete nach den sterilen Blättern normale Sporophylle. Die Erscheinung künstlich hervorzurufen gelang aber auch bei dieser Pflanze nicht. So gelangte man zu der Ansicht, welche Bower<sup>1)</sup> folgendermaßen ausgesprochen hat: 'Both apogamy and apospory are decidedly rare phenomena: that they appear for the most part in plants of variable species and under conditions of cultivation which are not those normal to the plants. Moreover, attempts to induce apospory though successful in certain Mosses, have been entirely without results in ferns.'

Ein solches negatives Resultat konnte indes von einer weiteren Verfolgung der Frage nicht abhalten. Es wäre z. B. möglich, daß die Sporenbildung übersprungen werden könnte, zwar nicht an allen Blättern, aber an solchen, die in ihrer Beschaffenheit von der „normalen“ abweichen.

Aus zwei Gründen schienen mir die ersten Blätter der Keimpflanzen des Sporophyten zu solchen Versuchen besonders geeignet. Einmal hatte sich früher gezeigt, daß solche Primärblätter bei einer andern zu den Pteridophyten gehörigen Pflanze, bei *Lycopodium inundatum* durch ihre Regenerationsfähigkeit von den Blättern der älteren Pflanze abweichen,<sup>2)</sup> also eine andere „innere“ Beschaffenheit besitzen, als diese. Ein zweiter Grund war die Beobachtung, daß an einer apogam entstandenen Keimpflanze von *Trichomanes Kraussii* das erste Blatt zu einem Prothallium auswuchs.<sup>3)</sup> Dies legte die Annahme nahe, daß vielleicht Keimpflanzen speziell bei apogamen Farnen plastischer seien als ältere. Ich veranlaßte deshalb Fräulein H. Vesselovska zunächst zu Versuchen

<sup>1)</sup> Bower, *Annals of botany*, Vol. IV (1890), p. 368.

<sup>2)</sup> Goebel, „Über Prothallien und Keimpflanzen von *Lycopodium inundatum*“. *Bot. Zeitung* 1887, Nr. 12.

<sup>3)</sup> Vgl. die oben erwähnte Abhandlung über *Asplenium dimorphum*.

mit Primärblättern von apogam entstandenen *Notochlaena*-Keimpflanzen, und als diese ein positives Resultat ergeben hatten, auch zu solchen mit den Primärblättern eines normalen Farns, dessen Keimpflanzen gerade zur Hand waren, der *Gymnogramme farinifera*. Das dabei erhaltene Resultat, betreffs dessen ich auf die vorläufige Mitteilung<sup>1)</sup> und die spätere ausführliche Arbeit von H. Vesselovska verweise, war so interessant, daß es geboten schien, die Frage weiter zu verfolgen.

Es sei deshalb im folgenden über die bis jetzt von mir ausgeführten Versuche berichtet. Es wurden dabei verwendet die Primärblätter von

- Aneimia Dregeana*
- Alsophila van Geertii*
- Ceratopteris thalictroides*
- Gymnogramme chrysophylla*.
- Polypodium aureum*
- Pteris longifolia*

Außerdem standen mir nur noch Keimpflanzen von *Marsilia Drummondii* und zwei *Adiantum*-Arten zur Verfügung, diese ergaben ein negatives Resultat, alle anderen untersuchten Farne ein positives. Es ist möglich, daß die *Adiantum*blätter an sich auch regenerationsfähig sind, und nur absterben, ehe die Wachstumsvorgänge, die bei anderen beobachtet wurden, eingeleitet werden.

Das Verfahren bestand darin, daß die Primärblätter von der Pflanze getrennt und teils auf Torf teils auf sterilisierten Lehm ausgelegt wurden. Dabei ging eine größere Anzahl der Blätter zugrunde, andere aber zeigten das merkwürdige, im folgenden näher zu schildernde Verhalten.

Es traten nämlich Regenerationerscheinungen verschiedener Art auf. Entweder bildeten sich an den Blättern neue Pflanzen, oder es entstanden an ihnen Prothallien, mehrfach auch Gebilde, die nach ihrem Baue sich als Mittelbildungen zwischen Prothallien und Blättern erwiesen. Während sie im

<sup>1)</sup> Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft 1907, Bd. XXV, p. 85.

ersteren Falle also ein weiteres Beispiel bieten für den Satz, daß Keimpflanzen vielfach ein größeres Regenerationsvermögen aufweisen als ältere Pflanzen,<sup>1)</sup> stellt der zweite eine künstlich hervorgerufene Aposporie dar. Die beiden Fälle können an den verschiedenen Blättern eines und desselben Farns auftreten und sind, wie erwähnt, durch Übergangsglieder miteinander verbunden. Im folgenden seien die beobachteten Tatsachen kurz geschildert.

### 1. *Polypodium aureum*.

Diese Pflanze stelle ich voraus, weil ich an ihren Primärblättern bis jetzt nur das Auftreten von Adventivsprossen nicht aber auch das von Prothallien beobachtet habe. *P. aureum* gehört zu den Farnen, an deren Blättern normal nie Sprosse

