Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen

von

Dr. Adolph Hansen.

Mit neun Tafeln.

Der Beobachtung und dem Studium wachsender Pflanzentheile haben sich die Forscher stets mit hervorragendem Interesse zugewendet.

Zum Theil waren es physiologische Gesichtspunkte, welche zur eingehenderen Prüfung der Erscheinungen anregten, zum Theil rein morphologische. Als Methode zur Lösung der im letzteren Sinne gestellten Fragen aber diente, namentlich in neuerer Zeit in vervollkommnetem Maasse, die genaue anatomische Untersuchung der sich entwickelnden Pflanzenglieder. Sie lieferte die Grundlage für das Verständniss der physiologischen Vorgänge.

Solche Studien ergaben, dass die Formen sich trotz ihrer Mannigfaltigkeit auf wenige morphologische Grundtypen beziehen lassen, indem man von der Function, welche den Gebilden im Einzelfall als Organen zukommt, abstrahirt, und allein die zeitliche und räumliche Entwickelung derselben betrachtet.

Durch Aufstellung und Begründung dieser wenigen Grundtypen wurde erst Klarheit und Uebersichtlichkeit in die Menge der Gestalten gebracht. Im Hinblick auf die vorhergehende complicirte Terminologie war diese Klärung eine Erlösung.

Von den vier Grundformen der Pflanzenglieder, den Sprossen, Wurzeln, Blättern und Trichomen zeigen namentlich die beiden erstgenannten eine solche Regelmässigkeit in der Art ihrer Bildung, dass man sich durch relativ wenig zahlreiche Abweichungen von dieser Regel in der Auffassung nicht stören, sondern dieselben mit vollem Recht als Ausnahmen gelten liess.

Solche Ausnahmen von der normalen Spross- und Wurzelbildung nannte man insgesammt adventive Bildungen und fasste sie auf diese Weise durch einen Begriff zusammen. Diese Benennung wurde zuerst von Du Petit-Thouars eingeführt, [1]) welcher im Gegensatz zu den termi-

---

[1]) Du Petit-Thouars, Essais sur la végétation. De la culture considéré dans la reproduction par bourgeons, p. 241. (1809.)

nalen und axillären Knospen, die ausser diesen später und an anderen Orten entstehenden, Adventivknospen (bourgeons adventives, *gemmae adventitiae*) nannte.

Beim späteren Versuch eine scharfe Definition dieses Begriffes aufzustellen, ergaben sich jedoch Schwierigkeiten, wie die verschiedenen Deutungen und Auffassungen desselben bei verschiedenen Forschern zeigen.

De Candolle acceptirt die von Du Petit-Thouars eingeführte Bezeichnung und sagt: [1])

»Wie bekannt, entstehen die gewöhnlichen Knospen der Pflanzen bald an bestimmten und beständig denselben Stellen (à des places fixes et déterminées); man nennt sie in diesem Falle gewöhnliche Knospen (bourgeons ordinaires); bald aber auch entstehen sie an zufälligen Stellen, alsdann nennt man sie überzählige Knospen (bourgeons adventives).«

Ferner an anderem Orte: [2])

»Mit dem Namen nachkommende oder Adventivwurzeln bezeichne ich jene Wurzelfäden, welche statt aus den Wurzelstämmen zu entspringen, sich auf den Stengeln, den Zweigen, oder bisweilen auf anderen Organen entwickeln.«

Schacht [3]) stellt die Adventivknospe oder Nebenknospe der Terminal- und Axelknospe entgegen.

Seine Unterscheidungen gründen sich auf den Ort der Entstehung, wie bei zweien der Benennungen schon durch eben diese angezeigt wird.

»Die Nebenknospe kann sich an allen Theilen der Pflanze entwickeln, wo Gefässbündel mit einem fortbildungsfähigen Zellgewebe zusammentreffen. Deshalb erscheint sie vorzugsweise am Cambiumring des Stammes sowohl, als auch der Wurzel. Die junge Knospe bricht in diesem Falle später aus der Rinde hervor. Aber sogar am Blatte kann eine Nebenknospe entstehen, wie wir dies häufig bei *Bryophyllum*, *Malaxis paludosa*, *Cardamine pratensis* u. s. w., desgleichen bei einigen Farrenkräutern wahrnehmen.«

p. 12. »Am Stamm, wie an der Wurzel erscheint die junge Nebenknospe an der Rindenseite des Cambium; es bildet sich an diesem Ort ein kleiner Zellkegel, welcher mit dem Cambium innig verbunden ist, dagegen sich bald von den Zellen der Rinde isolirt. Indem nun die junge Nebenknospe den Saft des sie umgebenden Rindenparenchyms verzehrt, vertrocknen die Zellen desselben, sie sinken zusammen, die Knospe aber bahnt sich ihren Weg und durchbricht endlich die Rinde. Sie empfängt ihre Gefässbündel von dem Ort, wo sie am Cambium des Stammes oder der Wurzel entstanden ist und bildet selbige in der gewöhnlichen Weise weiter. Von nun ab gilt für sie alles dasjenige, was auch für die beiden anderen Knospenarten Geltung hat.«

Wenn Schacht hier auf den verschiedenen Ort am erzeugenden Pflanzentheil Gewicht legt, so wird ausserdem als besonderes Unterscheidungsmerkmal der Adventivbildungen die Entstehung im Innern des Gewebes betont.

---

[1]) De Candolle, A. P., Pflanzenphysiologie, übersetzt von J. Röper 1835. Bd. II. p. 336.

[2]) De Candolle, Organographie d. Gewächse, übers. v. Röper 1828. Bd. I. p. 219.

[3]) Schacht, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie d. Gewächse. 1859. Bd. II. p. 10.

Wie sich später ergeben wird, sind diese letzten Darstellungen Schacht's, sowie auch die gleichsinnigen von Hofmeister unrichtig, da beide nur fertige Zustände der adventiven Sprosse und Wurzeln beobachteten, eine genaue Untersuchung ihrer Entwickelung aber unterliessen.

Hofmeister widmet in seiner allgemeinen Morphologie den Adventivbildungen grössere Aufmerksamkeit. [1])

Adventive Knospen und Sprosse sind nach Hofmeisters Auffassung solche, welche an solchen Theilen des Pflanzenkörpers entstehen, die aus dem Zustande des Vegetationspunktes herausgetreten und in Dauergewebe übergegangen sind. Durch Anwendung dieser Betrachtung auf die Kryptogamen erhält der Begriff einen weiten Umfang.

Aber nicht nur der Entstehungsort, sondern die Entstehungsweise ist nach Hofmeister eine abweichende bei den adventiven Knospen:

> »Bei einzelligen oder aus Zellreihen bestehenden Pflanzen liegt die Ursprungsstelle eines adventiven Sprosses selbstverständlich stets in der Aussenfläche des Pflanzenkörpers. Auch bei vielzelligen Gewächsen kommt die Entwickelung adventiver Sprosse aus Zellen oder Zellgruppen der Aussenfläche von Stengel und Blättern vor. Bei Algen und Muscineen als Regel, bei Gefässpflanzen als Ausnahme. Der Herd des Wachsthums der meisten adventiven Sprosse der Gefässkryptogamen und Phanerogamen liegt dagegen im Innern der Gewebe: Der Ursprung der Adventivsprossen lässt sich hier auf eine einzelne Zelle oder kleine Gruppe von Zellen zurückführen, welche allseitig von Gewebe umschlossen ist. Adventivknospen, welche im Innern des Gewebes von Gefässpflanzen angelegt werden, entspringen stets aus Gewebemassen, welche an Gefässbündel oder an den Holzkörper unmittelbar angrenzen, in der Regel den nach Aussen zugekehrten Flächen dieser angrenzen. Der umgekehrte Fall ist selten; er ist für behlätterte Knospen beobachtet an geköpften Stämmen der *Crambe maritima*, deren Mark ausgefault war und die an der Innenfläche des Holzringes Knospen bildeten und an querdurchschnittenen Kartoffelknollen.«

Der grössere Theil dieser Angaben von Hofmeister über Adventivbildungen besteht aber nur in dem, was man über dieselben vermuthete, nicht was man wirklich wusste. Denn die Thatsachen waren, besonders über die Adventivbildungen bei Phanerogamen, nur ganz vereinzelt und zum Theil nicht genau festgestellt.

Die wiederkehrende Behauptung dass die adventiven Bildungen im Innern der Gewebe entständen, kam wohl daher, dass man beim Stock- und Wurzelausschlag oder beim Ausbrechen von Knospen aus alten Stämmen diese Knospen aus dem Innern derselben hervorkommen sah, was allerdings ohne Untersuchung nicht zu dem Schluss berechtigte, dass dieselben auch im Innern entstanden seien.

---

[1]) Hofmeister, l. c. § 4.

Auf diese Unrichtigkeit macht zuerst Hartig aufmerksam. [1])

»Alle Triebbildung aus unverletzter Rinde älterer als einjähriger Schaft- und Zweigtheile: Wasserreiser, Räuber, Stammsprossen, Ausschläge gehören hierher (zu den »schlafenden Augen«) und sind wohl zu unterscheiden von dem, was die Botaniker Adventivknospen nennen, wohin ich nur diejenigen Knospen zähle, die zu jeder Zeit an allen, auch den ältesten Baumtheilen im Keime neu entstehen können, wenn durch gewaltsame Verletzungen ein Wulst neuer Rinde (Rindencallus) sich bildet, mit dem die Adventivknospen gleichzeitig entstehen. Wir haben hier nur die schon am wachsenden einjährigen Triebe gebildeten, aber in weiterer Entwickelung zurückgebliebenen Knospengebilde (Präventivknospen) zu betrachten. Die Entstehungsweise der ächten Adventivknospen gehört der Reproductionslehre an. In den Lehrbüchern der Pflanzenkunde ist der Unterschied dieser in der Entstehungsweise ganz verschiedenen Knospengebilde bis jetzt nicht hervorgehoben. Auch die schlafenden Augen werden mit dem Namen Adventivbildungen bezeichnet.

Es ist in diesen Worten, welche ihre Berechtigung in richtig beobachteten Thatsachen haben, zum ersten Mal auf den grossen Fehler hingewiesen, welchen ein Forscher dem andern nachgemacht, indem er ohne weiteres auf die Entstehungsart wahrer Adventivbildungen aus der Beobachtung solcher schloss, welche gar keine Adventivbildungen waren, wenn auch der Schein sie für solche halten liess, abgesehen davon, dass auch die Entstehungsart dieser letzteren als »endogene« durchaus verkehrt aufgefasst wurde.

Auch Sachs hebt in seinem Lehrbuch (IV. Aufl. p. 174) den Unterschied der ächten Adventivbildungen und der falschen hervor, glaubt aber, dass die wahren Adventivbildungen endogener Entstehung seien.

»Da die Verzweigung und Neubildung seitlicher Glieder aus dem Vegetationspunkt bei fast allen Pflanzen vorkommt, und dadurch ihre regelmässige Wiederholung in bestimmten Punkten der fortwachsenden Axe für die Architektonik der Pflanze maassgebend ist, so kann sie als die normale betrachtet werden, gegenüber der adventiven Erzeugung von Gliedern, die an älteren Theilen des Axengebildes entfernt vom Scheitel und ohne bestimmte Ordnung erfolgt; solche Neubildungen sind für die Architektonik der Pflanze gleichgültig, überzählig (adventiv), wenn sie auch physiologisch oft sehr wichtig sind.

Adventive Sprosse entstehen meist im Innern neben den Fibrovasalsträngen des Sprosses, Blattes oder der Wurzel, sind also endogen, daraus folgt aber nicht, dass alle endogenen Sprosse adventiv sind; ..... ebensowenig sind alle Wurzeln adventiv, obgleich sie im Innern des Stammes, der Blätter oder Wurzeln entstehen; nur wo sie an älteren Theilen auftreten, sind sie oft adventiv; wenn sie dicht hinter der fortwachsenden Spitze einer Mutterwurzel oder eines Stammes entstehen, sind sie streng acropetal geordnet und eben darum nicht adventiv.«

Sachs findet also wesentlich als zum Begriff des Adventiven gehörig, dass die Neubildungen entfernt vom Vegetationspunkt ohne bestimmte Ordnung entstehen, und dass der Bildungsherd im Innern des Gewebes liegt. Allein er betont ebenso sehr, dass endogene Entstehung und adventive Bildung gar nicht nothwendiger Weise etwas mit einander gemein haben.

---

[1]) Hartig, Th., Vollständige Naturgesch. d. forstl. Kulturpflanzen Deutschlands. Berlin 1851, p. 7, Kupfertafelerklärung. — Hartig, Anatomie und Physiologie d. Holzpflanzen. 1878. p. 229.

Dieser Hinweis, dass endogene und adventive Bildung durchaus nicht immer identisch sind, wie man früher allgemein glaubte, war wohl geeignet, die bisher gänzlich fehlende Klarheit anzubahnen; dass sie gleichwohl nicht vollständig erreicht werden konnte, liegt daran, dass keine genügende Anzahl von Thatsachen über die Bildung adventiver Sprosse und Wurzeln vorlag.

Deshalb konnte auch die neueste Definition von Sachs noch nicht entscheidend sein. [1]) Es heisst am citirten Orte:

»Durch diese Betrachtung (der Abstammung aller späteren Vegetationspunkte vom embryonalen) gewinnt man auch eine richtige Unterscheidung der normalen und adventiven Sprossung, über welche sich die Schriftsteller noch immer nicht geeinigt haben. Sprossungen, welche sich aus irgend einem Vegetationspunkt entwickeln, sind normale, sie lassen sich alle als directe Descendenz des embryonalen Anfangsgewebes der Pflanze auffassen. Gelegentlich aber können im Dauergewebe selbst neue Vegetationspunkte entstehen; diese sind dann adventive.«

So musste denn, um diesen Speculationen eine feste Basis zu schaffen, vor allen Dingen die Anzahl der Thatsachen vergrössert werden. Beobachtet sind die Adventivbildungen schon seit langer Zeit von verschiedenen Forschern, anatomische Untersuchungen der Entwickelung liegen besonders bei den Phanerogamen nur ganz vereinzelte und zusammenhangslose vor.

Wenn ich ausser den citirten die Namen Ascherson, Braun, Hofmeister, Irmisch, Kny, Magnus, Pringsheim, Vöchting als derjenigen aufführe, welche an verschiedenen Pflanzen die Entstehung adventiver Knospen und Wurzeln sahen, so möge mir gestattet sein, die Aufzählung der grossen Anzahl der Species, an welchen dieses stattfand, zu unterlassen.

Man findet dieselben in Meyen's Physiologie, De Candolle's Organographie und Physiologie, ferner eine grosse Anzahl in Lindley's Theorie der Gärtnerei, F. Regel's unten citirter Arbeit, Vöchting's Organbildung im Pflanzenreich, und in vielen gärtnerischen und anderen praktisch botanischen Werken.

Wie schon bemerkt, ist dagegen die Zahl der anatomischen Untersuchungen der Entwickelung genannter Bildungen nur gering.

Trécul [2]) untersuchte eine Reihe einschlägiger Fälle, namentlich die Entstehung der Adventivsprosse aus Wurzeln.

Objecte der Untersuchungen waren *Paulownia imperialis, Tecoma radicans, Ailanthus glandulosa.*

Die weitaus beste Arbeit ist diejenige Regel's, welche die Entstehung der Adventivsprosse und Wurzeln aus den Blättern der Begonien in befriedigender Weise darlegt. Es

---

[1]) Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen p. 104.

[2]) Trécul, A., Recherches sur l'origine des bourgeons adventifs. Annales des sc. nat. 1847.

stellte sich durch diese Untersuchungen heraus, dass die Annahme der endogenen Entstehung dieser Gebilde eine falsche sei, da die Sprosse aus Zellen der Epidermis ihren Anfang nehmen. [1])

Von H. Berge wurde die Entstehung der Adventivsprosse und Wurzeln bei *Bryophyllum calycinum* untersucht, die Entstehung der Sprosse wird in dieser Arbeit genauer verfolgt, während die Wurzeln wenig genau behandelt werden. [2])

Das Umgekehrte ist der Fall bei E. Beinling, [3]) welcher einige Species der Gattung *Peperomia* untersuchte, aber über die Entstehung der Sprosse nur ganz ungenügenden Aufschluss gibt.

Ferner ist noch zu erwähnen eine Untersuchung der Cacteen-Stecklinge von S. Arloing. [4]) Es ist jedoch diese ausführliche Arbeit mehr eine physiologische als anatomische zu nennen. Die adventiven Wurzeln wurden zwar untersucht, jedoch die Zustände der ersten Anlage nicht gesehen.

Als letzte Arbeit erschien eine Untersuchung der adventiven Wurzeln von *Cissus quinquefolia.* [5])

Die genannten Arbeiten führen jedoch die Lösung der eigentlichen Frage nicht herbei, da die Verfasser bei aller fleissigen Darstellung des Einzelfalles ihre Resultate nicht genügend mit denen Anderer vergleichen und so Einklang oder Widerspruch aufdecken. Es dürfte heute aber zu den Ausnahmen gehören, dass in unserer Wissenschaft die Untersuchung eines einzelnen Falles plötzlich ein fehlendes Licht brächte und eine langschwebende Frage endgültig entschiede. Vielmehr wird nur eine vergleichende Untersuchung zahlreicher Fälle solches erreichen lassen, wobei auch wohl anzuschlagen ist, dass ein Beobachter durch Verfolgung verwandter Vorgänge den Blick für diese besondere Richtung schärft und wohl manches weniger leicht übersieht, als Jemand, der einen einzelnen Fall herausgreift.

Wenn ich in vorliegender Arbeit versuchte, die genannten Fragen möglichst der Lösung nahe zu bringen, so trieb mich nicht allein dazu der Wunsch einer Kritik und Feststellung des Begriffs des Adventiven, was doch nur für Beleuchtung und Darstellung der Gesammtheit

---

[1]) Regel, F., Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft 1876, p. 447 ff.

[2]) Berge, H., Beiträge z. Entwickelungsgesch. v. *Bryophyllum calycinum.* Zürich 1877.

[3]) Beinling, E., Untersuchungen über die Entstehung der adventiven Wurzeln und Laubknospen an Blattstecklingen von *Peperomia.* Cohn's Beiträge zur Biologie d. Pflanzen. Bd. III. Heft 1.

[4]) Arloing, S., Recherches anatomiques sur le bouturage des cactées. Annales des sc. nat. 1877.

[5]) Contribution à l'histoire des Racines adventives à propos des lenticelles du *Cissus quinquefolia* par M. d'Arbaumont. Bulletin de la société Botanique de France 1878, p. 185.

der Erscheinungen im Pflanzenreich, also einen mehr systematischen Werth hat. Vielmehr hoffte ich, dass bei einer Untersuchung neu sich bildender Pflanzentheile die Ergänzung mancher Lücken und vielleicht neue Gesichtspunkte zunächst für die Morphologie und Anatomie erreicht werden könnten.

Es war dies wohl durch die Vergleichung der Entstehung dieser anscheinend abweichenden Gebilde mit der Entstehung von Sprossen und Wurzeln überhaupt zu erwarten und ebenso konnte wohl für die schon so lange discutirte Frage nach der Bildung und Bedeutung des Callus manches Neue sich ergeben.

Die physiologisch so wichtigen Adventivbildungen haben durch Vöchting's Untersuchungen über Organbildung im Pflanzenreich das Interesse von Neuem auf sich gezogen, so dass ihre Anatomie und Entwickelungsgeschichte doppelt wünschenswerth erscheint.

Aus den oben erwähnten Gründen musste ich ohne jedes Vorurtheil an die Untersuchung gehen und es schien mir nöthig, nicht nur die Bildungen zu untersuchen, welche zu irgend einer der obengenannten Ansichten über die Adventivgebilde passten, sondern ich wandte mich allen solchen Spross- und Wurzelbildungen zu, welche nicht normaler Entstehung sind. Wie leicht ein Irrthum möglich ist, zeigen die »endogenen« Sprosse der Equiseten, welche von Janczewsky endlich als normal entstehende erkannt wurden.

Bis zur Beendigung der Untersuchung werde ich den Namen »Adventivbildung« in keiner von einem bestimmten Autor gebrauchten Bezeichnung anwenden. Derselbe muss vielmehr so lange in wörtlichem Sinne verstanden werden, bis sich ergibt, ob eine bestimmte Gruppe von Vorgängen unter den Begriff »Adventiv« sich zusammenfassen lässt, was erst am Schluss der ganzen Arbeit geschehen kann.

Wegen der zeitraubenden Culturen muss dieser Abschluss noch eine geraume Zeit verschoben werden. Es möge mir gestattet sein, eine Reihe bis jetzt untersuchter Einzelfälle vorzulegen, welche nicht uninteressante Resultate ergeben haben. Diese Reihe umfasst die Untersuchung der Adventivbildungen bei

Cardamine pratensis,
Nasturtium officinale,
Nasturtium silvestre,
Atherurus ternatus,

der schlafenden Augen von

Gleditschia sinensis,

der Adventivbildungen an Stecklingen von

Achimenes grandis,

Begonia Rex.

Die Methode der Untersuchung war die der successiven feinen Schnitte, von denen keiner aus der Reihe ausgelassen wurde. Dieser Weg der Untersuchung protoplasmatischer zartwandiger Meristeme ist eigentlich der selbstverständliche; ich musste mich häufig überzeugen, dass das in neueren Arbeiten häufig über Gebühr gerühmte Surrogat für das Messer, die Kalilauge, nur ein Surrogat ist. Bei dünnen Schnitten leistet die Aufhellung mit Kali häufig gute Dienste, kann aber nicht vom zarten Schneiden befreien. Zur Aufhellung diente auch Ammoniak und in manchen Fällen mit Erfolg Kochsalzlösung. Ein Theil des Untersuchungsmaterials wurde in Alkohol gehärtet, für einen anderen eignete sich diese Behandlung nicht. Zartes Callusgewebe wurde zum Theil durch die Einwirkung des Alkohol unbrauchbar.

I.

Natürliche Adventivbildungen.

A. Adventivbildungen bei Cardamine pratensis.

Schon lange Zeit ist das Vorhandensein adventiver Sprosse und Wurzeln bei Cardamine pratensis bekannt und diese Erscheinung findet sich seit Jahrzehnten von verschiedenen Forschern in Lehrbüchern, Abhandlungen und praktisch botanischen Werken als ein Beispiel adventiver Bildung citirt.

Es ist dies nicht zu verwundern, da die genannten Bildungen bei *Cardamine* nicht durch besondere künstliche Bedingungen hervorgerufen werden, sondern sich unter den in der Natur gegebenen stets bei dieser Pflanze finden.

Mehr zu bewundern ist, dass trotz des Interesses, das an denselben seit jener Zeit genommen wurde, diese Adventivbildungen keiner Untersuchung in Bezug auf ihre Entstehung unterworfen worden sind.

Im dritten Bande seiner Physiologie [1]) führt Meyen als einen der bemerkenswerthesten Fälle der Entstehung von Sprossen auf Blättern an: »Cassini hat im Jahre 1816 [2]) die Entdeckung

---

[1]) Meyen, Neues System der Pflanzenphysiologie. T. III. p. 47.

[2]) Journal de physique, T. 82. p. 408.

gemacht, dass die Blätter der *Cardamine pratensis* auf ihrer oberen Fläche kleine Knospen tragen, welche die Pflanze vermehren können, doch sollen sie hier wenigstens nur in den Axeln der Blattstielchen sitzen, doch auch in der Blattfläche.«

Cassini selbst gibt seine Beobachtungen in folgenden Worten: [1]) »An der Basis der Oberseite jedes Blättchens bemerkte ich ein kleines fleischiges, halbkugeliges Höckerchen, einer Drüse ähnlich. Diese Höckerchen sind gewöhnlich deutlicher auf den Blättern am Wurzelhals und am Grund des Stengels als auf den höher stehenden Blättchen; sie sind auch deutlicher auf den oberen Blättchen als auf den unteren desselben Blattes. Ich sah diese Höckerchen sich in Knospen verwandeln, wenn die Bedingungen zu ihrer Entwickelung günstig waren. Diese Umwandlung findet sehr häufig nur auf dem Endblättchen der Wurzelblätter statt. Das Höckerchen, welches sich an der Basis dieses Blättchens befindet, verwandelt sich beinahe immer bei den genannten Individuen in eine wahre Knospe, welche nach oben Blätter und einen Stengel, nach unten Wurzeln aussendet. Ich habe selbst auf der Oberseite des Blättchens eines Wurzelblattes ein Höckerchen beobachtet, welches nicht an der Basis, sondern in der Mitte der Lamina sass, welches Höckerchen sich in einen langen Faden, ganz ähnlich einer Wurzel verwandelt hatte. Oft lösen sich die Blättchen der Wurzelblätter von ihrem gemeinsamen Stiel; dann fasst jedes von ihnen auf der Erde durch seine Höckerchen Wurzel.«

Wie es ein häufiger Fall ist, dass eine Thatsache, deren eigentliche Entdeckung einem Forscher zugeschrieben werden muss, ganz oder zum Theil schon einmal vorher gesehen wurde, so ist es auch hier. Schon 1799 schildert Joh. Sam. Naumburg im 1. Stück, Band 2 von Römer's Archiv für Botanik p. 14—17 diese Verhältnisse, wenn auch ungenauer, als Cassini.

Die Cassini'schen Beoabachtungen, welche der Vergessenheit anheimzufallen drohten, hat Münter wiederholt, und in einem längeren Aufsatze darüber berichtet.[2]) Er fügt den Cassini'schen Mittheilungen bestätigende und erweiternde Angaben und noch einige allgemeine Betrachtungen bei.

Seit dieser Zeit wurde die Sprossbildung auf den Blättern von *Cardamine pratensis* sowohl, als auch auf anderen Species häufig der Beobachtung unterzogen. So besonders von A. Braun, Ascherson, Magnus und Bouché, welche auch von *Cardamine impatiens* und *hirsuta* dieselben Vorgänge berichten.[3])

---

[1]) Cassini, Observations sur les feuilles du Cardamine pratensis. Opuscules phytologiques. T. II. p. 340.

[2]) Botan. Zeitung 1845 N. 33 ff.

[3]) Ascherson, Magnus, Braun und Bouché, Ueber Knospenbildung auf den Blättern der *Cardamine*. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde zu Berlin 1873. 30. Mai.

Ascherson stellte in einer Abhandlung die bisher bekannten Thatsachen zusammen.[1])

Was die in den genannten Arbeiten erwähnte Ablösung der Blättchen von ihrem gemeinschaftlichen Stiel betrifft, so bemerkt Ascherson in einem Nachtrage, dass die Ablösung fast nur bei einer Unterart der *Cardamine pratensis (Cardamine dentata, Cardamine paludosa)* vorkommt. Nur einmal hat der genannte Forscher die Ablösung der Blättchen bei *Cardamine pratensis* beobachtet.[2])

Aus dieser historischen Uebersicht geht hervor, dass die Anzahl der Beobachtungen keine geringe ist, dass aber durch spätere den früheren wenig Neues hinzugefügt wurde, da Keiner der Beobachter sich auf eine entwickelungsgeschichtliche Untersuchung der vielbesprochenen Gebilde einliess.

Die Ergebnisse einer solchen finden sich in folgenden Blättern niedergelegt. Ehe wir uns aber den Thatsachen zuwenden, wird eine kurze Betrachtung des Untersuchungsobjectes von Nutzen sein.

Cardamine pratensis lenkt schon bei flüchtiger Beobachtung die Aufmerksamkeit auf sich, durch die verschiedene Form ihrer Blätter, welche je nach deren Stellung am Stengel wechselt.

Die Wurzelblätter, welche wie eine Rosette den aufstrebenden Stengel umgeben, sind meistens gefiedert, wenige einfach. Die einzelnen Fiederblättchen sind an Gestalt und Grösse verschieden. Ein durch bedeutendere Ausdehnung hervorragendes Blatt nimmt das Ende des gemeinsamen Stiels ein und zu beiden Seiten des letzteren reihen sich die nach unten zu an Grösse abnehmenden Blättchen. Die hoch am Stengel der Pflanze stehenden Fiederblätter zeigen bekanntlich in ihren Theilblättchen eine von den unteren ganz abweichende, linealische Form und erscheinen sitzend.

Ort der Sprosse und Wurzeln.

An den Wurzelblättern zeigt das einzelne Fiederblatt eine rundliche, eiförmige Gestalt. Es treten drei Hauptnerven in den Blattstiel über, welcher etwas verbreitert und an den Rändern etwas eingerollt ist. Von den Hauptnerven zweigen sich schwächere ab.

An diesen Gabelungsstellen der Blattnerven sind die Orte der Adventivbildung und zwar erfolgt dieselbe acropetal, sodass die ersten und ältesten Sprosse stets an der Blattbasis, später jüngere auf der Lamina entstehen. Diese Folge wird immer eingehalten. Man findet deshalb auch

---

[1]) Festschrift z. Feier d. 100jährigen Bestehens d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin. Ueber eine biologische Eigenthümlichkeit der *Cardamine pratensis* v. Dr. P. Ascherson.

[2]) Bot. Zeitg. 1874. p. 621.

auf den jüngern Blättern meistens nur an der Basis Sprosse und Wurzeln, hier aber ausnahmslos. Taf. I. Fig. 1. Ausser an diesen Stellen findet sich in jeder Axel jedes seitlichen Fiederblättchens, sowohl der Wurzelblätter, als der Stengelblätter, ein Spross, von Wurzelanlagen umgeben, Taf. I. Fig. 2. u. 3 *s*.

An allen genannten Orten findet sich immer nur ein Spross neben vielen Wurzeln. Wenn später beim Auswachsen mehrere an der nämlichen Stelle erscheinen, so ist einer der Axelspross des anderen, wie durch Untersuchung festgestellt wurde.

Die Adventivknospen und Wurzeln sieht man an älteren Pflanzen mit blossem Auge auf jedem beliebig gewählten Exemplar, namentlich die zarten weissen Wurzeln, welche wie dünne Fäden oft bei weiterem Wachsthum den Blattstiel umwickeln. Die Sprosse bleiben gegen die Wurzeln unter gewöhnlichen Umständen sehr zurück und sind selbst auf alten Blättern nur als kleine Anschwellungen zu erkennen. Auf dieser Stufe der Ausbildung verharren sie.

Um sie zur vollkommenen Entwickelung zu bringen, cultivirt man die einzelnen Blättchen, welche man von der Mutterpflanze getrennt hat, wie Blattstecklinge.

In eine in flacher Schale befindliche feuchte Sandschicht werden einzelne Fiederblättchen oder ganze Blätter, an denen noch kein Spross oder Wurzel ausgewachsen ist, mit ihren Stielen gesteckt und mit einer Glasglocke bedeckt bei Zimmertemperatur cultivirt. Directes Sonnenlicht wurde vermieden, sonst aber für die nöthige Beleuchtung und Zuführung von Wasser gesorgt.

Nach wenigen Tagen begannen die ersten Wurzeln auszuwachsen und nach acht Tagen waren bei den Culturen an fast allen Blättern die Wurzeln in zahlreicher Menge lang hervorgetreten. An Blättern, welche den 27. April 1879 gesteckt wurden, waren zwischen dem 10. und 14. Mai die Sprosse zum grossen Theil zu bedeutender Länge herangewachsen. Von ihnen hatten am 22. Mai schon einige Axelsprosse getrieben. Taf. I. Fig. 3.

Die Form der Blätter an diesen Sprossen ist die der Wurzelblätter einer aus Samen entstandenen Pflanze. Trotz des weiteren Wachsthums der jungen Pflänzchen hielten sich die erzeugenden Blätter oft Monate lang grün.

Verlassen wir diese Adventivsprosse und wenden uns noch einen Augenblick zu den normalen Axelsprossen von *Cardamine*. In der Axel jedes Fiederblattes entsteht ein normaler Axelspross, um den herum auch unter natürlichen Bedingungen auf der Pflanze zahlreiche adventive Wurzeln entstehen, welche ebenfalls aus der Blattaxel entspringen. Dies ist auch bei den hoch am Stengel stehenden schmalgefiederten Blättern der Fall, nur zeigen deren Axelsprosse noch die Merkwürdigkeit, dass ihre Blattform nicht der des Stützblattes, sondern derjenigen der Wurzelblätter gleicht. Taf. I. Fig. 2. *Ax* normaler Axelspross, *w* Wurzeln.

Ein Abwerfen der Blättchen, von dem frühere Forscher berichten, habe ich nicht beobachten können, obgleich ich häufig danach suchte. Es wird somit wohl die letzte Angabe Ascherson's richtig sein, dass nur einzelne Abarten diese Erscheinung zeigen. Doch dürften noch Versuche über diese Fragen anzustellen sein.

Verfolgen wir nun mikroskopisch die Entwickelung der adventiven Sprosse und Wurzeln.

Entwicklung der Sprosse.

Wenn wir durch den Ort der Sprossbildung an der Basis der Lamina eines jungen Fiederblättchens, welches noch keinerlei Anlagen gebildet hat, einen Querschnitt machen, so zeigt sich folgende Anordnung der Gewebeformen. Taf. I. Fig. 4.

Die Zellen der umschliessenden Epidermis zeichnen sich durch allseitig starke Wände aus; einige dieser Zellen haben eine bedeutendere Grösse und heben sich über das Niveau der andern empor. Im grosszelligen Grundgewebe sind die Blattspurstränge sichtbar.

Der Ort der Sprossbildung ist in Fig. 4 mit *o* bezeichnet. Legt man durch die entsprechende Stelle eines älteren Blattes, auf welchem die Sprossbildung schon begonnen hat, ebenfalls einen Querschnitt, so sieht man, dass dort sich ein Hügel erhebt, welcher den jungen noch blattlosen Spross darstellt. Taf. I. Fig. 5 *s*.

Der Spross entsteht nicht, wie die Adventivsprosse der Begonienblätter, aus einer Epidermiszelle. Bei *Cardamine* gleicht die Sprossbildung mehr der normalen in der Axel eines Blattes. Wie dort erheben sich auch hier gemeinsam das unter der Epidermis liegende Gewebe mit dieser als Vegetationshügel. Bei *Cardamine* liefert also die Epidermis des Mutterblattes nicht den ganzen Spross, sondern nur einen Theil.

Der Verlauf der Sprossentstehung im Einzelnen ist folgender: Zunächst verlieren die stark verdickten Epidermiszellen an jener Stelle ihre starken Wände, welche aufgelöst werden und vermehren ihre Anzahl durch radiale Theilwände. Es beginnen wohl gleichzeitig mit diesem Vorgang die unter der Epidermis liegenden Zellschichten sich zu theilen. Auch hier sind die Wände dünner geworden und das ursprüngliche Gewebe geht in ein meristematisches über. Diese Umwandlung geht allmälig vor sich, so dass man den Uebergang des Dauergewebes in verjüngtes beobachten kann. Zum Theil haben die Zellen noch ungleichmässige Membranen. Taf. I. Fig. 6. 7. Selbst an älteren Sprossen finden sich noch oft an den Ecken oder Seiten der Tochterzellen Reste der Wandverdickung ihrer Mutterzellen.

Die Erscheinungen des weiteren Wachsthums des jungen Sprossscheitels bis zur schliesslichen Blattbildung sind denen normaler Vegetationspunkte ganz gleich. Es genügt daher,

auf die Fig. 8 bis 11 auf Taf. I. u. II. zu verweisen, welche die aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien ohne Erklärung verständlich machen. Die Gefässbündelanlage geschieht in gewöhnlicher Weise. Die Stränge des Sprosses treten mit dem Strang des erzeugenden Blattes in Verbindung.

Entwicklung der Wurzeln.

Die adventiven Wurzeln von *Cardamine pratensis* bilden die erste Ausnahme von der bisher als fast unumstösslich angenommenen Regel, dass alle Wurzeln endogenen Ursprungs seien. Diese Wurzeln sind exogen.

Es fällt schon bei der Betrachtung von Schnitten durch ältere Wurzeln auf, dass nirgends die angrenzenden Gewebe durchbrochen erscheinen und die Epidermis des Blattes continuirlich in die der Wurzel übergeht. Allein bei so leicht möglicher Täuschung ist ein Schluss aus den anatomischen Verhältnissen älterer Entwickelungsstadien auf frühere bedenklich. Die Verfolgung der Entstehung der Wurzel zeigt, dass die Vermuthung der exogenen Bildung richtig ist.

Die Entwickelung der Wurzel nimmt folgenden Gang: Aus der Basis des schon beträchtlich ausgebildeten Sprosses wölbt sich ein Hügel hervor, indem ganz wie bei der Entstehung dieses Sprosses selbst aus schon älterem Gewebe wieder ein neues Meristem sich bildet. Das Periblem des Sprosses beginnt an jener Stelle eine lebhafte Theilung und die es bedeckende Epidermis muss, um dem Ausdehnungsbestreben zu folgen, ihre Zellen ebenfalls durch neue Theilungen vermehren. Fig. 12 zeigt diesen Zustand und zwar Fig. 12a die Conturen des Sprosses mit dem vollständig gezeichneten Gewebe der Wurzel, um deren Stellung zum Spross zu zeigen.

Fig. 12b zeigt dieselbe Wurzel allein, bei stärkerer Vergrösserung. Die ursprünglich dem jungen Spross angehörige Epidermis überzieht ohne Unterbrechung die junge Wurzel und andererseits geht dieselbe continuirlich in die des Blattstielgewebes über. Schon in diesem Stadium zeigt sich der Beginn der Differenzirung der Wurzelhistogene, welche im Vergleich zum Spross schon viel früher beginnt. Durch fortgesetztes Wachsthum wölbt sich die Wurzel mehr und mehr unter dem Spross hervor und zu gleicher Zeit wird die Differenzirung der Meristemschichten deutlicher, namentlich die Abgrenzung des Pleroms. Taf. II. Fig. 13a und 13b, 14a und 14b. Es ist hier wieder zur Orientirung ausser der Wurzelansicht bei stärkerer Vergrösserung dieselbe mit dem erzeugenden Spross, von welchem jedoch nur der Contur gezeichnet ist, gegeben.

Betrachten wir eine weiter entwickelte Wurzel Taf. II. u. III. Fig. 15a und 15b. Dieselbe hat nahezu ihre Ausbildung erreicht, doch hat sie ihre Stellung gegen den Spross verändert, sie

steht jetzt neben demselben. Diese Verschiebung tritt stets bei der weiteren Entwickelung der Wurzel auf.

Es wird durch diese spätere Verschiebung die Nothwendigkeit des bogigen Verlaufs des Pleroms in der noch jüngeren Wurzel, wie denselben Fig. 13*a* zeigt, erklärt. Richtet sich die Wurzel beim weiteren Wachsthum wie in Fig. 15*a* auf, so erhält der Axencylinder durch eine relativ geringe Verschiebung der Wurzelspitze seine normale Lage, was schwieriger geschehen könnte, wenn schon in der jungen Anlage des Stadiums Fig. 13*a* die Plerombildung in der Richtung der Axe fortschreiten würde. Im Stadium Fig. 15*a* hat schon die Bildung der Gefässe begonnen, welche sich an den Strang, der dem Blattstiel angehört, anlegen. So erreicht endlich die Wurzel ihre vollkommene Ausbildung, indem schliesslich die Differenzirung der Wurzelhaube erfolgt und durch dieses Merkmal jeder Zweifel gehoben ist, dass man es hier trotz der abweichenden Art der Entstehung mit wahren Wurzeln zu thun hat.

Da der Schnitt, dessen Zeichnung Fig. 16 gibt, sehr zart war, so sind seitlich einige Zellen durch das Messer fortgenommen worden. Fig. 17 gibt deshalb noch eine Ansicht der Spitze einer Wurzel gleichen Alters. Die Spitze lässt die Anordnung der Meristemglieder klar überschauen. Plerom und Periblem sind scharf geschieden, den Scheitel des letzteren bedeckt eine Initialschicht, welche für die Epidermis und Wurzelhaube gemeinsam ist. Das Periblem selbst geht aus zwei Initialen hervor. Demnach würde man die Wurzeln dem dritten der von Janczewsky aufgestellten Typen beifügen müssen. Diese Thatsache macht weitere empfehlende Worte zur Anerkennung der Adventivgebilde als normal gebaute Wurzeln wohl überflüssig.

Die Zeichnung der Wurzelspitze ist wie alle übrigen mit der Camera mit grösster Genauigkeit entworfen, ohne jegliche Schematisirung. Die Initialen des Pleroms und die gemeinsamen für Dermatogen und Wurzelhaube treten in einer so charakteristischen Weise gegenüber den umgebenden Zellen hervor, dass man an der Thatsächlichkeit der Meristemgliederung nicht zweifeln kann.

Auf dieselbe Art, wie das eben geschilderte Beispiel, entstehen sämmtliche weitere Wurzeln, die sich rund um den Spross herum bilden. Es sind nur noch einige ergänzende Bemerkungen hinzuzufügen.

Man wird wohl eigentlich nur die erste oder die wenigen ersten Wurzeln als aus dem Spross direct hervorgehende bezeichnen können. Die zahlreichen später nachfolgenden Wurzeln sind sowohl in Beziehung zu einander, als auf den Spross, accessorische Gebilde. Da der Spross nämlich unter gewöhnlichen Verhältnissen bald sein Wachsthum einstellt, während die

Wurzeln lebhaft weiter wachsen und neu entstehen, so wird ersterer allmälig hoch emporgehoben und steht nun auf einem breiten Meristempolster, welches immer neue Wurzeln erzeugt, die aber nun nicht mehr aus dem Spross, sondern aus diesem Polster neben ihm entstehen. Die Skizze Fig. 18 zeigt diese Verhältnisse. Fig. 19 gibt eine ergänzende Aufsicht auf die Basis eines Blattes von Cardamine, welche den Spross *s*, umgeben von zahlreichen Wurzeln *w* verschiedenen Alters zeigt. Die Wurzel w^2 ist keine Nebenwurzel von w^1, sondern eine dicht daneben entstandene Schwesterwurzel. Fig. 20 gibt einen Durchschnitt durch zwei solche im Verhältniss der accessorischen Bildung zu einander stehende Wurzeln.