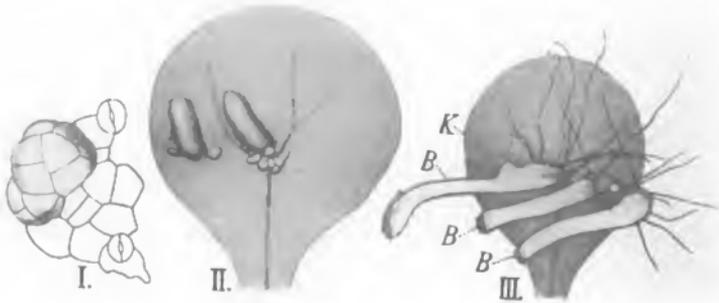


Fig. 1. Regenerationserscheinungen an abgeschnittenen Primärblättern von *Polypodium aureum*. I. Einer der Zellhöcker der Blattunterseite im jugendlichen Zustand stark vergr. II. Blatt mit Adventivsprossungen, an zweien davon je ein Blatt wahrnehmbar. III. Primärblatt mit älteren Adventivbildungen, an denen ausser dem ersten Blatte (*B*) auch die Stammknospe *K* schon wahrnehmbar ist. II. und III. schwächer vergr. als I.

auftreten, während solche bekanntlich bei einer großen Anzahl anderer Farne sich vorfinden.<sup>2)</sup> An abgeschnittenen Primärblättern treten nach einiger Zeit auf der Blattunterseite eine oft sehr beträchtliche Zahl von Zellhöckern auf, vielfach gruppenweise (Fig. 1, II), aber ohne irgendwelche bestimmte An-

<sup>1)</sup> Goebel, „Über Regeneration im Pflanzenreich“. *Biolog. Zentralblatt*, XXII. Bd. (1902), p. 486.

<sup>2)</sup> Vergl. W. Kupper, „Über Knospenbildung an Farnblättern“. *Flora*, Bd. 96 (1906), p. 337.

ordnung. Die Höcker fanden sich teils über den Leitbündeln, teils zwischen ihnen. Ihre Spitze wuchs zu einem Blatte aus, während in dem unteren Teil des Höckers ein Sproßvegetationspunkt auftrat und an der Basis eine größere Anzahl von Rhizoiden sich bildete, an gekrümmten Höckern speziell auf deren konvexer Seite.

Die Organbildung an diesen Höckern habe ich nicht näher untersucht. Man findet vielzellige Höcker, an denen noch keine Differenzierung aufgetreten ist. Es ist mir sehr wahrscheinlich, daß das erste Blatt und der Stammscheitel unabhängig voneinander auftreten. Wurzeln bilden sich erst spät, ihre Stelle wird zunächst versehen von den Rhizoiden, welche beträchtliche Länge erreichen und teilweise verzweigt sind.

## 2. *Alsophila van Geertii*.<sup>1)</sup>

An einem Blatte erschien schon 8 Tage nach der Aussaat nahe der Basis des Blattstiels ein Zellhöcker (*p* Fig. 2, I), welcher später einem Adventivsproß den Ursprung gab.

Die anderen Blätter zeigten fast sämtlich Aussprossungen am Rande (Fig. 2, II, III, IV, Fig. 3). Die Zellen waren hier dicht mit Stärke gefüllt und gingen in den meristematischen Zustand über. Meist entstanden dabei mehrschichtige Zellkörper, welche in dem Aussehen ihrer Zellen mit Prothallien übereinstimmten, aber an einzelnen Stellen Spaltöffnungen trugen. Diese Sprossungen flachten sich dann später ab und wuchsen etwa wie ein Thallus einer schmalen *Aneura* weiter; wie ein solcher Aneurathallus hat auch die eben beschriebene prothalloide Bildung Rhizoiden. Welch beträchtliche Entwicklung sie erreichen kann, geht aus Fig. 7 hervor. Trotz des Umfangs, welchen die prothalloiden Bildungen hier erreicht haben, waren Sexualorgane an ihnen nicht aufgetreten.

In anderen Fällen treten, wie Fig. 2, IV zeigt, aus dem Blatte

---

<sup>1)</sup> Benützt wurden im hiesigen Botanischen Garten erzogene Keimpflanzen. Für die Richtigkeit der Bezeichnung vermag ich nicht einzustehen.

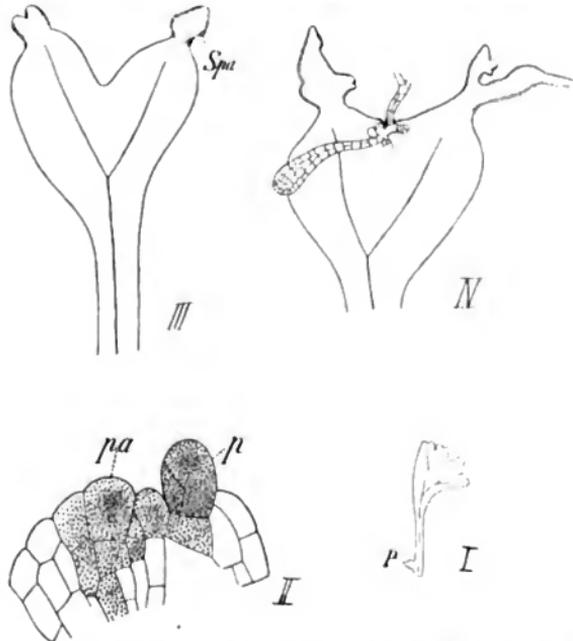


Fig. 2. *Alsophila van Geortii* I. Primärblatt (schwach vergr.) ausgelegt am 18. Februar; gezeichnet am 26. Februar. Es hat an seiner Basis die Anlage eines Adventivprosses entwickelt, welche später zahlreiche Blätter entwickelte. II. Sprossung am Rand eines Primärblattes einen Monat nach der Aussaat. Die Zellen, welche ausgewachsen sind, dicht mit Stärke erfüllt. III. Blatt (schwächer vergr.), an dessen Ende sich grössere prothalloide Auswüchse ohne Interzellularräume, aber mit zwei Spaltöffnungen (*Spa*) entwickelt haben. IV. Dasselbe Blatt III, welches am 18. März gezeichnet worden war am 13. April. Ausser den zwei inzwischen weiter gewachsenen prothalloiden Sprossungen haben sich Prothallien auch in der Bucht zwischen den beiden Lappen des Primärblattes gebildet.

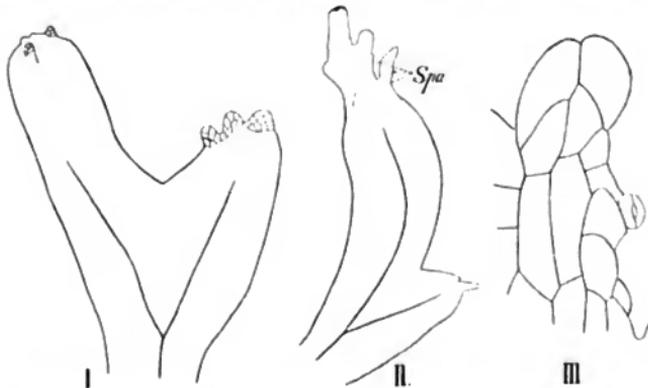


Fig. 3. *Alsophila van Geortii* I. Primärblatt dessen einer Lappen nach dem Abschneiden noch bedeutend sich vergrössert hat, mit noch wenigzelligen prothalloiden Auswüchsen. II. Primärblatt mit grösseren Auswüchsen, an diesen einzelne Spaltöffnungen. III. Ein Stück des Auswuchses stärker vergr.

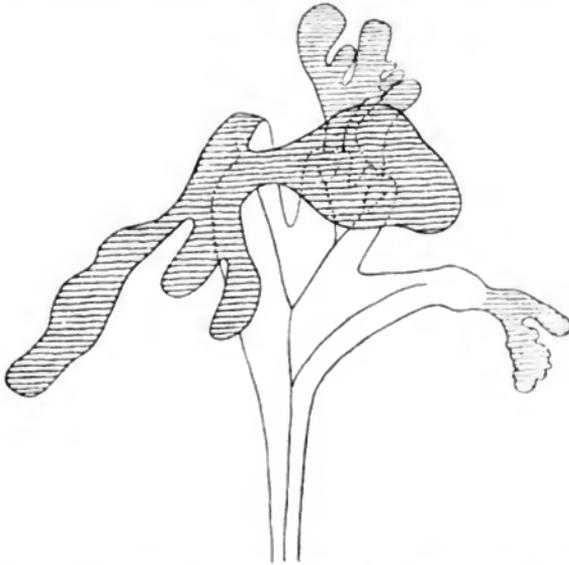


Fig. 4. *Alsophila van Geertii*. Primärblatt mit Anoura-ähnlichen, grossen, prothalloiden Auswüchsen (diese schraffiert, um sie vom ursprünglichen Blatte abzuheben).

resp. aus den an diesem entstandenen Zellen Zellreihen hervor, ganz wie bei der Keimung der Farnsporen, welche sich am Ende zu einer Zellfläche erweitern.

### 3. *Gymnogramme chryso-phylla*.

Mit dem soeben beschriebenen Verhalten stimmt im wesentlichen überein das der Primärblätter von *G. chrysophylla*, wie aus den Abbildungen Fig. 5—7 hervorgehen wird. Auch hier entstanden teils typische Prothallien, teils Mittelbildungen zwischen solchen und Blättern, d. h. mehrschichtige am Rande wachsende Gebilde, welche im stande sind, Spaltöffnungen, ja

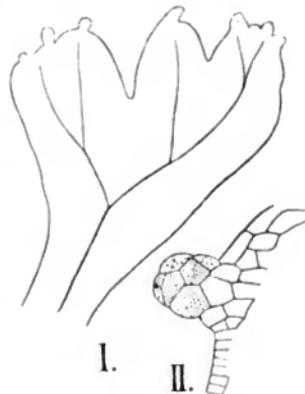


Fig. 5. *Gymnogramme Chrysophylla*.  
I. Primärblatt mit jungen prothalloiden Sprossungen, schwach vergr.  
II. Eine junge randbürtige prothalloide Sprossung stärker vergr.



Fig. 6. *Gymnogr. chrysophylla*. Primärblätter mit Sprossungen. (*Sp* Spaltöffnungen.)

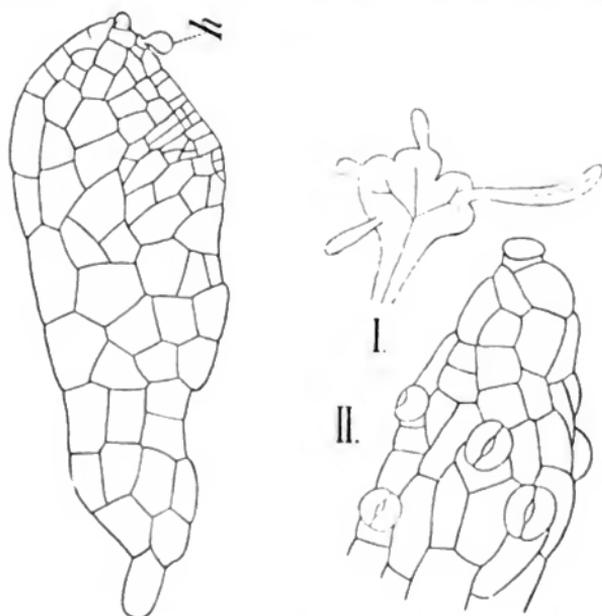


Fig. 7. *Gymnogr. chrysophylla*. I. Primärblatt mit Sprossungen. II. Oberer Teil der Sprossung rechts, stärker vergr. (etwas schief seitlich gesehen). III. Protballeide Sprossung mit Haarpapille (das Gewebe ist im mittleren Teile mehrschichtig).

sogar Leitbündel zu entwickeln. So ist z. B. in Fig. 6 gezeichnet ein Blatt, aus dessen Fläche zwei prothalloide Bildungen hervorsprossen, von denen eine zwei Spaltöffnungen entwickelt hat (Sp. Fig. 6).