Dass auch zuweilen im Anfang Wurzeln nicht aus dem Spross, sondern neben demselben entstehen, geht aus Fig. 21 hervor, welche zugleich das jüngste beobachtete Anfangsstadium einer der beschriebenen Wurzeln zeigt.

Nun blieb noch die Entscheidung übrig, ob die oben erwähnten neben den normalen Axelsprossen entstehenden Wurzeln Fig. 2 *w* ebenfalls exogener Entstehung seien, wie die auf den Blättern entstandenen.

Zu diesem Zweck wurden Stengelstücke, mit daransitzendem Blatt, in deren Axel die Wurzelbildung noch nicht oder kaum begonnen hatte, in obenbeschriebener Weise cultivirt. Durch dies Verfahren wurde die sonst langsamer von Statten gehende Wurzelbildung beschleunigt.

Die Untersuchung ergab, dass diese Wurzeln mit den auf den Blättern oder in den Axeln ihrer Stiele entstehenden Wurzeln im Bau und in der Bildungsweise ganz übereinstimmen, also auch exogene Wurzeln sind.

Entstehung der Nebenwurzeln.

Es schien wohl von Interesse, zu erfahren, ob die im Vergleich mit allen normalen, so abweichend sich bildenden adventiven Wurzeln von *Cardamine* nach ihrer vollkommenen Ausbildung noch von ersteren durchgreifende Verschiedenheiten zeigen, namentlich, ob sie Nebenwurzeln in gewöhnlicher Weise bildeten oder ob auch diese aus der Mutterwurzel exogen entständen.

Stecklinge aus den Fiederblättchen von *Cardamine* trieben zwar bei der Cultur üppig heranwachsende Wurzeln von relativ grosser Länge. Letztere bildeten aber nur zahlreiche Wurzelhaare, welche sich aus einem Ende der sehr langgestreckten Epidermiszellen der Wurzel als zarte Schläuche ausstülpten, dagegen keine Nebenwurzeln.

Ich benützte die von Prantl mitgetheilte Erscheinung, [1]) dass nach Entfernung der Wurzelspitzen zahlreiche Nebenwurzelanlagen auftreten.

Es wurden also, nachdem die adventiven Wurzeln zu mittlerer Grösse herangewachsen waren, die Spitzen derselben abgeschnitten, diese Manipulation hatte den gewünschten Erfolg. In 6—7 Tagen brachen Nebenwurzeln aus den Mutterwurzeln hervor.

Die Nebenwurzeln weichen von der gewöhnlichen Regel der Wurzelentstehung nicht ab; sie entstehen endogen am Fibrovasalstrang der Hauptwurzel. Fig. 22 zeigt eine solche junge Anlage einer Nebenwurzel. Die erste Anlegung derselben wurde bei der Schwierigkeit, durch die fadendünne Hauptwurzel in gewünschten Richtungen Längsschnitte herzustellen, nicht erhalten, da ein zeitraubendes Versuchen für den vorliegenden Zweck nicht nothwendig erschien. Ist die Nebenwurzel herangewachsen, so durchbricht sie in bekannter Weise das deckende Gewebe der Hauptwurzel. Somit documentirten sich die adventiven Wurzeln auch durch dieses Verhalten als normale Wurzeln, trotz ihrer abnormen Entstehungsweise.

B. Adventivbildungen bei Nasturtium officinale und silvestre.

Dass die bei *Cardamine pratensis* gefundene Abweichung der Wurzelbildung eine ganz alleinstehende Erscheinung sei, schien mir nicht sehr wahrscheinlich. Da mir andere Species der Gattung, bei denen eine Erzeugung adventiver Sprosse und Wurzeln bekannt ist, nicht zugänglich waren, so wandte ich meine Aufmerksamkeit der nahe verwandten Gattung *Nasturtium* zu. Wie bekannt, zeigt *Nasturtium officinale* eine üppige Wurzelbildung hoch am Stengel. Diese Wurzeln stehen nicht an beliebigen Stellen der Pflanze, sondern entspringen aus den Blattaxeln.

Eine vorläufige Betrachtung zeigt also eine Aehnlichkeit mit den axelbürtigen Adventivwurzeln von *Cardamine pratensis*.

Auf den Blättchen der gefiederten Blätter von *Nasturtium* ist jedoch keine Spur einer Spross- oder Wurzelanlage zu entdecken, weder mit blossem Auge noch mikroskopisch.

Ich versuchte in ähnlicher Weise, wie es oben bei *Cardamine* geschildert ist, einzeln getrennte Blätter zu cultiviren. Der gewöhnlichen Lebensweise des *Nasturtium* entsprechend wurde die Cultur in einer mit Wasser reichlich durchtränkten Sandschicht gehalten.

Trotz mehrfach wiederholter Versuche entstand auf keinem der Blättchen irgend welche Neubildung; dieselben wurden gelb und gingen schnell zu Grunde.

---

[1]) Prantl, K., Untersuch. üb. d. Regeneration des Vegetationspunktes von Angiospermenwurzeln. Arbeiten d. bot. Instit. z. Würzburg. I. Bd. p. 555.

So schritt ich denn zur Untersuchung der axelständigen Wurzeln, und da *Nasturtium* dieselben in reichlichster Menge erzeugt, wenn man es ins Wasser legt, so konnten alle Stadien ohne weitere besondere Cultur erhalten werden.

In der Axel jedes Fiederblattes finden sich meist zwei accessorische Sprosse, von denen gewöhnlich einer gegen den andern in der Entwickelung bedeutend zurückbleibt. Neben diesen Sprossen entstehen in unbestimmter Anzahl Wurzeln.

Die Entstehung dieser Wurzeln weicht in Nichts von derjenigen der axelständigen und blattbürtigen Adventivwurzeln bei *Cardamine pratensis* ab. Die Adventivwurzeln in den Axeln von *Nasturtium officinale* entstehen exogen und stimmen in der Entwickelungsgeschichte ganz mit denen von *Cardamine* überein, so dass die beigegebenen Zeichnungen für beide Species gelten können.

Auch der Bau der Wurzeln von *Nasturtium* ist mit dem der Cardaminewurzel übereinstimmend und gehört demselben Typus an.

Das gelbblühende *Nasturtium silvestre,* welches ich gleichfalls untersuchte, schliesst sich der eben besprochenen Pflanze ganz und gar an. Auch hier entstehen die axelbürtigen Wurzeln exogen in derselben Weise.

Es lag nun der Gedanke nahe, dass auch Pflanzen anderer Gattungen, welche in gleicher Weise, namentlich wenn sie an feuchten Orten wachsen, adventive Wurzeln am Stengel erzeugen, sich den Ausnahmen von der gewöhnlichen Wurzelentstehung anschliessen könnten.

Ich untersuchte daher zum Vergleich noch einige Pflanzen, welche, ebenfalls im Wasser oder an nassen Orten lebend, Wurzelbildung am Stengel zeigen.

Bei *Veronica Beccabunga* findet man ringsum unter jedem Stengelknoten eine Menge Wurzeln verschiedener Grösse.

Anscheinend geht deren Basis in das Stengelgewebe continuirlich über. Allein eine genaue Untersuchung ergibt, dass diese adventiven Wurzeln endogener Entstehung sind und das Rindengewebe des Stengels durchbrechen.

Polygonum amphibium zeigt mit *Veronica* übereinstimmende Orte der Wurzelbildung. Das Mikroskop zeigt, dass auch hier die Wurzeln endogen entstehen.

Bei *Ranunculus fluitans* finden sich seitlich unterhalb der Ansatzstelle der fadenförmigen Blätter adventive Wurzeln. Ihre Entstehung ist eine endogene.

Endogener Entstehung sind auch die Wurzeln von *Hottonia palustris*, die meist seitlich unterhalb der Blätter entspringen.

Eine genaue Entwickelungsgeschichte der adventiven Wurzeln dieser 4 Pflanzen kann erst später gegeben werden.

Es ist also ein durchgreifender Unterschied in der Entstehungsart der adventiven Wurzeln bei diesen 4 Species einerseits und bei den genannten Cruciferen andererseits vorhanden, trotz der äusserlichen Aehnlichkeit der Erscheinung.

Wenn auch eine Erklärung für diesen Unterschied hier nicht gegeben werden kann, so ist doch folgende Thatsache bemerkenswerth.

Die endogenen Wurzeln bei *Veronica Beccabunga* und *Polygonum amphibium* bei *Ranunculus fluitans* und *Hottonia palustris*, entstehen sämmtlich aus dem Stengel selbst, nie aus der Blattaxel, die exogenen Wurzeln bei *Cardamine pratensis* (ausgenommen natürlich die auf Blättern entstandenen), bei *Nasturtium officinale* und *silvestre* dagegen alle in der Axel eines Blattes, nicht aus der blatttragenden Axe selbst.

C. Adventivbildungen bei Atherurus ternatus.

Die blattbürtigen Adventivbildungen dieser Aroidee sind ebenfalls lange bekannt.

Sie sind schon von H. Peter-Peterhausen einmal untersucht worden, doch noch nicht eingehend.[1])

Die Pflanze entwickelt sich im Frühjahr aus einer tief im Boden steckenden Zwiebelknolle. Die an die Oberfläche tretenden Blätter haben nach Vollendung ihres Wachsthums eine dreitheilige charakteristische Form. Der mittlere Theil des Blattes zeigt eine bedeutendere Grösse im Vergleich mit den beiden seitlichen Theilblättchen. Die drei Blättchen sitzen an einem gemeinsamen Blattstiel und bilden an ihrem Vereinigungspunkte eine kleine Vertiefung. In dieser Vertiefung entstehen die adventiven blattbürtigen Zwiebelchen. Fig. 23 *A*.

Der Blattstiel ist sehr lang und an seinem unteren Theil scheidig zusammengerollt. Aus dieser Scheide drängt sich eine je nach dem Alter des Blattes verschieden grosse Zwiebel heraus, welche durch die Streckung des Blattstiels zuweilen über den Boden emporgehoben wird, meistens jedoch unterirdisch bleibt. Fig. 23 *z*.

---

[1]) H. Peter-Peterhausen, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Brutknospen. Hameln 1876. p. 42.

An älteren Blättern von *Atherurus ternatus* findet man in der Vertiefung zwischen den Basen der drei Theilblättchen ein oft mehr, oft weniger deutliches Höckerchen. Es ist die Anlage der blattbürtigen Zwiebel, welche unter den gewöhnlichen Umständen nicht zur Ausbildung gelangt, sondern auf der unentwickelten Stufe stehen bleibt und mit dem Blatt zu Grunde geht.

Es war also erforderlich die blattbürtigen Zwiebeln durch Cultur der Blätter zur Entwickelung zu bringen. Zu diesem Zwecke machte ich von den abgeschnittenen Blättern Stecklinge. Dieselben wurden mit ihren Stielen aufrecht in feuchten Sand gesteckt und unter Zuführung der nöthigen Feuchtigkeit bei Zimmertemperatur mit einer Glasglocke bedeckt gehalten. Für Beleuchtung war vollkommen gesorgt unter Ausschliessung der Wirkung directer Sonnenstrahlen.

Die Culturen wurden in folgender Art modificirt.

Erstens wurden Blätter dicht unter der Vereinigungsstelle der drei Theilblättchen vom Stiel getrennt und gesteckt.

Einer zweiten Anzahl wurde ein längeres Stück des Stengels gelassen, indem das Blatt oberhalb der Zwiebel (*z*) (Fig. 23 bei *x*) abgeschnitten wurde.

Bei einer dritten Versuchsreihe endlich wurden die Blätter mit ganzem Stiel und daransitzender Zwiebel (*z*) gesteckt. Diese Culturen wurden in demselben Raum unter gleichen Bedingungen gehalten.

Ausserdem wurde noch eine kleinere Anzahl Versuche gemacht, wie sich Stücke des Blattstiels allein und Stücke des Blattstiels mit daransitzender Zwiebel verhielten. Ich bemerke gleich hier, dass diese Stengelstücke schnell zu Grunde gingen, dass bei den mit Zwiebeln versehenen Stengelstücken diese ebenfalls schnell faulten, die Zwiebeln aber lebensfähig in der Erde liegen blieben.

Wenden wir uns nun den erstgenannten drei Reihen von Blattculturen zu, so lag nach Verlauf von 14 Tagen ein Resultat vor, welches jedoch bei den drei Reihen ein verschiedenes war.

Diejenigen Blätter, welchen die blattstielständige Zwiebel gelassen worden war, sahen ganz frisch und turgescent aus, zeigten aber keine Spur von Entwickelung der adventiven Zwiebel zwischen den drei Blättchen. Dagegen trugen sowohl die mit kurzen als mit längeren Stengelstücken, aber ohne Zwiebel eingesetzten Blätter ausgebildete Zwiebelchen an der Vereinigungsstelle der drei Theilblättchen. Fig. 23 *A*.

Diese entwickelten sich munter weiter, während das Mutterblatt bald zu Grunde ging, und gelangten endlich nach dem Vertrocknen des Blattes auf die Sandunterlage, wo sie eine längere oder kürzere Zeit liegen blieben und nach dieser Ruheperiode junge Sprosse aussandten. In ihrer Form gleicht diese blattbürtige ganz der am Blattstiel entstehenden, nur dass erstere grüne, letztere, weil unterirdisch, chlorophyllose Blattschuppen zeigt. Auch der Bau ist bei beiden ganz übereinstimmend.

Entwickelung der adventiven Zwiebel zwischen den Blättern.

Schnitte in der Richtung der Längsaxe des Stengels durch den Ort der Sprossbildung vor dessen Anlage zeigen ein lockeres Parenchym, dessen Zellen sehr zartwandig sind, überzogen von einer Epidermis. Beide Gewebeformen lassen keine besonderen Abweichungen im Bau und Verhalten erkennen. Im Grundgewebe verlaufen die Gefässstränge der Blattspuren Taf. IV. Fig. 24.

Wenn nun die Bildung des adventiven Sprosses ihren Anfang nimmt, so geht das am bezeichneten Orte liegende Dauergewebe in ein meristematisches über. In den Epidermiszellen werden die Wandverdickungen resorbirt und dieselben zeigen sammt denen des Grundgewebes neue Theilungen, welche durch erneut auftretendes Wachsthum bedingt werden.

Die Epidermis zeigt dabei ein ganz eigenthümliches Verhalten.

Wenn in anderen Fällen ein seitliches Glied aus einem vorhandenen entsteht, wenn z. B. ein Blatt aus dem Vegetationspunkt des Scheitels oder der Blattaxel sich bildet, so pflegt die Epidermis des neuentstehenden Gliedes durch Wachsthum und neue Theilungen aus der vorhandenen der Mutterachse hervorzugehen. Die primäre Epidermis liefert nur wieder Epidermis und keine andere Gewebeform.

Bei der Sprossbildung auf den Blättern von *Atherurus* gehen verschiedene Gewebeformen aus einem und demselben Systeme hervor. Epidermiszellen liefern nicht nur Elemente der Epidermis des neuen Vegetationsscheitels, sondern auch Elemente für den Aufbau des ihm angehörigen Periblems.

Wie Fig. 25 zeigt, theilen sich die ursprünglichen Oberhautzellen nach Resorption ihrer cuticularisirten Wandverdickungen tangential, so dass jede derselben eine secundäre Oberhautzelle und eine Rindengewebszelle liefert.

Da dieser Theilungsmodus auch in älteren Stadien zum Theil beibehalten wird, so zeigt

der Vegetationspunkt nicht die regelmässige Anordnung und die scharfe Grenze, welche sonst zwischen Epidermis und Grundgewebe bemerkt wird. Fig. 26 u. 28.

Hat sich der Vegetationshügel erhoben und durch Wachsthum genügend vergrössert, so entsteht aus ihm in gewöhnlicher Weise das erste Blatt, wie Fig. 42 zeigt. Auch in den Epidermiszellen des Blattes treten ab und zu tangentiale Wände auf.

In weiterer Vollendung mit den zwei ersten Blättern zeigt Fig. 28 die junge Zwiebel.

Der Vegetationspunkt wird durch Heranwachsen und Neubildung der Blätter später von diesen ganz eingehüllt. Er liegt dann tief unter dem jüngsten Blatt, da immer ein Blatt das andere mit tutenartiger Scheide bedeckt, so dass eines in das andere eingeschachtelt erscheint, Fig. 29 (*v* Vegetationspunkt, *b* Blätter).

Entstehung der Zwiebel am Blattstiel.

Wären wir nun über die Entstehung der zwischen den drei Blättchen stehenden Zwiebel ausser Zweifel, so ist noch eine Betrachtung der am Blattstiel stehenden Knolle (*z*) nothwendig, da aus dem fertigen Zustand ihre Bildung nicht ohne weiteres klar liegt.

Im fertigen Zustand sitzt die Zwiebel stets da, wo die scheidenartige Bildung des Blattstiels ihr Ende erreicht. Oberhalb der Zwiebel ist der Blattstiel ohne Spalte, dieselbe beginnt erst gerade über der Ansatzstelle der Zwiebel und ist nach unten hin zu verfolgen.

Betrachtet man den Stiel eines noch jüngeren Blattes von *Atherurus*, so ist in einer geringen Anschwellung in nicht stets gleicher Entfernung von der Blattbasis die in Bildung begriffene junge Zwiebel zu erkennen. Dieselbe erscheint ganz im Blattstiel eingeschlossen, so dass man fast an eine endogene Entstehung glauben möchte.

Querschnitte durch jene Stelle zeigen das Irrthümliche dieser Vermuthung. Die Zwiebel entsteht wie ein gewöhnlicher Spross exogen aus dem Blattgewebe. Allein schon sehr früh wird dieselbe von beiden Rändern des Blattstiels, welche sich scheidig zusammenlegen schützend bedeckt. Fig. 30 (*v* Vegetationspunkte der Zwiebel, *s* Blattscheide.)

Bei der späteren bedeutenden Anschwellung der Zwiebel drängt dieselbe die schützenden Decken bei Seite und tritt aus diesen heraus.

Die Zwiebel hat den Werth eines normalen Axelsprosses, doch ist diese Bezeichnung, da bei der Form des Blattes von *Atherurus* von einer Blattaxel nicht zu reden ist, nicht anwendbar.

Die Zwiebel entsteht schon früh aus dem Gewebe eines jungen Blattes in der gewöhn-

chen Art und zwar unterhalb der Basis der jungen Spreite. Fig. 31 (*z* Zwiebelanlage, *sp* Blattspreite, *st* Blattstiel.)

Das dargestellte Blatt entspricht demjenigen, welches auf der Skizze des Vegetationspunktes Fig. 44 mit b^1 bezeichnet ist. An den jüngeren Blättern ist noch von der Zwiebelanlage nichts vorhanden.

Da sich der Blattstiel (*st*) oberhalb der Zwiebel beim Wachsthum gewaltig streckt, so rückt diese scheinbar immer weiter nach unten und steht im fertigen Zustand weit entfernt von der fertigen Blattspreite, Fig. 23 *z*. Legt man solche erwachsene Zwiebeln entweder isolirt oder mit daransitzendem Blatt in feuchtes Erdreich, so entstehen aus ihnen eine Anzahl Wurzeln. Diese entspringen nicht, wie gewöhnlich bei einer Zwiebel an der Basis derselben, sondern treten nach oben hervor, die Blattschuppen durchbrechend. Fig. 32.

Die äusseren Zwiebelblätter zeigen eine reichliche Korkbildung und sind zum Theil abgestorben. Sie bilden einen Schutz für die darunterliegenden.

Aus diesen letzteren Blättern entspringen die Wurzeln, deren Anlagen man auf Schnitten in grosser Menge findet. Es sind normale Wurzeln, welche sich durch eine stark ausgebildete Wurzelhaube auszeichnen. Fig. 33.

Werfen wir nun noch einen Rückblick auf die eben geschilderten Erscheinungen.

Die Adventivbildungen der *Cardamine pratensis* sowie der *Nasturtium*-Arten zählen zu denjenigen, welche regelmässig unter den natürlich gegebenen Bedingungen an der Pflanze auftreten. Sie sind für dieselben ein typisches Merkmal.

Die Adventivgebilde bei *Atherurus ternatus* schliessen sich den obengenannten an.

Beide zeigen auch darin Uebereinstimmung, dass, obgleich die Anlage der adventiven Sprosse und Wurzeln regelmässig stattfindet, doch die vollkommene Ausbildung zum Theil unterbleibt, und für Erreichung dieser erst besondere Umstände nöthig sind.

In ihrem Bau weichen Sprosse und Wurzeln nicht von dem der übrigen bekannten Formen, welche als normale bezeichnet werden, ab. Ein Abweichung findet nur statt in Bezug auf den Ort und theilweise auf die Art und Weise ihrer Entstehung.

In ihrer weiteren Lebenszeit verhalten sich die Wurzeln ganz normal, die Sprosse gleichen den aus dem Embryo entstandenen.

Die adventiven Sprosse zeigen bei *Cardamine* auch immer die einfachere Blattform, welche die ersten Blätter der aus Samen erzogenen besitzen; auch die normalen Axelsprosse beginnen mit dieser einfachen Blattform.