In Fig. 7, III ist eine andere derartige Blattsprossung gezeichnet, welche in ihrem mittleren Teile mehrschichtig war und am Rande zwei Papillen trug, wie sie nicht an Prothallien, wohl aber an jungen Blättern vorkommen. Endlich zeigt Fig. 7, I ein Primärblatt mit vier Sprossungen, von denen eine (rechts oben) ein Leitbündel in ihrem mittleren Teile entwickelt hat, das aber nicht ganz bis zur Basis hinuntergeht. Fig. 7, II zeigt die Oberansicht des oberen Teiles; man sieht, daß verhältnismäßig zahlreiche Spaltöffnungen vorhanden sind, welche ziemlich weit über die Oberfläche hervorragen.

Hier liegt also ein Gebilde vor, das wir als ein rudimentäres Blatt betrachten können. Daß es aus einem anderen Blatte hervorgesproßt ist, ist nichts so Sonderbares, wie es zunächst erscheinen könnte. Denn ganz dasselbe kommt — abgesehen von dem unten für *Ceratopteris* anzuführenden — normal bei *Utricularia*-Arten und bei Farnen vor, welche an ihren Blattspitzen Knospen entwickeln. Andererseits kommen auch hier ganz typische blattbürtige Prothallien vor.

#### *Pteris longifolia.*

Hier traten nur Prothallien an den Primärblättern auf und zwar sowohl auf der Blattfläche (Ober- und Unterseite) als am Blattstiel (Fig. 8). Die Prothallien brachten es auch zur Bildung von Antheridien und Archegonien. Leider gingen die auf ein anderes Substrat übertragenen Prothallien zugrunde, neue Pflanzen entstanden an ihnen also nicht. Die Archegonien schienen nicht ganz normal zu sein, wenigstens waren die Halsteile abnorm stark grün, doch wurden sie nicht näher untersucht, um nicht die archegonientragenden Prothallien zerstören zu müssen. Das eine Prothallium hatte zwei gegliederte „Haare“ am Rande entwickelt, wie sie sonst den Prothallien nicht zukommen und die Zellen unter diesen Haaren

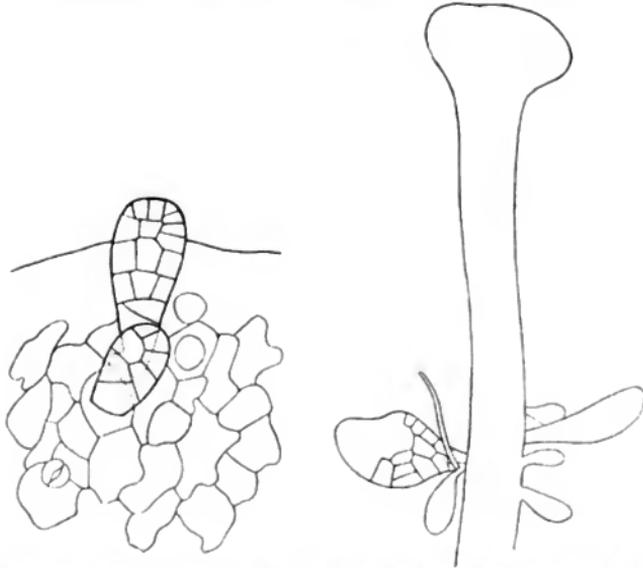


Fig. 8. *Pteris longifolia*. Links Stück der Blattfläche eines Primärblattes mit jungen Prothallien, stark vergr.: rechts Primärblatt, an dessen Stiel Prothallien ausgewachsen sind, schwach vergr.

glichen mehr den Epidermiszellen eines Blattes als den übrigen Prothalliumzellen.

#### *Ceratopteris thalictroides*.

Bei diesem Farn wurde zunächst versucht, ob auch die Sproßachse von Keimpflanzen imstande sei, Prothallien hervorzubringen.

Es wurden deshalb an einer Anzahl von Stämmchen der Sproßvegetationspunkt und die Blätter entfernt.

An dem Stämmchen einer jungen Pflanze, welches am 23. April ausgelegt worden war, hatten sich am 5. Mai aus Oberflächenzellen nahe an dem noch deutlich erkennbaren „Fuß“ (dem Haustorium) drei Prothallien entwickelt (Fig. 9), ein größeres, schon flächen-

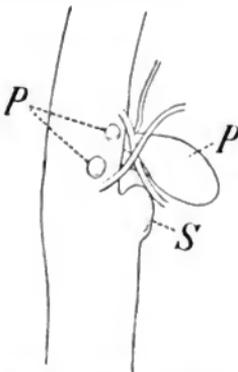


Fig. 9. *Ceratopteris thalictroides*. Unterer Teil der Sproßachse einer Keimpflanze. S Saugorgan, P Prothallien, welche sich an der Basis der Keimpflanze gebildet haben.

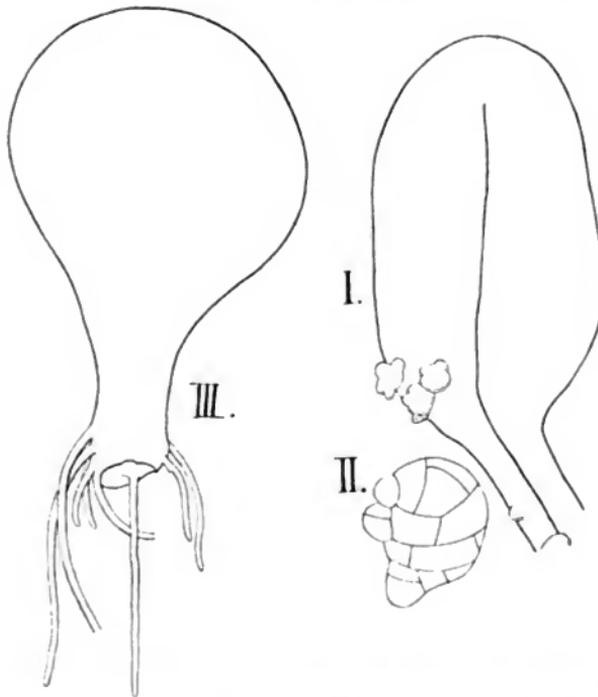


Fig. 10. *Ceratopteris thalictroides*. I. Blatt mit Zellkörpern. II. Ein solcher Zellkörper stärker vergrößert. III. Ein isoliertes Primärblatt mit Rhizoiden.

förmiges und zwei kleinere noch wenigzellige. Nimmt man ältere Keimpflanzen, so entwickeln sich am Stämmchen keine Prothallien, sondern es entsteht nahe der apikalen Schnittfläche ein Adventivsproß, der an Stelle des entfernten Vegetationspunktes tritt. *Ceratopteris* bildet bekanntlich nie Seitensprosse aus — wenigstens in den bis jetzt beobachteten Fällen —; die soeben angeführte Beobachtung zeigt, daß die Sproßachse durch Adventiv-Knospenbildung ihre weitere Existenz retten kann, wenn die Endknospe verloren gegangen ist.

Die Primärblätter von *Ceratopteris* zeigten interessante Regenerationserscheinungen.

Zunächst ist zu erwähnen, daß an den abgeschnittenen Blättern nicht selten Rhizoiden auftreten (Fig. 10. III). Solche

findet man allerdings gelegentlich auch an festsitzenden Blättern, aber wie es scheint nur dann, wenn die Wurzeln beschädigt oder zu Grunde gegangen sind. Bemerkenswert ist auch die starke Stärkeanhäufung in den Primärblättern, namentlich in deren unterem Teile.

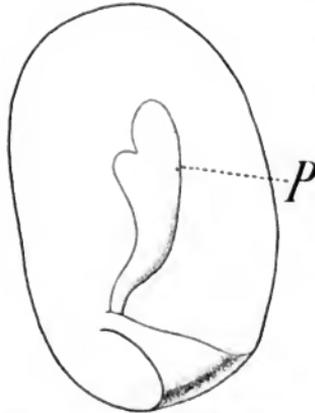


Fig. 11. Blatt, aus dessen Stiel ein Prothallium (*P*) hervorgesprosst ist.

Damit mag es vielleicht zusammenhängen, daß die Neubildungen vorzugsweise in der Basalregion der Blätter auftreten (Fig. 10 I, Fig. 11), indes sind sie keineswegs auf diesen Teil beschränkt, sie finden sich auch in der Mitte der Blätter und selbst nahe deren Spitze.

Die Neubildungen finden sich teils am Rande teils auf der Fläche der Primärblätter, und zwar sind beide Blattseiten zu ihrer Hervor-

bringung befähigt. Sie entstehen gewöhnlich in Gestalt von Zellkörpern, deren Zellen mit Prothalliumzellen übereinstimmen und Rhizoiden hervorbringen. Später wachsen diese Zellkörper aus entweder zu normalen Prothallien, oder zu Mittelbildungen zwischen solchen und Blättern. Solche Mittelbildungen finden sich an dem in Fig. 12 gezeichneten Blatte in verschiedener Ausbildung. Das mit 1 bezeichnete Gebilde gleicht äußerlich einem schmalen, lang gestielten Blatte, dessen oberer, der Spreite entsprechender Teil einschichtig ist, während der schmalere Teil mehr zylindrisch gestaltet und mehrschichtig ist. Der obere Teil zeigt nun dadurch eine gewisse Annäherung an den Blattbau, daß seine Zellen gewellte Wände haben (Fig. 12 rechts oben), ähnlich wie dies bei einer Blattepidermis der Fall ist.

Weiter geht schon die Annäherung in der mit 2 bezeichneten sproßung, welche ebenso wie 3 schräg von der Seite gesehen erscheint und dadurch die Abflachung des oberen

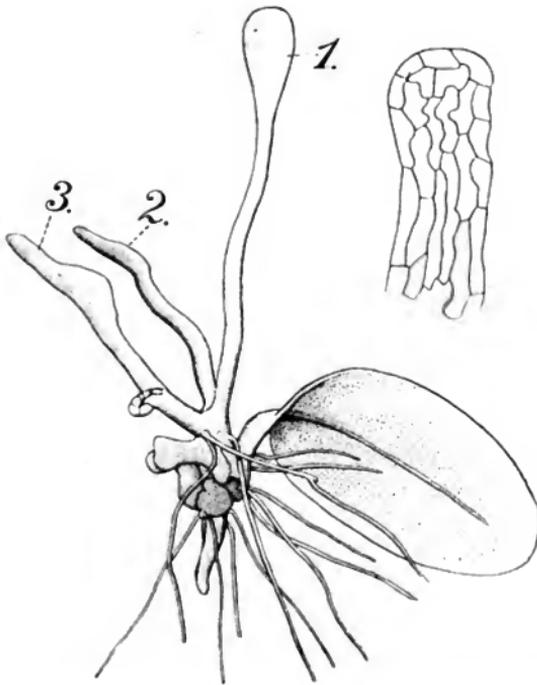


Fig. 12. Primärblatt, an welchem die Neubildungen schon bedeutend herangewachsen sind. Erklärung im Text. Oben rechts das Ende von 1 stärker vergrößert.