II. Scheinbare Adventivbildung (Schlafende Augen.)

A. Gleditschia sinensis.

Im Baseler botanischen Garten befand sich ein jüngeres Exemplar derselben, welches durch die Art seiner Sprossbildung die Untersuchung nahe legte.

Beim Betrachten der Pflanze im blattlosen Zustande musste es auffallen, dass an den Stellen, welche durch Vorhandensein der Blattnarben als ursprüngliche Blattaxeln zu erkennen waren, fast überall ein Büschel junger Sprosse im Knospenzustand dicht zusammengedrängt stand. Eine besondere Anordnung war nicht zu erkennen; die Sprosse schienen die Rinde durchbrochen zu haben, welche mit ihren emporgehobenen Rändern dieselben umgab. Der eigentliche normale Axelspross war in einen Stachel umgewandelt und zwischen ihm und den hinter ihm folgenden Sprossen war ein grösserer Abstand vorhanden. Taf. V. Fig. 34.

Auf die Entstehung der Sprosse liess sich aus dem vorliegenden Zustand kein sicherer Schluss ziehen. Ob sie accessorische Axelsprosse seien, ob die scheinbar nebeneinander stehenden Sprosse unter sich im Verhältniss von Axelsprossen ständen oder ob adventive Sprossbildung vorläge, war ohne weiteres nicht zu erkennen.

Ausser dieser Frage drängte sich noch die weitere auf nach der Entstehung der mächtigen Stacheln am Hauptstamm und an alten Zweigen, welche namentlich an ersterem keine Beziehung zu einem früher vorhanden gewesenen Blatt erkennen liessen.

Im Laufe des Winters untersuchte ich den geschilderten vorgefundenen Zustand und konnte im folgenden Frühling der Entwickelung der jungen Knospen bis zur Ausbildung des Triebes schrittweise folgen, sowie durch Beobachtung der Anlage neuer die oben gestellten Fragen lösen.

Die Darstellung wird sich am besten diesem Wege anschliessen.

Entstehung der schlafenden Augen.

An einzelnen Zweigen stehen die Sprossknospen ohne erkennbare Ordnung gruppenweise dicht bei einander, an anderen dagegen, namentlich an jüngeren findet man dieselben in deutlich erkennbarer Reihe hinter einander stehend. Fig. 34.

Der erste, älteste Spross ist zum Stachel umgewandelt. Es folgt, hinter ihm stehend, ein blättertragender jüngerer und diesem wieder einer geringeren Alters; oft stehen so drei oder vier und mehr Sprosse hinter einander, der jüngste ist noch zum Theil von der gehobenen Rinde bedeckt und macht den Eindruck, als ob er diese durchbrochen hätte.

Macht man nun Längsschnitte durch die ganze Reihe von Sprossen und die hinter dem jüngsten liegende Partie, so findet man, dass die Reihe grösser ist, als mit blossem Auge wahrnehmbar, dass nämlich hinter dem letzten an die Oberfläche getretenen Spross noch eine Anzahl jüngerer folgen, welche tief unter der Rinde sitzen. Taf. VI. Fig. 43.

Es schien kaum zweifelhaft, dass hier immer neue adventive Sprosse endogen im Rindengewebe angelegt würden.

Längsschnitte gaben jedoch nicht die nöthige Aufklärung über die Anlage dieser scheinbar endogenen Adventivsprosse. Es wurden deshalb, vom jüngsten mit blossem Auge erkennbaren Spross beginnend nach rückwärts fortschreitend, sämmtliche Querschnitte gesammelt, bis das Ende des Bildungsherdes erreicht war.

So erhielt ich die auf einander folgenden Sprosse verschiedenen Alters in verschiedenen Stadien des Durchbrechens durch die Rinde. Die letzten Stadien waren solche, wo der Spross noch ganz und gar unter der Rinde steckte, die sich als dichte Decke über ihn erhob.

Die Figuren 35 und 36 auf Taf. V. geben eine bessere Vorstellung von diesen Verhältnissen als weitläufige Beschreibung. In beiden Bildern haben die Sprosse ihre vollständige erste Ausbildung bis zur Anlage von Blättern erreicht und stecken in einer Höhlung des Rindengewebes, welches an der Oberfläche zum Theil verkorkt und mit reichlichem Periderm versehen ist. Mit *b* sind Blattreste eines schon an die Oberfläche getretenen Sprosses bezeichnet.

Ich erhielt eine grosse Menge von Präparaten, welche den in Fig. 35 und 36 gezeichneten gleich waren. Stets waren es Sprosse annähernd gleichen Alters und von dem Ausbildungsstadium, wie es die Zeichnungen zeigen. Allein ein emsiges Suchen nach noch jüngeren Stufen und nach ersten Anlagen blieb vergeblich, trotz ungezählter Reihen von Schnitten und Beobachtungen. Diese Unmöglichkeit, trotz vorhandenen Materials, der Anlage der endogenen Sprosse auf die Spur zu kommen, brachte mich auf den Gedanken, dass trotz der anscheinenden Thatsache endogener Bildung, doch eine Täuschung vorliegen könne.

Da man stets nur ausgebildete Sprosse tief unter der Rinde fand, dagegen nie eine Anlage, so war es wahrscheinlich, dass die erste Anlage überhaupt nicht dort zu suchen sei, wo man den fertigen Spross findet.

Durch stets wieder aufgenommene Untersuchung gelang es, die Bestätigung für diesen Schluss aus unzweifelhafter Beobachtung zu erhalten.

Dieselbe ergab folgendes Resultat.

Der tief unter der Rinde sitzende Spross ist, obgleich von jeder Verbindung mit der Aussenwelt abgeschlossen, keineswegs im Innern des Rindengewebes entstanden.

Vielmehr sind die eingebetteten Sprosse Axelsprosse, welche in normaler Weise in der Axel eines Fiederblattes angelegt werden. Durch wucherndes Wachsthum der Rinde und deren reichliche Kork- und Borkebildung erhebt sich dieselbe im Laufe der Zeit wie ein Wall zu beiden Seiten des Sprosses und neigt über ihm zusammen, die beiden Ränder der Rindenwälle verwachsen miteinander und der Spross ist unter einer dichten Gewebedecke begraben.

Den Beginn dieser Einbettung zeigt Fig. 37. Der einzubettende Spross wird durch ein zungenförmiges Stück (*z*) des Rindengewebes wie von einer Schutzdecke bedeckt und über dieses erst lagert sich die Gewebemasse der Rinde. Dieses zungenförmige Schutzstück besteht immer aus noch lebendem, nicht verkorktem Zellgewebe und vermittelt später die Verwachsung der beiden Wälle.

Fig. 38 zeigt ein weiteres Stadium der Ueberwallung, doch ist in beiden Figuren noch die nach aussen führende Spalte vorhanden, welche in der Fig. 35 und 36 endlich ganz verschwunden ist.

Durch diese Vorgänge wird oft der Spross so tief ins Innere gedrängt, dass man eine andere als endogene Entstehung beim Anblick der beendigten Einbettung kaum für möglich hält. Es findet sich sogar häufig, dass durch die Verschiebungen ein Spross schliesslich senkrecht unter dem andern sitzt.

Dass nun, wie oben gesagt, nicht einzelne Sprosse, sondern ganze Reihen sich hinter der Blattnarbe in der Rinde finden, erklärt sich daraus, dass ursprünglich in der Axel eines Fiederblattes von *Gleditschia* eine Reihe accessorischer Sprosse angelegt wird.

Ich verfolgte zur Vervollständigung der vorliegenden Entwickelungsgeschichte die Bildung der normalen Sprosse.[1])

Es musste hierbei auf die Untersuchung des Vegetationspunktes eines neuen Jahrestriebes zurückgegangen werden, da die Axelsprosse schon früh in der Blattaxel angelegt werden.

Fig. 39 zeigt den Umriss eines jungen Blattes (*b*), welches sich schon zur Fiederung

---

[1]) Accessorische Sprossbildung bei Gleditschia findet sich bei Hofmeister Allgem. Morphol. p. 429 erwähnt. Seine und Oersted's Angaben sind von C. Delbrouck in dessen Arbeit über Pflanzenstacheln, (Hanstein's Botan. Abhandl. B. II. p. 95) mit aufgenommen.

anschickt (bei *f*). In dessen Axel erhebt sich als Hügel die junge Sprossanlage (*a*), diese entsteht in normaler Weise, wie aus Taf. VI. Fig. 40 hervorgeht, welche denselben Spross bei stärkerer Vergrösserung zeigt.

Es geht aus den Abbildungen hervor, dass dieser Axelspross in seiner ersten Anlage ganz einem normalen Spross gleicht. Auch noch im folgenden Stadium, wo er sein erstes Blatt anlegt, weicht er in nichts von einem solchen ab. Fig. 41 bei a.

Beim späteren Heranwachsen bildet sich der Spross zu einem verzweigten Stachel um.

In dieser Umbildung begriffen zeigt ihn Fig. 42 bei a. Die am Spross gebildeten Blätter kommen kaum zur Entwickelung und bleiben immer mehr zurück. Durch Wachsthum des Internodiums hat er sich von seinem Stützblatt ganz entfernt und hinter ihm beginnt nun die Bildung zahlreicher accessorischer Axelsprosse, welche ebenfalls allmälig vorrücken und so Raum für die weitere Bildung ihrer Schwestersprosse geben. Der Stachel wird schliesslich hart und scharf, die hinter ihm stehenden Sprosse aber sind es, welche, ehe sie auswachsen können, vom Rindengewebe eingebettet werden.

Sind sie gar zu tief hinabgesenkt, so kommen sie wohl gar nicht oder erst nach Jahren unter günstigen Bedingungen wieder ans Licht. Die der Oberfläche näher liegenden brechen nach einander in folgenden Vegetationsperioden durch und da der vorausgehende Spross beim weiteren Wachsthum die hinter ihm liegende Rindenpartie etwas lockert und hebt, so bahnt er dem folgenden schon den Weg. Fig. 43 (*bl* Blattnarbe, *r* Rinde.)

Wie erwähnt wachsen am Hauptstamm von *Gleditschia sinensis* jedes Frühjahr eine Anzahl grosser Stacheln direct aus diesem hervor. Dieselben sind an Grösse den an Blättern stehenden bedeutend überlegen und erlangen ihre Ausbildung viel schneller. Auch sie sind anfangs weich und biegsam und zeigen rudimentäre Blattbildung, erst später werden sie zu den gefährlichen Waffen.

Zur Untersuchung ihrer Enstehung wurde dem Stamm ein Stück Rinde mit mehreren grossen Stacheln abgenommen. Schon mit blossem Auge sieht man in der Umgebung der Stacheln viele zurückgebliebene Sprosse aus der Rinde hervorragen und Schnitte zeigen, dass auch hier eingebettete Sprosse vorhanden sind. Es ist also kein Zweifel, dass auch diese Stacheln, welche an unbestimmten Orten aus dem Stamm hervorbrechen, aus schlafenden Augen entstehen, welche seit Jahren eingebettet sind und von ursprünglich am Hauptstamm in dessen Jugend gebildeten Axelsprossen seiner Blätter herrühren.

Eine genauere Lösung dieser letzten Frage, welche eine theilweise Entrindung des Stammes nöthig gemacht und dessen Leben gefährdet hätte, musste aus diesem Grunde unterbleiben.

Allein der Augenschein und Vergleich mit den oben geschilderten Thatsachen erlauben wohl den Schluss, dass die Entstehung der Stacheln am alten Stamm keine andere sei als die der Beobachtung direct zugängliche an jüngeren Zweigen.

Es ist nur der Unterschied, dass an jüngeren Zweigen die hervorbrechenden Sprosse in den ersten Jahren sich immer zu Laubsprossen ausbilden, während sie am alten Stamm Stacheln werden.

B. Symphoricarpus vulgaris.

Ganz denselben Vorgang der Einbettung normal entstandener Sprosse durch Rindengewebe fand ich bei *Symphoricarpus vulgaris.*

An den Knoten der Zweige findet man sehr starke Anschwellungen, welche durch Wucherung der Rinde veranlasst sind. Ein Schnitt durch ein Internodium zeigt, dass der Holzkörper von einer relativ schwachen Rinde umgeben wird, an den Knoten dagegen hat sich das Rindengewebe gewaltig vermehrt. Es bietet den Anblick einer unregelmässigen Zellenmasse und hat Aehnlichkeit mit dem Gewebe eines Callus.

In diesem Gewebe finden sich in grosser Zahl Sprosse eingebettet und der Vorgang dieser Einschliessung ist ganz derselbe wie bei *Gleditschia sinensis.*

Die Rinde erhebt sich über dem Spross und umhüllt ihn endlich durch Verwachsung ihrer Ränder. Auch hier ist das zungenförmige Gewebestück, welches den Spross bedeckt, immer vorhanden, welches theils von einer Seite, theils von beiden, denselben überwächst. Fig. 44. 45.

In den beigegebenen Figuren ist der Vorgang recht deutlich, wie durch die Verschiebungen, welche die wachsende Rinde hervorbringt, Sprosse unter einander geschoben werden können, so dass sie nach gänzlichem Einschluss schliesslich senkrecht unter einander stehen.

Die beiden Skizzen Fig. 45 und 46 zeigen den Mechanismus dieses Vorganges sehr anschaulich. Zu seiner Beendigung ist nur noch eine geringe Hinunterpressung des jüngeren Sprosses durch das Rindengewebe und die Verwachsung der nach Aussen führenden Spalte nöthig, welche schliesslich in der That stattfindet.

In den Knoten der am Boden lang hinlaufenden Zweige von *Symphoricarpus* finden sich ausserdem noch Wurzeln, welche später angelegt werden und in gewöhnlicher Weise entstehen.

Wir haben also in diesen beiden Fällen diejenige Erscheinung, welche Hartig mit dem Namen der schlafenden Augen ganz passend bezeichnete und als von den Adventivbildungen ganz verschiedene gekennzeichnet hat.

Gerade diese Knospen wurden früher ihres später folgenden und unregelmässigen Erscheinens an alten Stämmen wegen, vorzugsweise als adventive Knospen bezeichnet; der mit diesem Irrthum Hand in Hand gehende zweite, der Glaube an die endogene Entstehung dieser Gebilde führte dann zu der falschen und verwirrenden Identificirung von adventiver und endogener Entstehung.

III. Adventivbildungen an Stecklingen.

Es ist eine bekannte Erscheinung, dass abgetrennte Glieder einer Pflanze die Fähigkeit besitzen, adventive Sprosse und Wurzeln zu erzeugen, und dies Vermögen wird seit alter Zeit von den Gärtnern zur sogenannten künstlichen Vermehrung benutzt.

So allgemein bekannt und praktisch bedeutsam diese Vorgänge aber auch sind, so sind dieselben doch noch wenig der wissenschaftlichen Untersuchung unterworfen worden.

Ich erwählte daher auch aus dieser Gruppe von adventiven Erscheinungen zwei Fälle, um mit den oben dargestellten einen Vergleich ziehen zu können.

Ehe ich jedoch die Entwickelungsgeschichte der adventiven Sprosse und Wurzeln an Stecklingen gebe, muss ich die Aufmerksamkeit auf eine Erscheinung lenken, welche mit der Erzeugung adventiver Glieder eng zusammenhängt. Ich meine die Bildung des Callus.

Bei der Cultur abgeschnittener Blätter oder Internodien als Stecklinge beginnt an der Schnittfläche, ehe die Bildung adventiver Sprosse und Wurzeln auftritt, eine reichliche Vermehrung des Gewebes. Dasselbe scheint aus der Schnittfläche gleichsam hervorzuquellen und bedeckt sie und ihre Umgebung mit einer oft bedeutenden Anschwellung. Die Gewebewucherung, welche so lange bekannt ist, als die Vermehrung durch Stecklinge selbst, belegte man mit dem Namen Callus.

Später zog diese Erscheinung natürlich wissenschaftliches Interesse auf sich, blieb aber bis heute noch immer ziemlich räthselhaft.

Die Untersuchungen Duhamel's, Meyen's, Trécul's waren wesentlich zur Lösung physiologischer Fragen angestellt.

Eine genauere Verfolgung der Gewebeentwickelung des Callus durch mikroskopische Untersuchung unternahm zuerst H. Crüger.[1])

Er fand, dass alle Gewebe, welche in der Nähe der Schnittfläche sich befinden, sich am Aufbau des Callus betheiligen.

Erst 1874 wurden die Untersuchungen über den Callus von R. Stoll wieder aufgenommen.[2])

Diese Untersuchungen bringen jedoch nicht viel Licht über ihren Gegenstand, da sie von einer, dem Interesse und der Wichtigkeit desselben wenig angemessenen Unzulänglichkeit sind. Die wenigen Fälle, welche etwas eingehender untersucht wurden und nur drei Species umfassen, konnten natürlich unmöglich hinreichen, diese wechselvolle Erscheinung aufzuklären.

Schlimmer ist, dass der Autor statt die wenn auch spärlichen, doch achtungswerthen früheren Untersuchungen zu berücksichtigen und zur Lösung herbeizuziehen, dieselben nicht genügend würdigt.

Hierher gehören z. B. die Crüger'schen Untersuchungen, welche trotz des geringen Seitenumfanges des citirten Aufsatzes recht schätzenswerth sind und diejenigen ihres Kritikers an Genauigkeit nicht unbedeutend übertreffen.

Crüger, dessen Untersuchungen gar nichts an Klarheit vermissen lassen, wie R. Stoll rügt, schildert die Gewebeveränderungen in wesentlichen Punkten richtig.

Die erste folgende genauere Untersuchung nur einer Species durch Regel reichte denn auch schon hin, um Stoll's Behauptung zu widerlegen, dass Epidermiszellen nicht an der Callusbildung theilnehmen sollten.

Seine Behauptung, dass im Callus selbst keine Vegetationspunkte gebildet würden, dass aus ihm keine Sprosse und Wurzeln entstünden, hätte Stoll leicht selbst widerlegen können, wenn er seine Untersuchungen etwas ausgedehnt hätte, da die drei ersten Species, welche mir in die Hand fielen, die Entstehung von Vegetationspunkten im Callus bestätigten.

Die bisherigen Beobachter unterlassen es, eine bestimmte Definition für den Begriff des Callus zu geben.

Stoll sagt l. c. p. 753: »Im botanischen und gärtnerischen Sinn versteht man unter dem Callus der Stecklinge diejenigen Gewebecomplexe, die sich aus der Schnittfläche zum Zweck der Vernarbung bilden.«

---

[1]) H. Crüger, Einiges über die Gewebsveränderungen bei der Fortpflanzung durch Stecklinge. Botan. Zeit. 1860 Nr. 47.

[2]) R. Stoll, Ueber die Bildung des Callus bei Stecklingen. Botan. Zeitung 1874 Nr. 46.

Im weiteren Verlauf der Arbeit wird aber ein Theil solchen Vernarbungsgewebes als »kein eigentlicher Callus« bezeichnet. Dem entsprechend werden später zwei Kategorien unterschieden: Stecklinge, welche Callus bilden, und solche, welche »keinen eigentlichen Callus« bilden. Charakteristische Differenzen dieser beiden Kategorien oder Begriffsbestimmungen der verschiedenen Gewebeformen finden sich nirgends.[1])

Es wird dadurch eine Unsicherheit in nachfolgenden Arbeiten veranlasst. So wird z. B. E. Beinling (l. c.), welcher bei seiner Untersuchung der Adventivbildungen bei *Peperomia* Stoll's Arbeit als Basis benutzt, zu der unrichtigen Behauptung geführt, dass *Peperomia* keinen Callus bilde. Infolge dieser falschen Prämisse gelingt es ihm nicht, die wahre Sachlage der adventiven Sprossbildung bei *Peperomia* klar zu legen.

Peperomia bildet nämlich in der That Callus und aus dem Gewebe des Callus gehen die Sprosse hervor. Beinling mag dies wohl gesehen haben, da er aber seine falsche Prämisse nicht aufgibt, so hat er den wahren Sachverhalt nicht erkennen können und wird schliesslich zu einer ganz gezwungenen und unzureichenden Erklärung gedrängt.

Ausser der Unklarheit über die Entwickelung des Callus ist noch immer der Hauptpunkt dunkel, wie der Gewebecomplex desselben seiner Function nach aufgefasst werden muss, ob derselbe nur eine pathologische Erscheinung ist, ob er ein Schutzgewebe oder ein Bildungsgewebe darstellt. Die hier angedeuteten Fragen werden zum Theil in Folgendem beantwortet werden.

Die Darstellung der Callusbildung im Allgemeinen, worüber mir schon Resultate vorliegen, möchte ich, um die Uebersicht nicht zu stören, später gesondert geben.

Da diese Erscheinung mit der Adventivbildung eng zusammenhängt, so werde ich im Laufe der weiteren Untersuchung genügend Material sammeln können, um zur Lösung dieser langschwebenden Frage einen Beitrag zu liefern.