Teiles nicht deutlich erkennen läßt. Hier war der obere Teil zweischichtig und besaß, obwohl keine Interzellularräume vorhanden waren, eine Spaltöffnung, außerdem gleichfalls gewellte Zellen. 3 endlich besaß an einzelnen Stellen ein intercellularraumreiches Mesenchym, wie es in den Primärblättern auftritt, und mehrere Spaltöffnungen. Außerdem besaß es an seinem Stiele die Andeutung einer der Schuppen, welche am Stiel (und bei den Folgeblättern auch an der Spreite) der Ceratopterisblätter auftreten. Es lag hier also eine unzweifelhafte Mittelbildung zwischen Blatt und Prothallium vor. Wollte man je noch daran zweifeln, so sei verwiesen auf Fig. 13, welche zeigt, daß an diesen, mit Spaltöffnungen versehenen, Mittelbildungen auch Antheridien auftreten können.

Die in Fig. 12 mit 1—3 bezeichneten Gebilde entsprangen nicht etwa aus einer Sproßachse, sondern waren unabhängig voneinander. Um die Übergangsnatur noch deutlicher zu demonstrieren, wurde versucht,

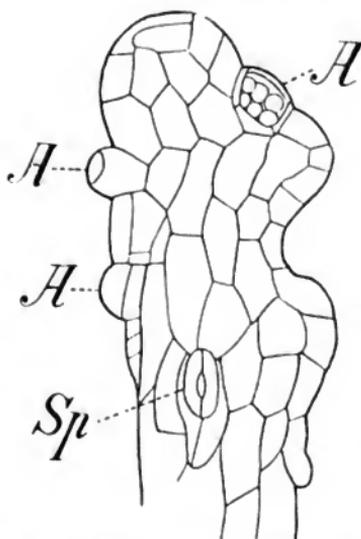


Fig. 13. *Ceratopteris thalictroides*. Mittelbildungen zwischen Blatt und Prothallium. A Antheridien, Sp Spaltöffnung.

ob es gelänge, unzweifelhafte Blätter, die an einem Sproßvegetationspunkt entstanden sind, auf eine Stufe der Gewebegliederung herunterzudrücken, welche der bei jenen Übergangsbildungen beschriebenen entspricht.

Es gelang, Blätter hervorzurufen, bei denen die Entwicklung eines Leitbündels ganz oder teilweise unterblieben war, und solche, bei denen auch die Ausbildung des Mesophylls ganz oder teilweise gehemmt war. Indem ich betreffs dieser Versuche auf eine anderweitige Mitteilung verweise, führe ich nur

an, daß diese reduzierten Blätter aus Anlagen von Primärblättern hervoringen, und daß die Veranlassung zu ihrer Bildung in einer künstlich herbeigeführten starken Ernährungsstörung lag. Jedenfalls stimmten diese Gebilde in ihrem anatomischen Bau mit den oben beschriebenen Mittelbildungen zwischen Prothallien und Blättern überein.

An den Blättern von *Aneimia Dregeana* traten prothalloide Sprossungen nur in zwei Fällen auf. Sie fanden sich teils auf der Ober- teils auf der Unterseite des Blattes, waren aber nach 3 Monaten noch so wenig entwickelt, daß ihre Beschreibung hier unterbleiben kann. Endlich kommen zu den genannten Arten noch die von H. Vesselovska untersuchten *G. farinifera* und *Notochlaena Marantae*; die apogamen *Pellaea-* und *Notochlaena-* Arten sowie *Trichomanes Kraussii* reihen sich gleichfalls an.

Es unterliegt, da die untersuchten Arten ganz zufällig herausgegriffen waren, wohl keinem Zweifel, daß die Fähigkeit der Primärblätter, die beschriebenen merkwürdigen Regenerationserscheinungen hervorzubringen, eine bei Farnen weitverbreitete ist. Sie ist aber normal beschränkt auf die Primärblätter. Blätter bzw. Blattstücke älterer Pflanzen von *Trichomanes radicans*, *Hymenophyllum dilatatum*, *Asplenium dimorphum* und *Lygodium scandens*, welche ebenso behandelt wurden wie die Primärblätter, hielten sich zwar teilweise monatelang frisch, zeigten aber keine Regenerationserscheinungen; nur bei *Trichomanes radicans* traten an einzelnen Blattstücken Rhizoiden auf, teils aus den über einem Nerven liegenden Zellen teils aus Randzellen, seltener aus der Fläche entspringend, und zwar namentlich da, wo in der Nähe abgestorbene Zellen sich befanden, deren Zersetzungsprodukte vielleicht als Reiz für die Rhizoidenbildung dienten.

Indes wird es möglich sein, auch Blätter älterer Pflanzen so zu beeinflussen, daß sie ohne Sporenbildung Prothallien hervorbringen können. Sehen wir dies doch als Ausnahmeerscheinung bei einer Anzahl von Farnen eintreten, entweder konstant oder nur sprungweise, so bei dem oben erwähnten *Asplenium dimorphum*.

Wie bei den Prothallien dieser Pflanze ist es auch an den apospor entstandenen Prothallien, die an den Primärblättern entstanden, bis jetzt nicht gelungen, Keimpflanzen zu erzielen. Indes ist dies wohl nur den Kulturbedingungen zuzuschreiben. Werden diese günstig gewählt, so ist zu erwarten, daß an den Prothallien oder an den Mittelbildungen zwischen Prothallien und Blättern Keimpflanzen entstehen und zwar wahrscheinlich apogam.