A. Adventivbildungen an Stecklingen von Achimenes grandis.

Unter den zahlreichen Pflanzen, welche sich durch Stecklinge vermehren lassen, zeichnen sich die *Gesneraceen* durch diese Fähigkeit besonders aus.

Da mir *Achimenes grandis* in grösserer Menge zu Gebote stand, so wählte ich diese Species.

---

[1]) Die Abtrennung einer Gruppe von Stecklingen, welche keinen Callus bilden gründet Stoll auf die Resultate seiner Untersuchungen von *Pogostemon Patschouli* und *Begonia fagifolia*. Ich habe Blätter von *Pogostemon Patschouli* cultivirt und untersucht und gefunden, dass Stecklinge dieser Pflanze Callus bilden, wie alle übrigen, wenn auch in weniger reichlichem Maasse. *Begonia fagifolia* war mir noch nicht zugänglich.

Eine grosse Anzahl Blattstecklinge wurden in der gewöhnlichen Weise hergestellt und cultivirt. Die Blätter waren theils mit längeren, theils kürzeren Stücken ihrer Stiele gesteckt worden.

Nach Verlauf einiger Wochen waren sowohl Wurzeln, wie Sprosse erschienen.

An der Schnittfläche des Blattstiels stirbt die begrenzende Zellschicht und die darunter liegende wie gewöhnlich ab. Das Ende des Blattstiels schwillt um die Schnittfläche herum an durch die nicht unbedeutende Callusbildung, welche an diesem Ort beginnt. Zuerst erscheinen nach allen Seiten den Callus durchbrechende Wurzeln und ihnen folgen die Sprosse, die neben und zwischen jenen sitzen. Sie sind als kleine Höckerchen leicht auch durch ihr weissliches Aussehen von dem durchsichtigeren Callusgewebe leicht zu unterscheiden.

Taf. VI. Fig. 47 zeigt ein Blatt von *Achimenes* mit an der Stielbasis sitzenden Neubildungen (*s* Sprosse). Die Blätter bleiben trotz des Wachsthums der Sprosse und Wurzeln sehr lange grün und lebendig.

Durch Vöchting's Untersuchungen über Organbildung ist nachgewiesen, dass sowohl Internodien, wie Blätter und Wurzeln an ihrer Spitze oder Basis, je nach dem morphologischen Werth des Pflanzentheils Sprosse und Wurzeln erzeugen können.

Da *Achimenes grandis* so leicht sich zu Neubildungen anregen liess, lag der Gedanke nahe, auch einen Versuch mit Blüthenstielen zu machen. Zu diesem Zweck wurden Stecklinge von Blüthenstielen gemacht. Dieselben verhielten sich ganz wie Blattstecklinge. An der Basis des Blüthenstiels bildete sich eine Callusanschwellung und nach einiger Zeit entstanden hier auch Wurzeln und Sprosse. Taf. VII. Fig. 48.

Entwickelung der Sprosse.

Der Sprossbildung geht die Callusbildung vorher. Die Sprosse entstehen aus dem Callus selbst.

Nachdem die Schnittfläche durch Vertrocknen der äussersten Zellschichten und das sich darunter bildende Korkgewebe geschützt ist, beginnt ein lebhaftes Wachsthum des übrigen lebendigen Gewebes unter dieser Schutzdecke. Es kommt dadurch bald die bedeutende Anschwellung des Blattstiels zu Stande.

Schnitte durch den Callus zeigen seine allmälige Entwickelung aus vorhandenen Gewebeelementen. Taf. VII. Fig. 49.

Ausser den Trichomen nehmen alle Gewebeformen lebhaft an der Callusbildung theil. Die Epidermiszellen haben sich in radialer Richtung bedeutend gestreckt und sich sowohl in dieser als auch in tangentialer Richtung lebhaft getheilt. Das Collenchym hat seine Wand-

verdickungen zum Theil verloren und ist ebenfalls in lebhafter Theilung begriffen; ihm schliesst sich das übrige Grundgewebe an.

In letzterem haben sich an zahlreichen Orten procambiale Stränge gebildet, welche bald ihre Wände netzförmig verdicken. Ganze Gruppen solcher Gefässzellen liegen inselartig an unbestimmten Stellen im Gewebe. Aus ihnen bilden sich die Gefässe für die später entstehenden Wurzeln und Sprosse.

In dem Fig. 49 gezeichneten Stadium sind noch die verschiedenen den Stengel ursprünglich constituirenden Gewebeformen trotz ihrer Veränderungen deutlich zu unterscheiden. Bald aber verschwindet jede Grenze und das Callusgewebe besteht dann aus einem gleichartigen Grundgewebe, dessen Zellen jedoch der häufigen Theilungen wegen an Grösse sehr differiren, und aus in diesem liegenden Gruppen von Gefässen.

Der Callus wächst nun eine zeitlang weiter oft zu bedeutenden Dimensionen. Dann aber treten an zahlreichen Punkten neue Differenzirungen auf; es beginnt die Spross- und Wurzelentwickelung, welche hier bei *Achimenes* ziemlich gleichzeitig erfolgt.

An vielen Orten des Callusgewebes bilden sich ohne erkennbare Regel Vegetationspunkte. Einige der Zellen, die der Oberfläche nahe liegen, werden protoplasmareich, es tritt in dieser Zellgruppe eine lebhafte Theilung ein, so dass ein kleinzelliges Meristem entsteht, welches gegen das übrige Zellgewebe des Callus auffallend absticht. Sehr schnell differenziren sich aus diesem Urmeristem die primären Gewebeformen des jungen Sprosses, von denen zuerst das Dermatogen sehr deutlich als solches sich kennzeichnet. Taf. VII. Fig. 50 *s*.

Thatsächlich ist der Unterschied des Vegetationsscheitels und des farblosen Callusgewebes durch den dichteren Zellinhalt des ersteren viel grösser, als sich dies in einer Gewebezeichnung ausdrücken lässt. Fig. 51 zeigt einen Spross annähernd gleichen Stadiums, wie Fig. 50 in stärkerer Vergrösserung. Auffallend ist immer die gleich bei der Anlage eines Sprosses scharf ausgeprägte Regelmässigkeit der jungen Epidermis im Gegensatz zu den sich anschliessenden ungleichartigen Zellen, welche das Callusgewebe nach Aussen begrenzen.

Der einmal angelegte Spross tritt immer mehr in seiner charakteristischen Form hervor, und gleicht ganz einem phanerogamischen Vegetationshügel im Allgemeinen. Fig. 52.

Auch in seiner Blattbildung schliesst er sich den gewöhnlichen Erscheinungen an wie Fig. 53 zeigt. (*s* Spross, *e* Callusgewebe.)

Die Gefässbündelbildung wird später durch das Auftreten procambialer Stränge erkennbar, welche eine Verbindung mit den überall bis in die Nähe der Oberfläche liegenden Gruppen

der im Callus selbst entstandenen Gefässe eingehen und schliesslich selbst nach Bildung von Wandverdickungen als solche in Function treten.

So hat der junge aus dem Callusgewebe entstandene Spross seine primäre Ausbildung erreicht und wächst zu einem neuen Individuum heran.

Entwickelung der Wurzeln.

Nicht nur die Sprosse, sondern auch die Wurzeln gehen aus dem Callusgewebe hervor.

Wie erstere auch trotz des abnormen Ortes und der Abstammung als exogene Bildungen entstehen, so zeigen die Wurzeln auch hier ihr charakteristisches Merkmal der endogenen Entstehung.

Häufig kommt es vor, dass die Wurzeln ganz in der Nähe der Oberfläche aus Callus-elementen sich bilden, aber immer ist die junge Anlage von mindestens einer Zellschicht des Callusgewebes bedeckt, welche keinen Antheil an der Wurzelbildung nimmt, sondern später durchbrochen wird.

Die Anlage der Wurzel geht aus einer oder wenigen äusserlich nicht bestimmten Zellen des Callusgewebes hervor. Oft entsteht sie nahe, oft entfernter von einer Gruppe von secundären Gefässen. Das erste Wachsthum und die ersten Zelltheilungen folgen schnell auf einander. Letztere treten in keiner erkennbaren regelmässigen Reihenfolge auf.

Die junge Wurzelanlage hat eine rundlich gedrungene Gestalt, welche auch in späteren Stadien beibehalten wird. Fig. 54. Sie besteht erst aus wenigen Zellen. Die Differenzirung der Histogene ist noch wenig kenntlich. Die Zellen sind noch ziemlich gleichartig, nur an der Spitze beginnt schon das Dermatogen sich zu zeigen. Fig. 54 *d*.

Die äusserste Zellschichte *c* gehört dem Callusgewebe an, unter ihrem Schutze entwickelt sich die Wurzel bis zu ihrem Austritt.

Eine ältere Wurzel stellt Fig. 55 dar; dieselbe ist schon in der Ausbildung ihrer Gewebeformen vorgeschritten. Die in Fig. 54 dargestellte junge Wurzel ist aus dem Gewebe eines schon üppig herangewachsenen Callus, dessen Zellen kaum als Abkömmlinge der Zellen des ursprünglichen Blattstielgewebes angesehen werden können, entstanden, also aus Zellen, welche ganz und gar neugebildete sind.

Dagegen hat sich die Fig. 55 gezeichnete Wurzel aus Zellen gebildet, welche noch dem Blattstielgewebe als solchem angehörten und noch nicht in der Callusbildung aufgegangen sind. Wie die noch zum grossen Theil vorhandenen Verdickungen der Ecken zeigen, sind es Zellen des Collenchyms, welche das Hypoderm des Achimenes-Blattstiels bilden. Es geht

daraus hervor, dass jede Zelle, welcher Gewebeform sie auch angehören mag (ausgenommen vielleicht Fibrovasalstränge und Sklerenchym), im Stande ist die Initialen der Wurzel zu liefern.

Zur Vollendung der Wurzel erübrigt noch die vollständige Differenzirung der Gewebe, welche nun in den folgenden Stadien eintritt. Fig. 56. Die vorliegende fast fertige Wurzel ist an einem Ort entstanden, wo die Callusbildung noch nicht sehr energisch eingetreten war.

Die ursprüngliche Epidermis ist noch vorhanden, Collenchym und Grundgewebe noch wenig getheilt. Es haben sich jedoch schon Gruppen der secundären Gefässe gebildet, Fig. 56 *g*, und neben diesen ist die Wurzel entstanden. Dieselbe ist gerade im Begriff, das bedeckende Gewebe zu durchbrechen und die Epidermiszellen sind dem Ausdehnungsbestreben der Wurzel durch Wachsthum und radiale Theilungen gefolgt. Schliesslich wird auch diese Hülle durchbrochen und die Wurzel tritt in Function.

Die Untersuchung der Callus-, Spross- und Wurzelbildung an Blüthenstielen von *Achimenes* ergab, dass ganz dieselben Verhältnisse hier wie an den Blattstecklingen vorhanden sind. Die Callusbildung geht an den Blüthenstielen ebenso vor sich, und aus dem Gewebe des Callus entstehen in der geschilderten Weise Sprosse und Wurzeln.

Es war somit die Thatsache gewonnen, dass die noch immer bezweifelte Bildung von Vegetationspunkten aus dem Callus selbst stattfinde.

B. Adventivbildungen an Stecklingen von Begonia Rex.

Die Arbeit F. Regel's über diesen Gegenstand [1]) bekam ich erst nach Abschluss meiner eigenen Untersuchungen in die Hand und freue mich dieselbe bestätigen zu können.

Die selbst gefundenen Thatsachen, dieser grösseren Reihe von vergleichenden Untersuchungen einzufügen, glaube ich um so mehr berechtigt zu sein, als dieselben namentlich die Anfangsstadien der Sprossentwickelung klarer legen und ich auch in manchen wesentlichen Punkten von Regel's Angaben abweichende Resultate gewonnen habe. Im Uebrigen auf die Arbeit Regel's verweisend, kann ich Vieles kürzer fassen.

Bildung des Callus und Entstehung der Adventivbildungen.

Das Verfahren, zur Erzeugung adventiver Bildungen aus einem Begonienblatt darf ich als bekannt voraussetzen, da es in der gärtnerischen Praxis allgemein gebräuchlich ist. [2])

---

[1]) F. Regel, Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern. Jen. Zeitschrift f. Naturwiss. 1876 p. 447 ff.

[2]) Regel l. c. p. 448. A. Hansen, Flora 1879 Nr. 6.

An nach demselben ausgeführten Culturen von Blättern erschienen in einer oder wenigen Wochen die Neubildungen.

Zuerst sind es die Wurzeln, welche ans Licht treten, ihnen folgen in einiger Zeit die Sprosse nach.

Die Orte der Bildung sind am unversehrten Blatt stets dieselben. Die Wurzeln entstehen am Ende des abgeschnittenen Blattstiels zahlreich und von dort aufwärts in abnehmender Anzahl, die Sprosse treten in grosser Zahl an der Vereinigungsstelle der Hauptnerven des Blattes an der Grenze zwischen Blattbasis und Stiel auf. So bleiben die Verhältnisse, wenn man das Blatt selbst unverletzt lässt. Andere Orte der Bildung können aber auf der ganzen Blattspreite willkürlich in beliebiger Menge geschaffen werden, indem man die Blattnerven durchschneidet. Es entstehen theils in reichlichem Maasse in der Nähe des Schnittes, theils entfernter von dieser Stelle auf der ganzen Längenausdehnung der Blattnerven zahlreiche adventive Wurzeln und Sprosse. Die Wurzeln entstehen vorwiegend nahe der Schnittstelle auf der unteren Seite.

Zur Orientirung über die Anatomie der Begonien muss ich auf Hildebrand und Regel verweisen.[1])

Der anatomische Bau der Blattnerven, welchen wir im Nachfolgenden ins Auge fassen, ist dem des Blattstieles im grossen Ganzen gleich.

Kurz überblickt, zeigt sich der Blattnerv im Querschnitt folgendermaassen gebaut.

Nach aussen schliesst die Epidermis den Complex ab. Die Epidermiszellen der Oberseite bilden mit denjenigen des eigentlichen Blattgewebes eine continuirliche Schicht, doch vergrössern sie sich nach der Blattfläche zu bedeutend. Die Zellen zeigen wenig verdickte Aussenwände und einen farblosen Inhalt. Die Epidermiszellen der Unterseite sind meist kleiner und entfalten rothgefärbten Zellsaft.

Unter der Epidermis liegt sowohl an der Unter- wie Oberseite des Nerven eine mehrere Lagen starke Collenchymschicht. Dieselbe erstreckt sich nicht über die ganze Oberseite des Blattnerven, sondern nimmt nur die Mitte desselben ein, während zu beiden Seiten des Collenchymstranges grosse runde Zellen mit farblosem Inhalt liegen. Es folgt nun unter dem Collenchym eine zwei Zellenlagen dicke Schicht chlorophyllhaltiger Zellen, welche sich in die Blattspreite fortsetzt. An die Epidermis der Unterseite des Blattnerven schliesst sich nach innen zu eine 4—5fache Schicht von Collenchymzellen.

---

[1]) Hildebrand, Anatomie der Begoniaceenstämme 1859. Regel l. c. p. 452 ff.

Den von diesen beiderseitigen Epidermal- und Hypodermalschichten eingeschlossenen Raum erfüllen grosse kugelige Parenchymzellen, welche meistens farblosen oder nur wenig rothgefärbten Zellsaft soweit sie dem Nerven angehören, in der angrenzenden Blattfläche aber stark rothen Inhalt zeigen. In diesem Grundgewebe liegen isolirte Gefässbündel von unbestimmter Anzahl und Grösse, theils der Peripherie genähert, theils um das Centrum des Gewebecomplexes.

Die nach dem gewaltsamen Eingreifen des Messers im Gewebe auftretenden Veränderungen sind folgende.

Die Zellschicht, welche die Wundfläche begrenzt, vertrocknet und stirbt ab. Sie wird durch ein Korkgewebe vom lebendigen Theil abgeschlossen und später zum Theil wie Borke abgestossen.

Unter dieser schützenden Hülle beginnt eine reichliche Gewebewucherung, die Bildung des Callus, welcher allmälig den Umfang des Blattnerven um das Doppelte an der Schnittstelle verdickt.

Beim Beginn der Callusbildung sind namentlich die Epidermiszellen sehr betheiligt. Es treten zahlreiche Theilwände auf, zum Theil sind diese Wände ihrer Richtung nach ziemlich regelmässig, da oft in einer ganzen Reihe nebeneinanderliegender Zellen tangentiale Wände entstehen, welche die Epidermiszellen halbiren. Diese regelmässige Anordnung verschwindet jedoch bald wieder durch Entstehung anders gerichteter Wände, und nun nimmt auch das Collenchym in lebhafter Weise an der Vermehrung der Gewebemasse theil. Dabei verschwinden die Verdickungen des Collenchyms durch Resorption. Auch die Zellen des Grundgewebes theilen sich reichlich in verschiedenen Richtungen.

Die Beobachtung Regel's, dass zwischen den isolirten peripherischen Gefässbündeln durch Auftreten von tangentialen Theilungen eine Verbindung der einzelnen Bündel hergestellt wird, kann ich bestätigen. Ich muss hinzufügen, dass auch zwischen peripherischen und centralen Bündeln dies zuweilen stattfindet.

Allein die Betrachtung, welche Regel anstellt, dass die Bildung als »eine Art nachträglich entwickelten Interfascicularcambiums«[1]) gelten könne, ist nicht gerechtfertigt, da es sich hier um einen ganz anderen Vorgang handelt.

Es ist nur in der Configuration häufig eine Aehnlichkeit zwischen den hier auftretenden Zelltheilungen und dem Interfascicularcambium. Durch die im Grundgewebe auftretenden

---

[1]) Regel, l. c. p. 459.

parallelen Theilwände werden nämlich die procambialen Stränge angelegt, welche später die zahlreich im Callus zerstreuten Gefässe liefern.

Diese Stränge bilden sich senkrecht zur Längsaxe der ursprünglich vorhandenen Gefässbündel. Auf Querschnitten durch den Blattstiel oder Blattnerven hat man also den ursprünglichen Gefässbündel auch im Querschnitt, die secundär sich bildenden aber in der Längsansicht. In dieser haben sie allerdings, wenn sie gerade zwischen zwei Bündeln liegen, Aehnlichkeit mit Interfascicularcambium.

Allein diese Stränge entstehen auch nicht vorwiegend zwischen zwei Bündeln, sondern strahlen vielmehr, an einem Bündel beginnend, von diesem gegen die Peripherie des Callus aus. Nach eingetretener Verdickung ihrer Wände ist dann der Callus von einem weitverzweigten System von Gefässen durchzogen, und diesen schliessen sich später die für Sprosse und Wurzeln sich bildenden an.

Während die Neubildung des Callusgewebes fortschreitet, treten auf der der feuchten Sandschicht aufliegenden unteren Seite der Blattnerven zahlreiche, Wurzelhaaren ähnliche Gebilde hervor, welche Regel zuerst gesehen und Pseudo-Wurzelhaare genannt hat.

Es ist wohl kein Zweifel, dass diese Haargebilde, welche sich ganz und gar von den übrigen Trichomgebilden des Begonienblattes unterscheiden, nicht nur morphologisch, sondern auch in ihrer Function mit den echten Wurzelhaaren identisch sind.

Stoffe zur Bildung von Zellwänden und Inhalt liegen im Blatt in Masse aufgespeichert; eine Wasserzufuhr ist aber um so nöthiger, als die grosse Fläche des Blattes grosse Mengen Wassers verdunstet. So ist denn die Annahme wohl berechtigt, dass diese schnell entstehenden Wurzelhaare bis zum Auftreten der eigentlichen Wurzeln selbst die Zuführung von Wasser besorgen.

Diese Erscheinung ist nicht vereinzelt; auch bei *Peperomia magnoliaefolia* fand ich diese Haare vor Entstehung der Wurzeln in Menge aus dem Callus hervorwachsen.

Wie die echten Wurzelhaare, verwachsen die genannten Bildungen fest mit den Bodenpartikelchen.

Sie sitzen freilich nicht an der Wurzel und man kann sie also trotz der Identität nicht gut Wurzelhaare nennen. Ich gebe ihnen dieser Identität wegen lieber den Namen Rhizoiden.

Nach kurzer Zeit brechen die jungen Adventivwurzeln in grosser Menge hervor und nehmen an Zahl und Grösse rasch zu. Dieselben treten bei *Begonia Rex* namentlich dicht hinter der Anschwellung, welche durch den Callus am Ende der durchschnittenen Blattnerven sich gebildet hat, auf; einzelne durchbrechen den Callus und treten an der vorderen Fläche ans Licht.

Entwicklung der Wurzeln.

Der Ort der Entstehung der adventiven Wurzeln liegt seitlich an einem peripherischen Gefässbündel.

Nach Regel's Darstellung leiten »einige dem Xylem dicht anliegende Zellreihen des Cambiums auf einer Seite des Stranges, sowie der äussersten Grenzschicht des Bündels« die Wurzelbildung ein.