Die beschriebenen Tatsachen zeigen, daß die Fähigkeit zur Aposporie offenbar bei den Farnen weit verbreitet ist. Wo sie bei älteren Pflanzen auftritt, verhalten sich also deren Blätter so wie die Primärblätter in den hier beschriebenen Versuchen. Wenn man teilweise Spitzenaposporie und Sorusaposporie unterschieden hat, je nachdem die apospor entstan-

denen Prothallien aus den Blattspitzen oder dem Sorus, speziell den Sporangienanlagen hervorgehen, so ist das schon deshalb kein prinzipieller Unterschied, weil beides bei ein und derselben Pflanze vorkommt. So z. B. bei dem von Bower genau untersuchten *Athyrium filix femina f. clarissima*. Bower hat nur Sorusaposporie beobachtet. Schneidet man aber Blätter, die noch keine Anzeichen von Sporangienbildung zeigen ab, so wachsen in überraschend kurzer Zeit die Spitzen zu Prothallien aus. Daß gewöhnlich nur die Sporangien das tun, dürfte darin begründet sein, daß die Aposporie um so leichter eintritt, je mehr das Gewebe noch embryonalen Charakter hat. Bei einem älteren Blatte sind aber die Sporangienanlagen die Stellen, welche embryonale Beschaffenheit besitzen, und der soeben gemachten Annahme entsprechend am leichtesten zu Prothallien auswachsen.

Drei Folgerungen scheinen sich mir aus den beobachteten Tatsachen vor allem zu ergeben. Die eine ist die, daß, wie schon früher hervorgehoben wurde, die Teile der Keimpflanze bezüglich ihres Regenerationsvermögens anders sich verhalten, als die älterer Pflanzen. Wir sahen, daß aus beliebigen Außenzellen des „Dauergewebes“ dieser Keimpflanzen prothalloide Sprossungen hervorgehen können, eine Bestätigung des früher<sup>1)</sup> aufgestellten Satzes, „daß auch das Dauergewebe bei Keimpflanzen (das sich ja vom embryonalen Gewebe ableitet) ein anderes ist als später; das in ihm vorhandene „Keimplasma“ ist ja von der, durch die anderen Organe bei älteren Pflanzen erfolgende Beeinflussung noch frei, es ist die „Inkrustation“ noch eine geringere, die Rückkehr zum embryonalen Gewebe noch eine leichtere.“

Es zeigte sich ferner, daß die Blätter der Keimpflanzen nicht stets dieselben Regenerate ergeben. Es können entstehen entweder Adventivsprosse oder Prothallien oder Mittelbildungen zwischen Blättern und Prothallien. Über die Ursache für diese Verschiedenheit läßt sich eine sicher begründete Ansicht nicht aussprechen. Aber es ist mir höchst wahrscheinlich, daß sie

---

<sup>1)</sup> Über Regeneration im Pflanzenreich p. 487 (Biol. Zentralbl., 1902).

begründet ist in der Verschiedenheit der Baustoffe, welche diesen Primärblättern für ihre Neubildungen zur Verfügung stehen. Sahen wir doch, daß auch an Stelle normaler Blätter sich solche erzielen lassen, welche in ihrem Bau mit den besprochenen Mittelbildungen übereinstimmen. Es verhält sich die Sache offenbar ähnlich, wie bei den früher beschriebenen Regenerationserscheinungen bei *Metzgeria furcata*. Hier kann am Thallus als Regenerat entweder ein Zellfaden oder sofort ein flächenförmig entwickelter Thallus auftreten.<sup>1)</sup>

Endlich zeigen die angeführten Tatsachen, daß zwischen den zwei „Generationen“ der Farne kein scharfer Unterschied vorhanden ist. Man hat einen solchen neuerdings in der Chromosomenzahl finden wollen und gewiß ist die Tatsache sehr wichtig, daß das Prothallium gewöhnlich die  $x$  — oder haploide, der Sporophyt die  $2x$  — oder diploide Generation darstellt. Indessen zeigen die neueren Beobachtungen von Strasburger und Farmer, daß es auch Prothallien mit nicht reduzierter Chromosomenzahl geben kann, daß also die Formverschiedenheiten zwischen beiden Generationen jedenfalls mit der Chromosomenzahl nicht zusammenhängen. Wie es sich mit der Reduktionsfrage betreffs der prothalloiden Sprossungen an Farn-Primärblättern verhält, ist bis jetzt nicht untersucht worden. Die Analogie mit den von Farmer und Digby<sup>2)</sup> neuerdings untersuchten aposporen Prothallien spricht dafür, daß eine Reduktion nicht stattfindet. Wenn Keimpflanzen an den Prothallien sich bilden, werden sie also wahrscheinlich apogam entstehen — es soll bei neuen Versuchsserien darauf besonders geachtet werden.

Zwischen einem Farnprothallium und einer Farnpflanze sind, von der Zellkernverschiedenheit abgesehen, keine größeren Differenzen vorhanden, als zwischen einem Moosprotonema und einer Moospflanze. Das zeigen schon die Mittelformen

<sup>1)</sup> Vgl. Rückschlagsbildungen und Sprossungen bei *Metzgeria*. Flora, 85. Bd. (1898), p. 69.

<sup>2)</sup> Farmer and Digby, studies in apospory and apogamy in ferns. Annals of botany, vol. XXI, April 1907.

und die Tatsache, daß an den Primärblättern entweder Pflanzen oder Prothallien entstehen können.