Ich kann dieser Angabe nach meinen Beobachtungen, wenigstens für *Begonia Rex* nicht beistimmen. Keines der zahlreichen beobachteten jüngsten Stadien der Wurzelentwicklung konnte zu der Annahme führen, dass Elemente des Gefässbündels selbst den Anfang derselben einleiten. Ich habe nie einen Zustand gefunden, wo die Cambiumzellen eines Fibrovasalstranges auf ihrer bisherigen Theilungsrichtung senkrechte Wände zu zeigen begannen und die Initialen zur Bildung der ganzen Wurzel lieferten, wie Regel angibt.

Es ist leider nicht möglich die Anlage der jungen Wurzeln bis zur ersten Theilung der ersten Zelle zurückzuverfolgen. Wie erwähnt treten meistens, auch wenn an dem betreffenden Fibrovasalstrang keine Wurzel gebildet wird, Theilungen in anliegenden Zellen auf, so dass es unmöglich ist, zu entscheiden, ob in einem bestimmten Falle hier die Bildung der Wurzel beginnt oder nicht.

Zur möglichst genauen Lösung dieser Frage muss man solche Blattnerven wählen, die bei genügend reichlicher Wurzelbildung eine geringere Callusbildung zeigen, und untersucht nun an diesen diejenigen Anlagen, welche möglichst weit von der Schnittfläche entstehen. Bei zahlreichen Culturen erhält man solches Material ganz nach Wunsch von selbst.

Auf Querschnitten findet man hier keine oder wenige störende Theilungswände zwischen Gefässbündeln, sodass das Bild des Stranges mit der jungen Wurzelanlage klar hervortritt.

Dasselbe zeigt sich wie folgt:

Die junge Wurzelanlage liegt dicht am Gefässbündel an. Dieses ist aber noch in seinem ganzen Umfange erhalten; es sind noch kaum, wie bei der späteren Vergrösserung der Wurzel geschieht, Elemente des Bündels in das Wurzelgewebe hineingezogen.

Letzteres trifft nur, wie dies bei der innigen Verbindung auch kaum anders sein kann, die Elemente des Phloëms, welche stetig in das sich differenzirende Dermatogen und Periblem übergehen. Taf. VIII. Fig. 57.

Regel hebt ausdrücklich das Gegentheil hervor: [1]) »Der Bast des Bündels betheiligt

---

[1]) l. c. p. 465.

sich aber nicht an der Bildung der Wurzel, nur wird er öfters, besonders bei dürftiger Ausbildung in schwächer entwickelten Strängen von der kräftig sich entwickelnden Wurzelanlage etwas zusammengedrückt und bei Seite geschoben; an stärkeren Gefässbündeln indess ist er intact auch neben der entwickelten Wurzel erhalten.«

Durch genaue Zeichnungen liefert Regel keinen Beweis für diese Behauptung. Dieselbe wird durch meine drei beigegebenen Zeichnungen widerlegt. Taf. VIII. Fig. 57. 58. 59.

Demnach ist aus den Beobachtungen zu schliessen, dass die Initialen der jungen Wurzel nicht Cambiumzellen des Fibrovasalstranges sind, sondern eine oder mehrere Zellen des an diesen grenzenden Grundgewebes, und zwar solche, welche neben dem Cambium- und Basttheil des Gefässbündels liegen. Taf. VIII. Fig. 57. Phloëmelmente dieses Gefässbündels werden schon früh mit in das Gewebe der Wurzel hineingezogen. So stellt die junge Wurzelanlage einen Meristemhügel dar, der sich in seinem Wachsthum centrifugal vom Gefässbündel entfernt. Durch die Zerrung der wachsenden Wurzel wird das Gefässbündel ein wenig verschoben.

Die Differenzirung der Meristemschichten ist bei der ersten Anlage noch wenig erkennbar, sie wird erst deutlich, nachdem die Wurzel sich durch mehrfache Theilung ihrer Zellen vergrössert hat.

Auch in der Folge der Differenzirung der einzelnen Gewebeformen muss ich Regel's Auffassung berichtigen.

Derselbe schreibt: [1])

> »es erschien mir durchgängig die Herausbildung der Histogene, welche das Wachsthum der Wurzel vermitteln, aus dem indifferenten Zellcomplex der ersten Anlage von Innen nach Aussen zu erfolgen, also vom Plerom auszugehen.«

Wie Regel's Worte zeigen, spricht er seine Angabe mehr als Vermuthung, wie als feste Thatsache aus, und lässt sich auch aus seinen Figuren diese nur für möglich, nicht für gewiss halten.

Bei allen an *Begonia Rex* beobachteten jungen Anlagen musste ich das Umgekehrte constatiren, da sich zuerst die Differenzirung des Dermatogens resp. Kalyptrogens allein deutlich zeigte und die des Pleroms erst später hervortrat. Taf. VIII. Fig. 57—59.

Obgleich die Wurzel stets neben einem Gefässbündel entsteht, so schliesst sich dieselbe zuweilen während ihres weiteren Wachsthums an ein naheliegendes zweites an, Taf. VIII. Fig. 58. Dies findet jedoch nur statt, wenn die beiden Bündel so nahe liegen, dass dieser Anschluss

---

[1]) l. c. p. 464, siehe auch die Anmerkung dort.

geschehen muss. Durch weiteres Wachsthum erlangt die Wurzel ihre charakteristische Form und es vollendet sich dabei die Differenzirung der drei Gewebeschichten. Dermatogen und Wurzelhaube ist schon vorhanden, ehe die Differenzirung des Periblems und Pleroms vollendet ist.

Schliesslich bilden sich die der Wurzel eigenen Gefässe, welche sich an den Gefässtheil des mütterlichen Stranges oberhalb der cambialen Zone anlegen.

Die die Spitze der Wurzel umgebenden Parenchymzellen sind schon zum Theil zerrissen, es werden weitere Gewebemassen zerstört und bei Seite geschoben und die Wurzel findet so ihren Weg ins Freie. Die fertige Wurzel weicht in ihrem Bau nicht von dem einer normalen Wurzel ab.

Entwickelung der Sprosse.

Die Sprosse zeigen sich einige Zeit nach Entstehung der Wurzeln auf der oberen Seite der Blattnerven in Gestalt rother Pünktchen. Am zahlreichsten entstehen auch diese um die Schnittfläche herum, in grösserer Menge auf der Oberseite, nur wenige auf der unteren.

Es bilden sich aber ausserdem an von der Schnittfläche entfernten Orten auf der ganzen Länge der Blattnerven ebenfalls Sprosse in Menge.

Gerade die hier entstehenden eignen sich vor Allem zur Untersuchung ihrer Entwickelung, da die Epidermiszellen nicht zur Callusbildung herangezogen werden, wie in der nächsten Nähe der Schnittfläche. Dadurch ist es möglich, mit Sicherheit auf die ersten Stadien der Enwickelung zurückzugehen, da hier keine Theilwände in der Epidermis auftreten, welche nicht zum ersten Aufbau des jungen Sprosses gehörten.

Wie Regel zuerst fand, entstehen die Adventivsprosse der *Begonien* ausschliesslich aus der Epidermis. Regel hat zwar die Bildung der Sprosse nicht bis auf den eigentlichen Beginn derselben zurückverfolgt, sondern gibt in seinen Figuren schon fortgeschrittene Stadien, doch reichen seine Untersuchungen vollkommen hin, um die bisher bezweifelte Thatsache der Entstehung der Adventivsprosse aus Epidermiszellen festzustellen.

Es ist mir gelungen bei *Begonia Rex* die Entwickelung der adventiven Sprosse vom Auftreten der ersten einleitenden Theilungen zu verfolgen.

Ob immer in einer einzigen Zelle der Epidermis die bildenden Kräfte zuerst ihre Wirkung zeigen und die Sprossbildung immer nur von einer Zelle aus beginnen muss, ist schwer zu entscheiden.

Jedenfalls gelingt es häufig genug, die erste sprossbildende Zelle bei ihrer ersten Theilung zu überraschen.

Die erste Theilungswand ist eine tangential gerichtete, sie läuft also der Aussenwand der Mutterzelle parallel und theilt dieselbe in zwei annähernd gleiche Tochterzellen.

Da Regel für die ersten Entwickelungsstadien der Sprosse nur Aufsichtsbilder benutzte, so musste er natürlich diese zuerst auftretende Wand übersehen.

Wenn man also an den obengenannten geeigneten Orten der Sprossbildung successive feine Quer- oder Längsschnitte macht, so muss man, wenn kein Schnitt in der zur vergleichenden Reihe ausgelassen wird, unfehlbar auf die Sprossanlage treffen. Man findet, während die umliegenden Zellen keine Theilungswände zeigen, eine Epidermiszelle und im folgenden Stadium zwei nebeneinanderliegende durch eine horizontale Wand getheilt. Taf. VIII. Fig. 60 und 61. Dass dies nicht eine normale Theilung der Epidermis ist, erhellt daraus, dass abgesehen von der Regel, dass die Epidermis unter normalen Verhältnissen ihre Zellen nicht tangential theilt, bei einer sorgfältigen Untersuchung frischer Blätter keine solche Theilungen in den Epidermiszellen sich finden. Dass aber auch keine zufällige Theilungswand vorliegt, ist dadurch wohl zweifellos, dass dieser Modus der Theilung auch an den als Stecklinge cultivirten Blättern sich nur an den Orten der Sprossbildung findet. Auch durch das eigenthümliche Aussehen ihres Inhaltes zeichnen sich diese Zellen vor den umgebenden aus.

In mehreren Fällen fand ich ein Anfangsstadium, wie es Fig. 62. Taf. VIII. darstellt. Hier hat offenbar eine etwas länger gestreckte Zelle die Sprossinitiale geliefert und sich zuerst durch eine senkrechte Wand in zwei nebeneinanderliegende Zellen getheilt, in welchen dann Wände anderer Richtung auftreten.

Die Richtung der den ersten folgenden Wände ist sehr häufig eine schiefe; besonders auffallend ist das häufige Auftreten gekrümmter Wände, welche nicht zwei gegenüberliegende, sondern zwei anliegende Wände schneiden. Taf. VIII u. IX. Fig. 62, 63, 64 und folgende.

Regel hebt diese auffallende Thatsache nicht hervor, dass er aber ebenfalls diese Wandrichtung gesehen, erhellt aus mehreren seiner Zeichnungen.

Bei weiterer Entwickelung zeigen sich neue Theilungen in den neben den Sprossinitialen zu beiden Seiten gelegenen Zellen, und auch in diesen ist immer die erste Theilungswand eine horizontale. Gewöhnlich treten in diesen Zellen keine weiteren Theilungen auf, so dass also der einen oder den beiden Initialen ganz allein der Aufbau des Sprosses zufällt und ausschliesslich aus ihnen der Meristemhügel des jungen Sprosses hervorgeht.

Die unter der Epidermis liegenden Zellschichten nehmen Anfangs gar nicht Theil an der Sprossbildung, wie dies fast alle Figuren zeigen. Erst wenn die Gefässbündelbildung beginnt,

welche eine Verbindung mit denen des erzeugenden Blattnerven zum Ziel hat, theilen sich Zellen der hypodermalen Schicht.

Dass die Initialen allein den Meristemhügel bilden, zeigt deutlich das Aussehen schon vorgerückterer Sprossanlagen. Man hat immer den Eindruck, als habe man eine (oder wenige vereinigte) zu bedeutender Grösse herangewachsene Epidermiszellen vor sich. Taf. IX. Fig. 67, 68.

Die ersten Bildungsvorgänge scheinen besonders häufig in solchen Zellen stattzufinden, welche schon früher einmal ein Trichom gebildet haben. Man findet schon bei ganz jungen Sprossen auf ihrer Spitze ein in verschiedenen Stadien des Absterbens befindliches Trichom aufsitzen. Dessen Basis ist mit als integrirender Theil in das Sprossgewebe aufgenommen, die Spitze geht zu Grunde und bleibt oft sehr lange vertrocknet auf dem Spross sitzen. Fig. 68, 69. Diese Erscheinung hat wohl T. Caruel zu der nicht ganz richtigen Annahme geführt, das sich Trichome in Sprosse umwandeln können.[1])

Hat der junge Spross eine beträchtliche Grösse erreicht, so entstehen die jungen Blätter in gewöhnlicher Weise. Diese ersten Blätter zeigen einen etwas verschiedenartigen, sehr einfachen Bau und ähneln Stipulargebilden. Taf. IX. Fig. 71, 72.

Die Anlage der Gefässbündel lässt sich auf Längsschnitten durch junge Sprosse sehr gut verfolgen. Die zwischen dem Vegetationshügel und einem dem Blattnerven angehörigen Gefässbündel liegenden Zellen beginnen sich zu theilen. Es treten in den parenchymatischen Zellen, sowohl des Collenchyms, welches meist seine Verdickungen verliert, als auch des übrigen Grundgewebes Theilungen in der Richtung der Sprossaxe auf. Man sieht dann vom Gefässbündel des Blattnerven bis in das Gewebe des Sprosses mehrere parallele Reihen röhrenförmiger Zellen verlaufen. Taf. IX. Fig. 70, welche durch spätere Wandverdickung und Fusion die Gefässe liefern. Die Bildung der netzförmigen Verdickungen scheint in diesen Zellreihen sowohl von oben nach unten als zu gleicher Zeit umgekehrt vor sich zu gehen.

Oft findet man den Beginn dieser Verdickungen schon im jungen Spross ziemlich früh. Taf. IX. Fig. 68. In der Zeichnung des Schnittes, welchen Fig. 68 darstellt, sind die Netzgefässe punktirt conturirt, da sie unter der ersten Zellschicht lagen und bei etwas tieferer Einstellung scharf gesehen wurden, wie Fig. 68a zeigt. Fig. 68b soll nur die Lage des jungen Sprosses (Fig. 68) zwischen den umgebenden Zellen der Epidermis zeigen.

Der ganze Bau des hervorgewachsenen Sprosses zeigt durchaus nichts Abweichendes von einem normal entstandenen. Besonders zeigt der Vegetationshügel eine solche Uebereinstimmung

---

[1]) T. Caruel, Nota su di una trasformazione di peli in gemme Nuovo giornale botanico Italiano Vol. VII. 1875. p. 292.

mit dem eines normal entstandenen Sprosses, dass wohl kein Zweifel ist, dass auch diese zwar ihrem Orte nach abnorm entstandenen Sprosse denselben Wachsthumsgesetzen unterliegen wie andere Sprosse.

Das Mutterblatt, auf welchem die neu entstandenen Sprosse und Wurzeln sitzen, hält sich oft lange Zeit, geht aber dann allmälig durch Vertrocknen zu Grunde. Es bleibt nur der Theil erhalten, welcher die Sprosse und Wurzeln trägt und welcher dann eine Art Knolle, die mit den Sprossen und Wurzeln verwachsen ist, darstellt.

Es erhält also nicht etwa jeder Adventivspross seine eigenen ihm angehörigen Wurzeln von Anfang an. Natürlich kann aber der ältere Spross noch adventive Wurzeln aus seiner Basis treiben.

Aus ganz bestimmten Gründen hatte ich bei der Untersuchung der Sprossentwickelung solche Orte vorgezogen, welche von der Schnittfläche fern lagen.

Allein es war nun nöthig, gerade die um die Schnittfläche dem wuchernden Callus aufsitzenden Sprosse und Wurzeln näher zu untersuchen.

Es fand sich, dass ausser der Entstehungsweise aus Epidermiszellen, also aus Dauergewebe, an demselben Object auch aus dem Callusgewebe zahlreiche Sprosse entstehen.

Die Entstehung der Sprosse aus dem Callus von *Begonia* gleicht der bei *Achimenes grandis* geschilderten und wie dort der Callus nicht allein Sprosse, sondern auch Wurzeln erzeugt, so ist es auch bei *Begonia*.

Die Sprosse entstehen exogen und die Wurzeln endogen.

Um mich zu überzeugen, dass diese interessante Thatsache der Bildung von Vegetationspunkten im Callus weitere Verbreitung habe, zog ich noch ein drittes Object zur Untersuchung herbei.

Es wurde noch eine grössere Anzahl Stecklinge von *Peperomia magnoliaefolia* cultivirt und auch hier die Bestätigung der Spross- und Wurzelerzeugung aus dem Callus erhalten.

Die Callusbildung weicht nicht viel von den obengeschilderten Vorgängen ab.

Die abgestorbenen Zellschichten an der Schnittfläche werden durch Korkgewebe abgeschlossen. Es beginnt dann die Epidermis in besonders energischer Weise die Callusbildung einzuleiten. Die Epidermiszellen wachsen in radialer Richtung zu ganz bedeutender Länge hervor und theilen sich durch Wände in tangentialer Richtung. Dadurch wird die Basis des Blattstecklings verdickt und zwar ziemlich gleichmässig am ganzen Umfang. Nun beginnen zahlreiche Epidermiszellen zu Rhizoiden auszuwachsen.

Nachdem die Gewebevermehrung einige Zeit gedauert hat, bilden sich die ersten Wurzeln, welche noch aus dem ursprünglichen Blattstielgewebe neben den Gefässbündeln entstehen.

Bis hierher fand die Gewebevermehrung, namentlich durch die lebhafte Thätigkeit der Epidermis in der Weise statt, dass sich der ganze Umfang der Blattstielbasis oberhalb der Schnittfläche ziemlich gleichmässig verdickte. An der Schnittfläche selbst war das Wachsthum der dort liegenden Zellen noch wenig intensiv. Die ursprünglich ebene Fläche zeigte eine geringe Wölbung nach aussen und hatte noch eine gleichmässige Bedeckung durch die braungewordenen äusseren Zellschichten.

Jetzt beginnt aber auch hier die Callusbildung lebhafter zu werden. Die von den abgestorbenen Zelllagen bedeckten Gewebeschichten beginnen ein energisches Wachsthum senkrecht zur Schnittfläche, also nach aussen zu. Die bedeckenden abgestorbenen Zellschichten können dem Ausdehnungsbestreben nicht folgen, sie müssen also reissen. Wie Borke zerreisst nun diese Bedeckung unter dem Druck des vordrängenden Callusgewebes in zahlreiche Fetzen, welche diesem noch aufsitzen. Das Callusgewebe quillt unregelmässig in zahlreichen Hügelchen hervor. Erst nachdem die Durchbrechung der Kork- und zarten Borkenschicht stattgefunden, beginnt die Differenzirung von Vegetationspunkten ganz in der Weise, wie dies oben bei *Achimenes* mitgetheilt ist. E. Beinling hat diesen Vorgang beobachtet,[1]) aber unrichtig gedeutet.

Er hielt die Callushügel für Sprossmeristeme, welche sich aber zum Theil zu Sprossen entwickeln könnten. Sein Resumé über die Entstehung der Sprosse ist daher unrichtig.

Es heisst l. c. p. 23.

»Bei *Peperomia* entstehen die Knospen aus dem Grundparenchym des Blattstieles. Die erste Anlage einer Knospe bildet sich immer aus einer Zellgruppe in einer oder mehreren Schichten der betreffenden Gewebe hervor, die direct unter der vernarbten Schnittfläche liegen. Allerdings findet jedesmal ein Durchbrechen der sehr wenig mächtigen Korkschicht statt, aber nur dieser. Der endogene Ursprung der Knospen ist daher nur scheinbar; vielmehr sind dieselben als exogen aufzufassen.«

Wie aber die oben mitgetheilten Beobachtungen ergeben, entstehen die Adventivsprossen bei *Peperomia* weder aus dem Grundparenchym des Blattstiels, noch findet die Anlage der Knospe in Zellschichten statt, welche unter dem Vernarbungsgewebe liegen.

Aus dem Grundparenchym des Blattes unter dem Vernarbungsgewebe bildet sich Callus. Dieser durchbricht die dünne Korkschicht, und aus dem hervorgetretenen Callusgewebe ent-

---

[1]) E. Beinling, l. c. p. 20 ff.

stehen Vegetationspunkte der Sprosse. Die Entstehung derselben ist also nicht wie Beinling angibt, eine scheinbar endogene, sondern eine offenbar und unzweifelhaft exogene. Sie stimmt in Allem mit der Bildung von Sprossen aus dem Callus von *Achimenes* und *Begonia* überein.

Beinling's unrichtige Darstellung basirt auf der falschen Voraussetzung, das *Peperomia* keinen Callus bilde, welche l. c. p. 23 ausgesprochene Behauptung hiermit ebenfalls widerlegt ist.

Die Untersuchungen der Adventivbildungen an Stecklingen zeigen, dass Sprosse und Wurzeln durch besondere Bedingungen an ungewöhnlichen Orten hervorgerufen werden können, dass aber der Ort ihrer Entstehung keine abweichende Art der Gestaltung bedingt. Beide genannte Glieder sind im fertigen Zustand morphologisch und anatomisch normale und zeigen auch physiologisch kein abnormes Verhalten.

Was die Entstehung anbetrifft, so findet für die Sprosse eine exogene, für die Wurzeln eine endogene Bildung statt, analog dem normalen Typus.

Sprosse und Wurzeln können unmittelbar aus Dauergewebe hervorgehen. Es kann auch mittelbar geschehen, indem das Dauergewebe erst durch ein erneutes Wachsthum ein Gewebe, den Callus erzeugt, welches erst seinerseits Spross- und Wurzelmeristeme differenzirt.