Man könnte die erwähnte Erscheinung natürlich auch phylogenetisch ausdeuten, und z. B. das Farnprothallium betrachten als ein rudimentäres, Sexualorgane tragendes Farnblatt, zumal ja die Entstehung eines Farnblattes wie neuere Untersuchungen gelehrt haben, und auch oben durch ein weiteres Beispiel belegt wurde, nicht notwendig an das Vorhandensein eines Sprossvegetationspunktes gebunden ist. Der Gametophyt würde dann eine Hemmungserscheinung darstellen, aber sonst dem Sporophyten „wesensgleich“ sein. Mit solchen Spekulationen gerät man aber auf einen durchaus unsicheren Boden. Geratener als der Versuch, auf ihm ein neues Hypothesengebäude zu errichten, wird der sein, das Problem des Generationswechsels durch weitere experimentelle Untersuchungen zu fördern.

Schließlich sei noch auf eine andere Frage hingewiesen, für welche die angeführten Tatsachen von Interesse sind. Ich habe früher an *Utricularia* nachzuweisen versucht, daß die Unterschiede zwischen den Organkategorien Sproß und Blatt nur relative sind, und daß in den Knollen der *Dioscoreen*<sup>1)</sup> Gebilde vorliegen, die teils Sproß-, teils Wurzelcharakter haben. An den Primärblättern der Farne haben wir andererseits Mittelbildungen zwischen Blättern und Prothallien entstehen sehen, zudem zeigen die Erfahrungen bei einer ganzen Anzahl von Farnen, daß ein Blatt direkt aus einem andern hervorsprossen kann.

Allerdings gibt es Botaniker, welche der Ansicht sind, daß zwischen den Organkategorien Zwischen- oder Übergangsformen unmöglich seien. Mir scheint aber, daß man zu der letztgenannten Ansicht nur gelangen kann, wenn man sich den zu ihr nicht passenden Tatsachen verschließt.

<sup>1)</sup> Vgl. Flora, 93. Bd., p. 167 ff.

## 2. Über die Bedingungen der Wurzelregeneration bei einigen Pflanzen.

Neubildung von Wurzeln findet bekanntlich bei vielen Pflanzen statt an isolirten Pflanzenteilen, bei manchen auch an der unverletzten Pflanze, wenn die für die Wurzelbildung günstigen äußeren Bedingungen gegeben sind. Das Hauptinteresse beanspruchen die Pflanzen, bei denen, so lange die Pflanze unverletzt ist, auch bei günstigen äußeren Bedingungen eine Wurzelbildung an der Sproßachse nicht eintritt. Dies ist z. B. der Fall bei *Vicia Faba* und *Phaseolus*. Auch wenn man eines der Sproßinternodien verfinstert und feucht hält, treten an ihm gewöhnlich keine Wurzeln auf; wenn dies ausnahmsweise der Fall ist, so hat das nach dem weiter unten Anzuführenden offenbar seinen Grund darin, daß das eigentliche Wurzelsystem nicht mehr normal ist. Ist das letztere aber der Fall, so beruht das Unterbleiben der Wurzelbildung an oberirdischen Teilen offenbar auf einer vom Wurzelsystem ausgehenden Einwirkung, mit andern Worten, das Ausbleiben der Wurzelbildung ist korrelativ bedingt. Es wird also Wurzelbildung eintreten, wenn man entweder die Verbindung der Sproßachse mit dem Wurzelsystem unterbricht, oder dieses in einen Zustand versetzt, in welchem es seine hemmende Einwirkung auf die Wurzelbildung am Sproß nicht mehr ausüben kann. Daß ersteres entsprechend von mir früher bei *Bryophyllum* ausgeführten Versuchen geschehen kann durch eine Durchschneidung eines oder mehrerer Leitbündel, geht schon aus Versuchen von Mac Allum hervor. Aber auch der zweite Weg erwies sich als gangbar.

Es wurde der Versuch in doppelter Weise ausgeführt:

1. 12 gleichstarke *Phaseolus*-pflanzen wurden in Töpfe gepflanzt und das Epikotyl mit Sphagnum und Kautschukpapier umgeben. 6 dieser in einem feuchten Gewächshaus stehenden Töpfe wurden begossen, 6 nicht. Nach 6½ Wochen hatten die letzteren alle in das Sphagnum Wurzeln getrieben, bei den begossenen war dies nur an einer Pflanze der Fall. Diese

war durch ihre Schwächlichkeit den andern gegenüber ausgezeichnet, und diese hing offenbar damit zusammen, daß das Wurzelsystem dieser Pflanze nicht normal war.

2. An Wasserkulturen mit kräftigem, gesundem Wurzelsysteme wurde das Epikotyl in eine mit Wasser gefüllte Glasröhre gebracht und das Glas, welches die Nährlösung samt dem Wurzelsystem enthielt, dauernd auf etwa  $5^{\circ}$  abgekühlt. Die Pflanzen wuchsen unter diesen Bedingungen natürlich sehr langsam, welkten aber nicht. Sie bildeten alle am Epikotyl schließlich Wurzeln aus. Das Hauptwurzelsystem war durch die mehrere Wochen andauernde Abkühlung nicht etwa abgestorben. Es hatte zwar teilweise gelitten, wuchs aber, als die Pflanzen bei  $15-20^{\circ}$  weiter kultiviert wurden, kräftig weiter. In diesen Versuchen war das Wurzelsystem also inaktiviert worden und konnte deshalb die Wurzelbildung an der Sproßachse nicht verhindern.

Über die Art und Weise, wie diese korrelative Hemmung ausgeübt wird, läßt sich etwas Sicheres derzeit nicht aussagen; betreffs der Auffassung, welche mir die wahrscheinlichste scheint, möchte ich auf früher Gesagtes verweisen.