Diese Fälle fanden sich gleichzeitig bei allen untersuchten Arten, es überwog in einem Fall dieser, im andern jener Modus.

Bei *Begonia* zeigte die Sprossbildung die auffallendste Abweichung von der normalen Bildungsweise. Sie gehen dort aus einer Epidermiszelle hervor.

Da man diejenigen Pflanzenglieder, welche aus Epidermiszellen entstehen unter dem gemeinsamen Typus der Trichome zusammenfasst, so müsste man die Adventivsprosse der *Begonia* auch zu diesen zählen.

Andererseits zwingen aber ihr durchaus normaler Bau und ihre mit denen der übrigen Sprosse übereinstimmenden Merkmale dazu, sie diesen beizufügen.

Die Collision, welche hier Thatsachen und Begriffe erleiden, kommt lediglich daher, dass bei der systematischen Eintheilung der Erscheinungen der Pflanzengliederung gegen die Gesetze der Logik verstossen wurde, indem man den Fehler beging, Artbegriffe aufzustellen, welche sich nicht vollkommen ausschliessen. Man wendete zwei verschiedene Eintheilungsprincipien an, einmal beim Spross, Blatt, der Wurzel rein äussere Merkmale, beim Trichom dagegen ein genetisches.

Dieser Widerspruch ist übrigens schon länger durch Thatsachen beleuchtet, wenn auch wenig beachtet worden. Man darf nur an die Blattbildung von *Elodea canadensis* erinnern.

Der Beginn der Bildung von Sprossen und Wurzeln liess sich bei den untersuchten Pflanzen bis auf wenige Zellen, bei *Begonia* sogar bis auf eine Zelle zurückverfolgen.

Es liegt kein Grund vor, anzunehmen, dass diesen Zellen specifische Eigenthümlichkeiten ursprünglich zukommen, welche eine solche Entwickelung ermöglichen.

Es darf vielmehr angenommen werden, dass in jeder Zelle sich die Kräfte äussern können, welche die Entwickelung zu einem höheren Gliede zur Wirkung haben. Die sich abspielenden Processe sind zu complicirt um einen Beweis und den Nachweis des gesetzlichen Zusammenhanges zu erlauben. Unsere Methoden reichen für Erforschung so subtiler Vorgänge nicht hin. Dennoch sind einige Thatsachen zur Stelle, um die geäusserte Annahme zu stützen.

Erstlich entstehen, um als Beispiel *Begonia* beizubehalten, die Sprosse an verschiedenen Blättern nicht an auch nur annähernd gleichgelegenen Orten. Ferner hat man es in der Hand, bestimmte Zellen zur Sprossbildung zu zwingen. Da nämlich die Sprosse sich sicher um die Schnittfläche herum bilden, so legt man den Schnitt eben in die Nähe derjenigen Zellen, welche zu Sprossen auswachsen sollen. Dass man mit Sicherheit natürlich nicht in einer direct bezeichneten Zelle die Kräfte zur Wirkung veranlassen kann, ist selbstverständlich, der praktischen Schwierigkeit wegen.

Dennoch ergibt sich die theoretische Verallgemeinerung der eben berührten Gesichtspunkte, wie dies von Vöchting in seiner »Organbildung« geschehen ist, als eine Nothwendigkeit.

Hiermit schliesst die erste Reihe meiner Untersuchungen über Adventivbildungen.

Ich beabsichtige nicht, aus denselben schon allgemeine Folgerungen von weiterem Umfang zu ziehen. In Folgendem soll nur das Gemeinsame oder Eigenthümliche der eben geschilderten Erscheinungen noch einmal hervorgehoben werden.

Wenn wir die abgehandelten Neubildungen betrachten, so ergibt sich, dass die bei *Gleditschia sinensis* und *Symphoricarpus vulgaris* auftretenden Sprosse von vornherein von den adventiven Bildungen getrennt werden müssen.

Es sind diese Sprosse ganz normal entstandene, erst durch secundäre Vorgänge gewinnen sie den Anschein von Adventivbildungen. Da diese scheinbare Abweichung vom normalen Verhalten aber ein häufig vorkommender Fall ist, so ist es wohl zweckmässig, solche Fälle

besonders zu classificiren. Es scheint ganz angemessen, für diese und ihnen gleiche Erscheinungen die von Hartig eingeführte Bezeichnung als »schlafende Augen« beizubehalten; wenn dieser Ausdruck auch ein populärer ist, so bezeichnet er doch diese in Rinde eingebetteten Sprosse ganz passend.

Die nach Ausschluss dieser schlafenden Augen noch bleibenden Adventivbildungen trennen sich, wie es auch schon in der Darstellung geschehen, von selbst in zwei Gruppen. Die eine bilden die unter gewöhnlichen, in der Natur gegebenen Bedingungen regelmässig auftretenden Adventivgebilde; die zweite diejenigen, welche erst durch künstliche Bedingungen hervorgerufen werden.

Zur ersten gehören die Adventivbildungen bei *Cardamine* und *Nasturtium*, bei *Veronica Beccabunga*, *Hottonia palustris*, *Ranunculus fluitans*, *Polygonum amphibium*, ferner diejenigen bei *Atherurus ternatus*.

Wenn diese Bildungen zum Theil unter gewöhnlichen Umständen nicht zur vollständigen Entfaltung gelangen, so ist ihre Anlage doch nur durch diese bedingt.

Zur zweiten Gruppe ordnen sich alle aus Stecklingen erzeugten Adventivbildungen, welche durch willkürlich geschaffene Bedingungen überhaupt erst zur Anlage kommen und sonst nicht erscheinen würden.

Von den vorliegenden Fällen gehören hierher die Sprosse und Wurzeln an Stecklingen von *Begonia*, *Achimenes*, *Peperomia*.

Dies ist das Verhältniss der Adventivbildungen unter einander, die Beziehungen zu der normalen Spross- und Wurzelbildung ist folgende.

Morphologisch und anatomisch sind die Adventivbildungen den normalen gleichwerthig. Erstere zeigen einen Aufbau aus denselben Elementen, wie die normalen, welche zu denselben Gewebeformen zusammentreten, wie bei diesen. Das Wachsthum und die Zelltheilung ist nicht verschieden von diesen Erscheinungen bei normalen Gliedern. Die schliessliche Gliederung der heranwachsenden Adventivbildungen ist die gleiche, wie bei normal entstandenen.

Auch die exogene Entstehung der Sprosse und die endogene der Wurzeln theilen die adventiven mit den normalen. Die exogenen Wurzeln bei *Cardamine* und *Nasturtium* sind der grossen Zahl der endogen entstehenden gegenüber als Ausnahmen zu betrachten.

Ein durchgreifender Unterschied der normalen und adventiven Bildung tritt also nur in Bezug auf die Art und Weise und den Ort der Entwickelung hervor.

Während der Ort der normalen Bildung ein bestimmter ist (durch welche Kräfte, lassen wir hier dahingestellt), wechselt der Ort der entsprechenden adventiven Bildung; bald liegt dieser auf dem Blatt, bald am Internodium, bald an der Wurzel.

Bei den natürlich entstandenen Adventivbildungen ist der Ort für die betreffende Species zwar auch ein constanter, aber dieser Ort ist immer ein anderer, als der des gleichnamigen normalen Gliedes.

Der Ort des normalen Sprosses ist die Blattaxel, der des adventiven das Blatt, das Internodium, die Wurzel.

Die normale Wurzel entsteht aus dem Embryo oder aus einer Wurzel als Nebenwurzel, die adventive aus einer Blattaxel, aus einem Blatt oder aus dem Internodium.

Bei der künstlich erzeugten Adventivbildung ist der Ort der Bildung nicht constant. Er ist abhängig von den jeweiligen äusseren Bedingungen und kann durch Regulirung derselben annähernd willkürlich bestimmt werden.

Betrachten wir nun die Abstammung der adventiven und normalen Glieder.

Während das normale Glied stets aus einem Meristem, aus einem Vegetationspunkt des Scheitels, der Blattaxel oder einem Wurzelvegetationspunkt hervorgeht, ist das adventive Glied ganz wechselnder Abstammung, entsteht aber nicht direct aus einem Meristem.

Es kann aus Dauergewebe jeglicher Form hervorgehen, oder aus einem sich neu bildenden Gewebe, dem Callus, welches aber kein Meristem genannt werden kann.

So ist zwar bei der ersten Anlage der adventiven Bildung gegenüber der normalen ein grosser Unterschied vorhanden, da aber eben durch diese Anlage eines adventiven Gliedes und durch das folgende Wachsthum das erzeugende Dauergewebe oder Callusgewebe [1]) wieder in ein Meristem übergeht, so muss der Unterschied zwischen adventiver und normaler Bildung immer mehr verschwinden und es bleibt schliesslich im fertigen Zustand für die Unterscheidung kein anderes Merkmal übrig als der Ort.

Wenn hier auch noch keine entscheidende Definition des Begriffes »adventiv« gegeben werden kann, so ergibt sich aus den angestellten Betrachtungen, dass die bisherigen Definitionen nur noch ein historisches Interesse haben und nicht mehr in Betracht kommen können.

Eine Ausnahme macht die letzte Definition von Sachs, welche Seite 149 mitgetheilt ist und welche, wenn man in dem Wortlaut derselben hinter »Dauergewebe« noch die Worte »unmittelbar oder mittelbar« (durch Callusgewebe) einfügte, für die bis jetzt bekannten Fälle ausreichen würde.

Ob dieselbe später definitiv angenommen werden kann, muss erst durch weitere Thatsachen entschieden werden.

---

[1]) Da das Callusgewebe weder Dauergewebe ist, noch auch als ein Meristem bezeichnet werden kann, da es solche erst secundär selbst erzeugt, so ist es wohl nöthig, die Bezeichnung »Callusgewebe« als einen bestimmten Begriff anzunehmen. Die wesentlichen Merkmale desselben wären, dass es selbst ein indifferentes Theilungsgewebe ist, welches an beliebigen Orten organbildende Meristeme differenziren kann.

Allgemeine Bemerkungen über den Callus bei Stecklingen.

Callus ist die Gesammtheit secundären Gewebes, welches nach der Verletzung eines Pflanzentheils aus dem vorhandenen Gewebecomplex hervorgeht.

Die Callusbildung umfasst alle Veränderungen, welche nach Anlegung der Schnittfläche durch Wachsthumserscheinungen an diesem Ort hervorgerufen werden.

Der Callusbildung vorher geht die pathologische Erscheinung des Absterbens und Vertrocknens der äussersten Zellschichten an der Schnittfläche. Sie gehören noch dem vorhandenen Gewebecomplex an und erfahren keine Veränderung durch Wachsthum.

Alle diesem Vorgang folgenden Erscheinungen sind mit zur Callusbildung zu rechnen. Es gehört hierher also die Bildung des Korkgewebes, welches die wenigen abgestorbenen Zellschichten vom lebendigen Gewebe an der Schnittfläche abgrenzt. Es ist kein Grund vorhanden dieses Korkcambium von dem übrigen Callusgewebe zu trennen. Es ist keine Grenze zwischen beiden Geweben vorhanden, so wenig wie zwischen Rindenkork und dem übrigen Rindengewebe.

Zum Aufbau des Callus können alle Elemente der vorhandenen Gewebeformen mitwirken, welche noch fortbildungsfähig sind.

Anatomisch besteht das Callusgewebe aus einem gleichartigen Grundgewebe und aus in demselben entstandenen Gefässen. Zuweilen kann die Abgrenzung nach Aussen durch eine regelmässigere Zellschicht geschehen, einer Epidermis nicht unähnlich.

Seiner physiologischen Bedeutung nach ist das Callusgewebe, wenn auch durch einen pathologischen Vorgang hervorgerufen, kein rein pathologisches Gewebe. Ebensowenig ist es ein Schutzgewebe, sondern es repräsentirt ein fortbildungsfähiges Gewebe eigener Art.

Aus diesem durch abnorme Vorgänge entstandenen Gewebe können sich organbildende Meristeme differenziren, welche zum normalen Typus zurückleiten.

Erklärung der Tafeln.

Tafel I.

Fig. 1. *Cardamine pratensis.* Blättchen vom Wurzelblatt. *s* Adventivbildungen.
Fig. 2. » » Stengelständiges Fiederblatt mit normalem Axelspross *Ax* und axelbürtigen Apventivwurzeln (*w*). *s* Blattbürtige Adventivsprosse.
Fig. 3. *Cardamine pratensis.* Wurzelblatt mit Adventiv-Sprossen und Wurzeln.
Fig. 4. » » Querschnitt durch die Blattbasis eines jungen Blattes vor Anlage des Sprosses.
Fig. 5. » » Querschnitt durch die Blattbasis eines älteren Blattes mit Sprossanlage (*s*).
Fig. 6. 7. » » Anlage von blattbürtigen Adventivsprossen.
Fig. 8—10. » » Weitere Entwicklungsstadien der Adventivsprosse.

Tafel II.

Fig. 11. *Cardamine pratensis.* Adventivspross mit erstem Blatt.
Fig. 12a. » » Blattbürtiger Adventivspross mit exogener Adventivwurzel.
Fig. 12b. » » Wurzel allein, stärker vergrössert.
Fig. 13a—15a. Weitere Entwicklungsstadien der Wurzel (die mit a bezeichneten Figuren zeigen die Lage der Wurzel zum Spross, die mit b bezeichneten die Wurzel allein, stärker vergrössert).

Tafel III.

Fig. 15b. 16. *Cardamine pratensis.* Erwachsene Adventivwurzel.
Fig. 17. » » Spitze der Adventivwurzel.
Fig. 18. » » Adventivspross mit Wurzeln. (Durchschnitt zu Fig. 19.)
Fig. 19. » » Blattbasis mit Adventivspross und Wurzeln. (Ansicht von oben.)
Fig. 20. » » Adventivwurzeln. (Durchschnitt zu Fig. 19.)
Fig. 21. » » Adventivspross mit Wurzelanlage.

Tafel IV.

Fig. 22. *Cardamine pratensis.* Anlage der Nebenwurzel einer Adventivwurzel.
Fig. 23. *Atherurus ternatus.* Blatt mit Adventivspross (*A*). *Z* normaler (Axel-) Spross.
Fig. 24. » » Längsschnitt durch den Ort der Sprossbildung vor Anlage des Sprosses.
Fig. 25. » » Längsschnitt durch den Bildungsort nach Anlage des Sprosses.
Fig. 26—29. » » Weitere Entwicklungsstadien der Adventivsprosse.

Tafel V.

Fig. 30. *Atherurus ternatus.* Querschnitt durch den Blattstiel. Anlage des normalen Sprosses. (Fig. 23 *z*.)

Fig. 31. » » Junges Blatt aus dem Vegetationspunkt mit Anlage des normalen Sprosses (*z*). *sp* Blattspreite. *st* Blattstiel.

Fig. 32. *Atherurus ternatus.* Erwachsene Zwiebel mit im Gewebe der Blattschuppen entstandenen Adventivwurzeln.

Fig. 33. Anlage einer solchen Wurzel im Gewebe der Zwiebelschuppe.

Fig. 34. Zweigstück von *Gleditschia sinensis* mit scheinbaren Adventivsprossen.

Fig. 35. 36. *Gleditschia sinensis.* Querschnitt durch einen Zweigknoten. Im Rindengewebe eingebettete Sprosse (Schlafende Augen).

Fig. 37. 38. *Gleditschia sinensis.* Beginn der Ueberwachsung eines normal entstandenen Sprosses durch Rindengewebe.

Fig. 39. *Gleditschia sinensis.* Skizze des Vegetationspunktes. *b* Blatt. *a* Axelspross.

Tafel VI.

Fig. 40. *Gleditschia sinensis.* Der Spross der vorigen Figur stärker vergrössert.

Fig. 41. » » Weitere Entwicklung des Axelsprosses.

Fig. 42. » » Umwandlung des Axelsprosses in einen Stachel (*a*). Auftreten accessorischer Axelsprosse.

Fig. 43. *Gleditschia sinensis.* Accessorische Axelsprosse an einem älteren Zweige. *bl* Blattnarbe.

Fig. 44—46. *Symphoricarpus racemosus.* Ueberwachsung eines normalen Sprosses durch Rindengewebe; Entstehung der schlafenden Augen.

Fig. 47. *Achimenes grandis.* Blatt mit Callus- und Adventivenbildung an der Basis. *s* Sprosse.

Tafel VII.

Fig. 48. *Achimenes grandis.* Blüthenstiel mit Callus und Adventivbildungen.

Fig. 49. » » Querschnitt durch den Callus.

Fig. 50. » » Aus dem Callus *c* entstandener Adventivspross *s*.

Fig. 51—53. » » Entwicklung des Adventivsprosses. *s* Spross. *c* Callusgewebe.

Fig. 54. » » Callus des Blattstiels mit Wurzelanlage (*d*).

Tafel VIII.

Fig. 55. 56. *Achimenes grandis.* Entwicklung der Adventivwurzel.

Fig. 57. *Begonia Rex.* Querschnitt durch den Blattnerven eines Stecklings. Anlage einer Adventivwurzel neben dem Gefässbündel.

Fig. 58. 59. *Begonia Rex.* Entwicklung der Adventivwurzel.

Fig. 60. » » Anlage eines Adventivsprosses in einer Epidermiszelle des Blattes.

Fig. 61. 62. » » Weitere Entwicklungsstadien der Adventivsprosse.

Tafel IX.

Fig. 63—73. *Begonia Rex.* Entwicklung der Adventivsprosse.

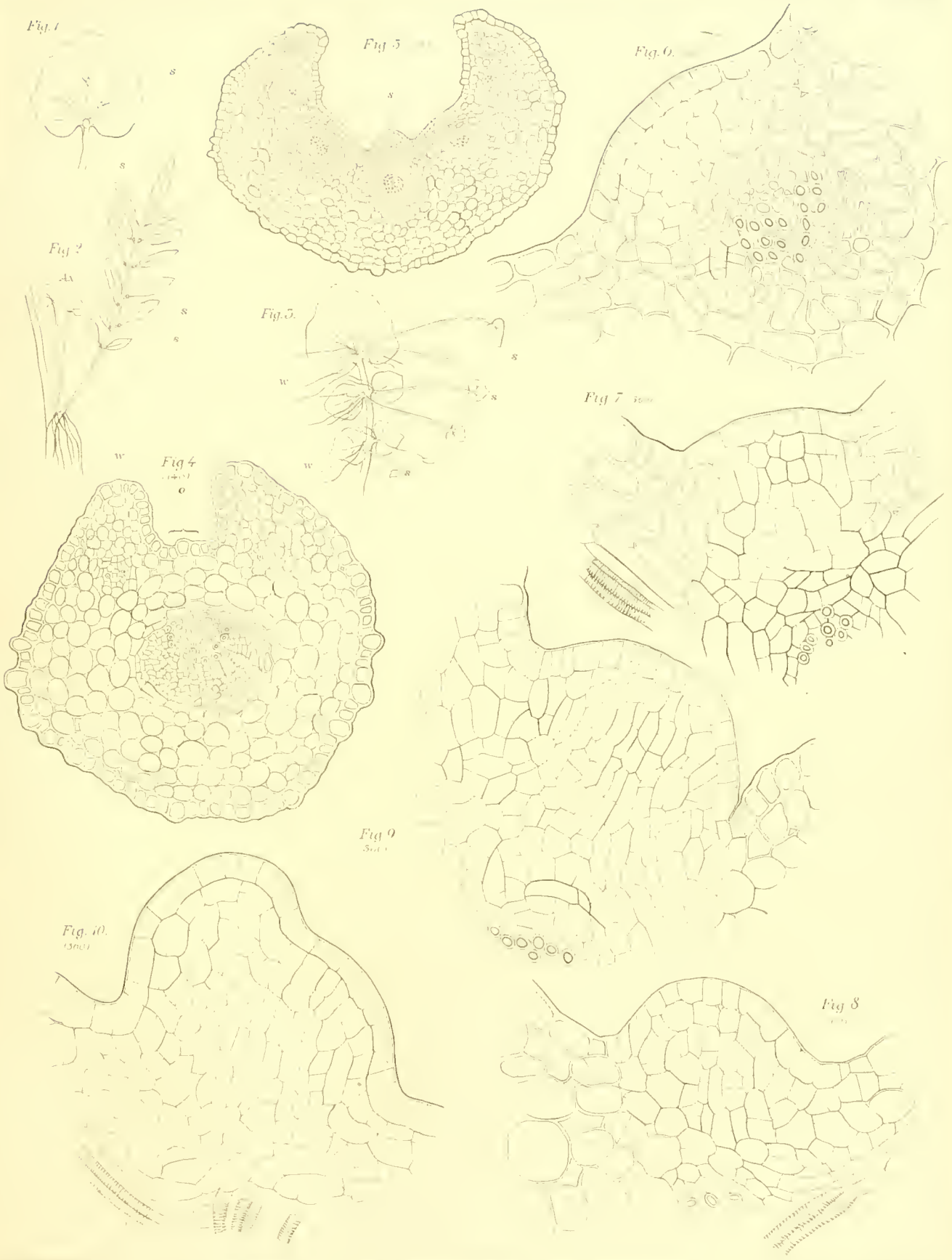
Fig. 1
s
s
Fig. 2
A
s
s
w
w
Fig. 3.
s
w
s
s
Fig. 4
o
Fig. 5
s
Fig. 6.
Fig. 7
Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10.

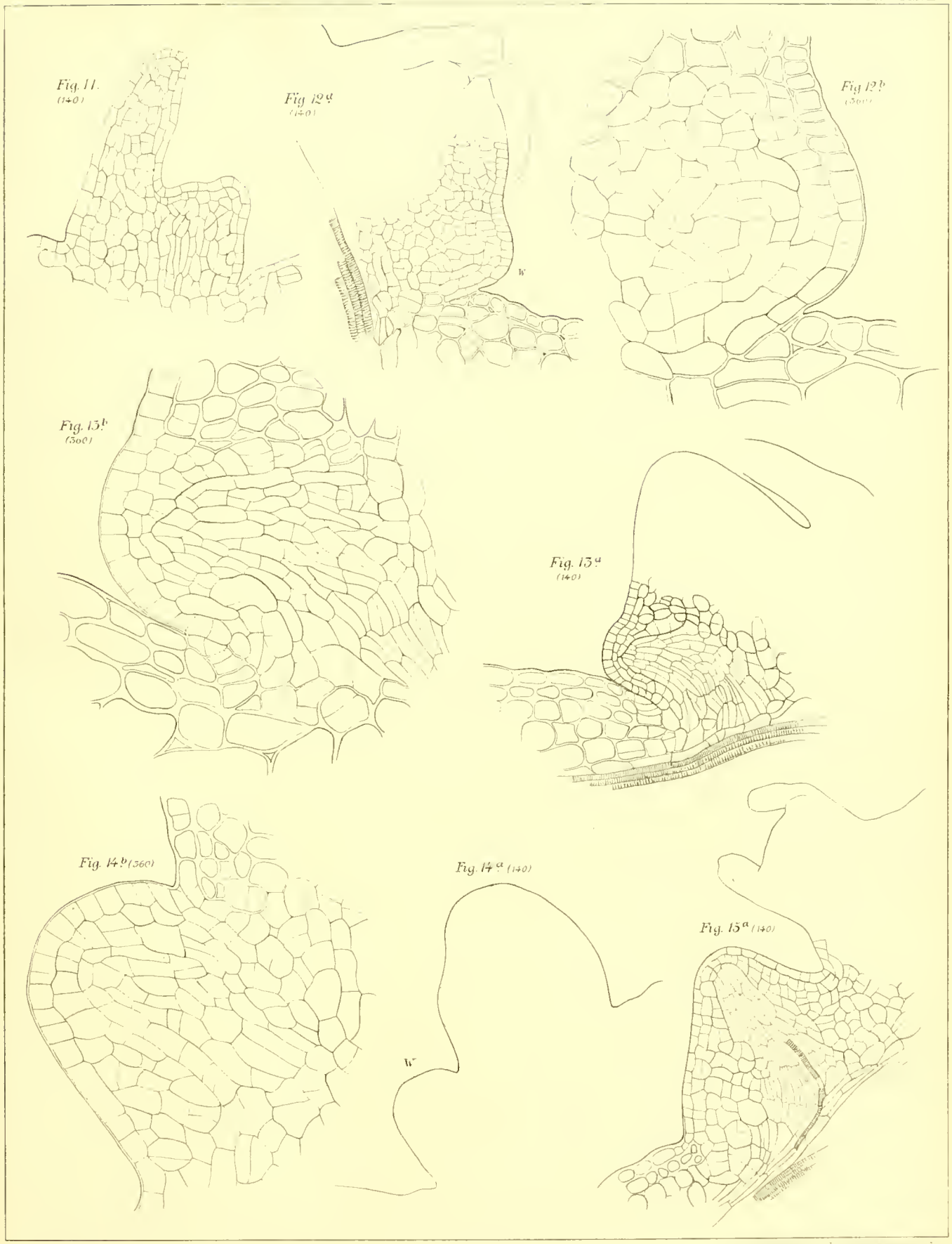
Fig. 11.
(140)
Fig. 12a
(140)
w
Fig. 12b
(360)
Fig. 13b
(360)
Fig. 13a
(140)
Fig. 14b (360)
Fig. 14a (140)
w
Fig. 15a (140)

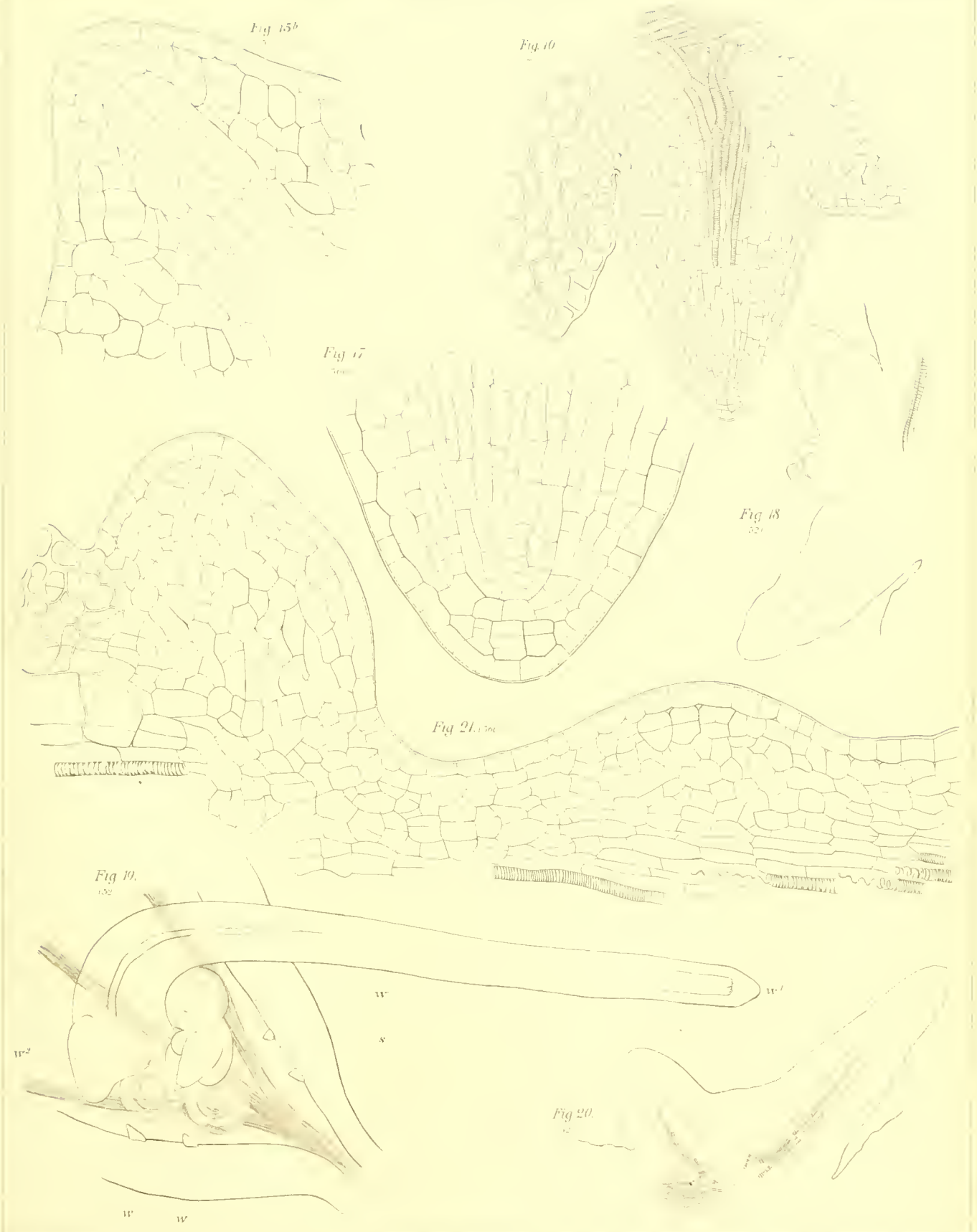
Fig 15b
Fig 16
Fig 17
Fig 18
Fig 21.
Fig 19.
w
w¹
w²
s
Fig 20.
w
w

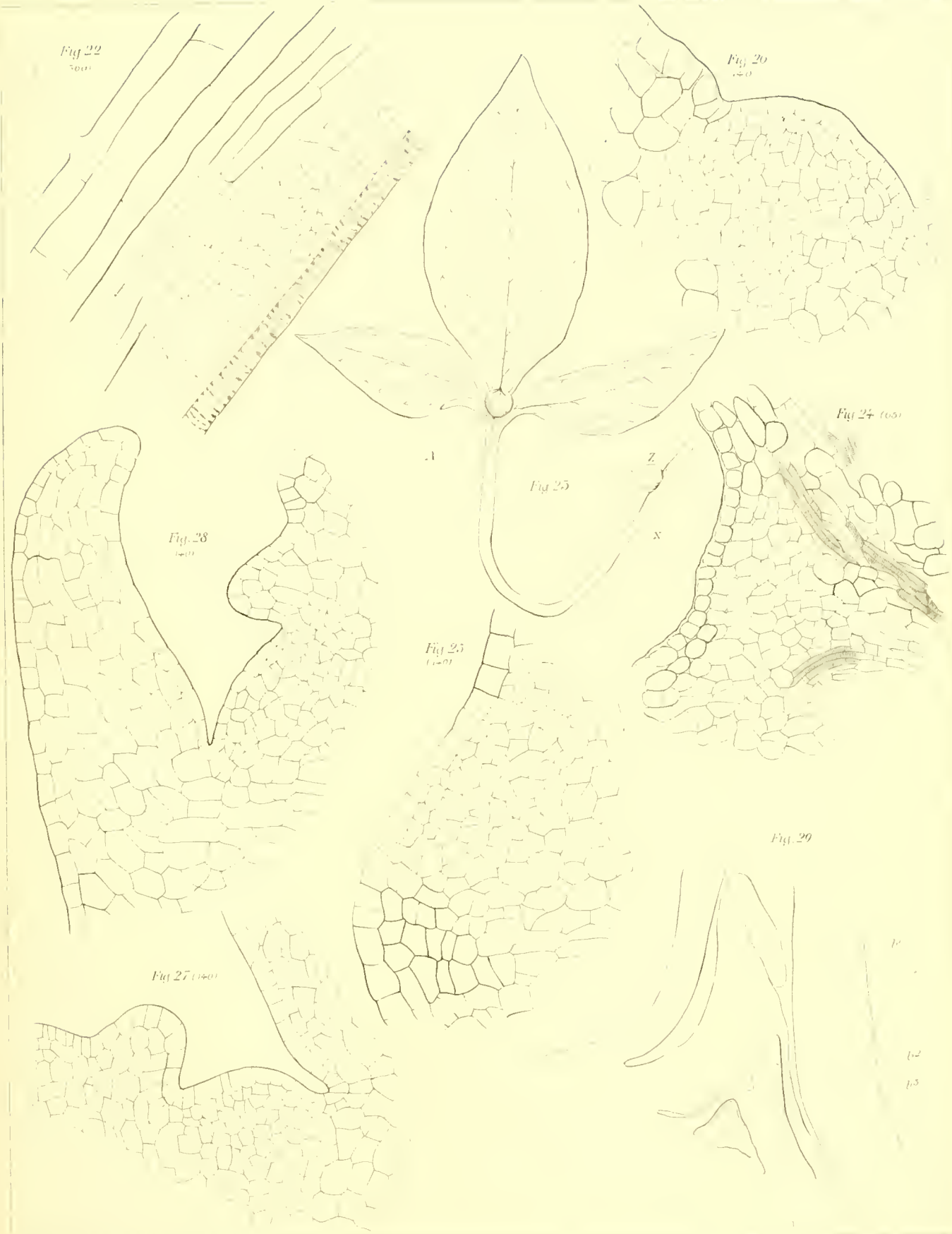
Fig 22
Fig 20
Fig 24
Fig 25
A
Z
X
Fig 28
Fig 26
Fig 29
Fig 27
b2
b3

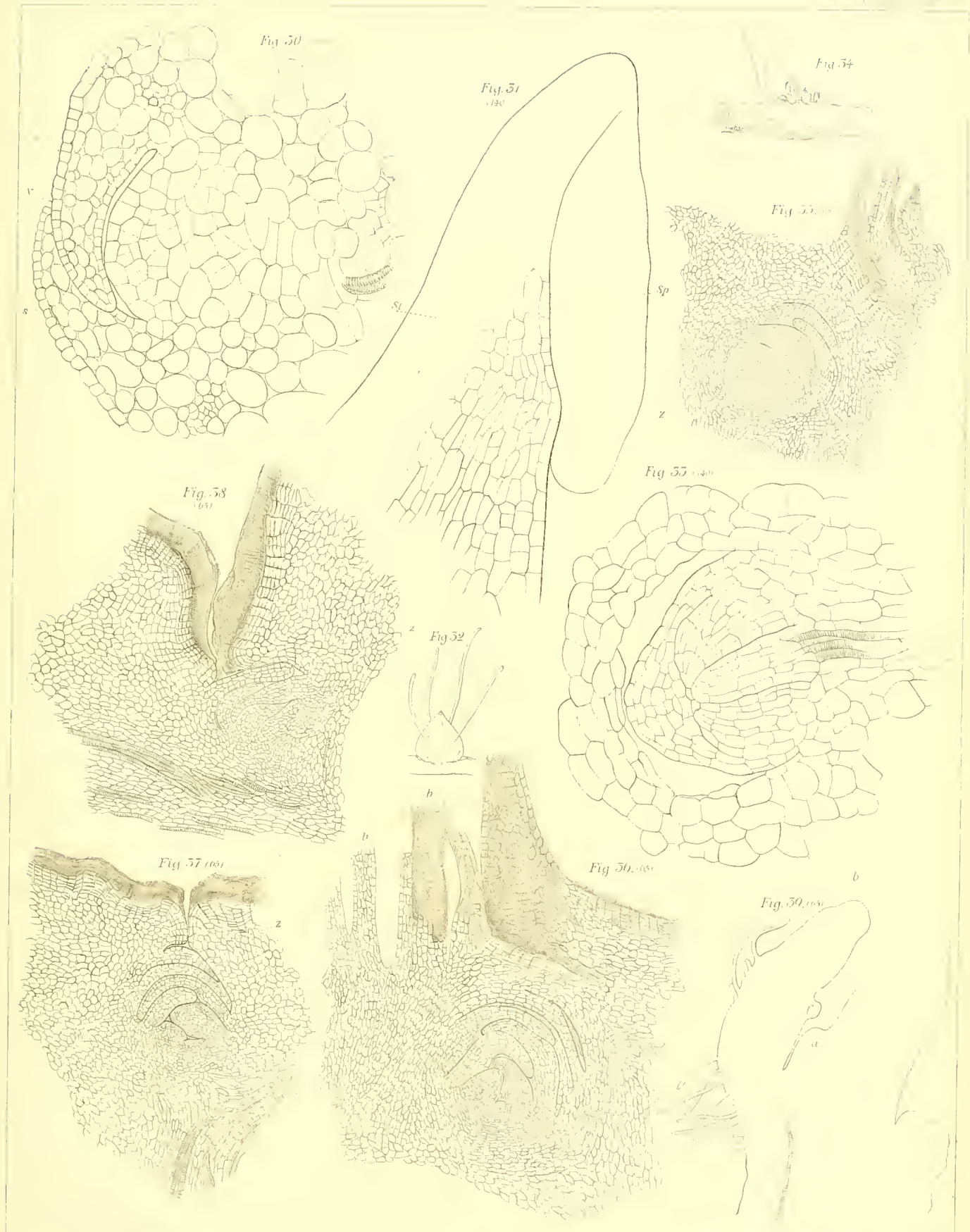
Fig. 50
Fig. 51
Fig. 54
Fig. 53
Fig. 55
Fig. 58
Fig. 52
Fig. 57
Fig. 56
Fig. 59
r
s
St
Sp
z
b
a

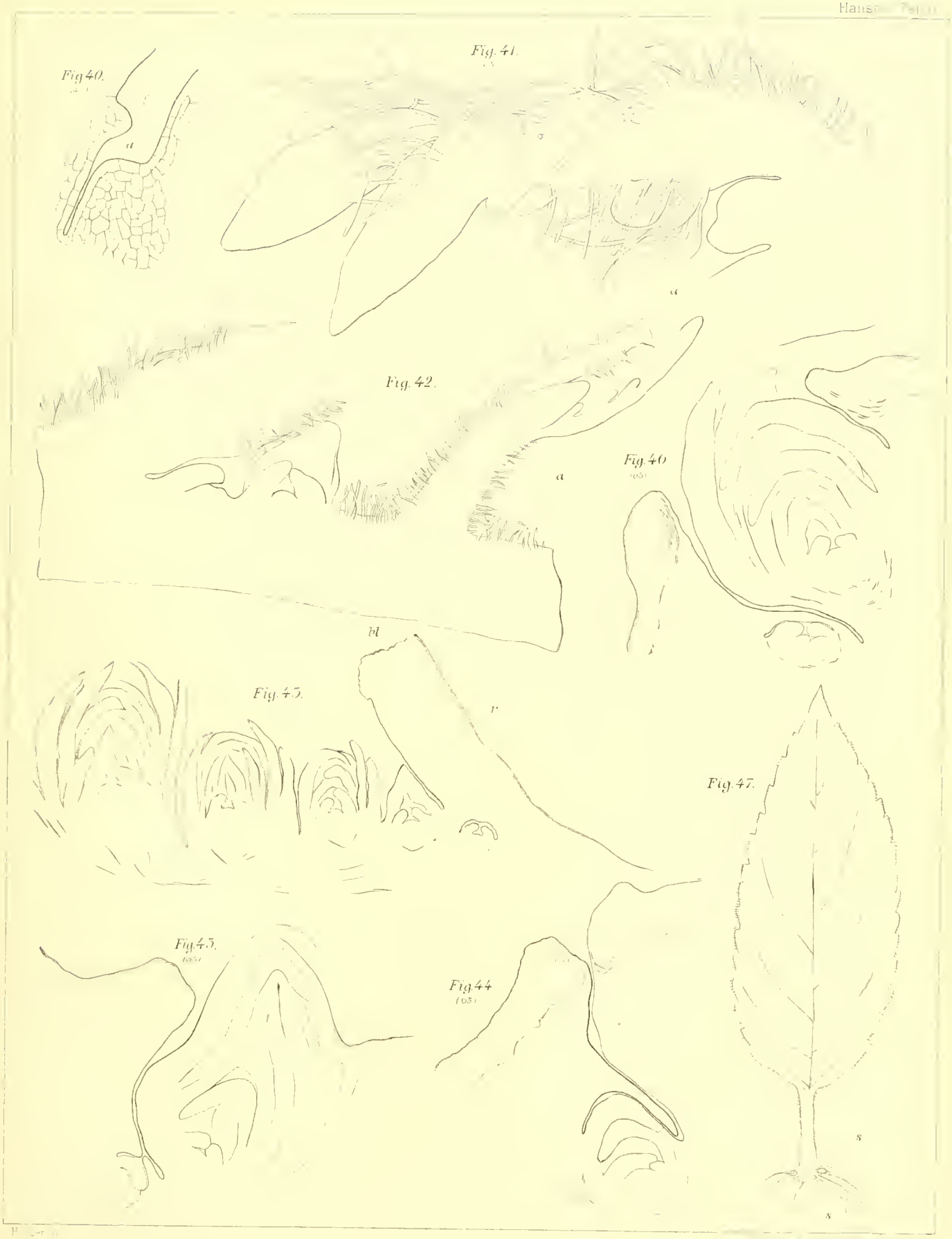
Fig. 40.
a
Fig. 41.
a
Fig. 42.
a
bl
Fig. 40
(65)
Fig. 43.
r
Fig. 47.
s
s
Fig. 45.
(65)
Fig. 44
(65)

Fig 49
(140)

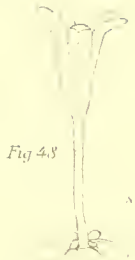
Fig 48

Fig 50

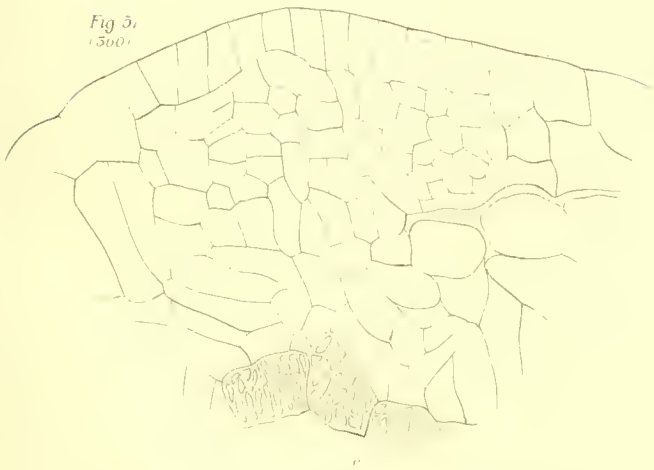
Fig 51
(500)

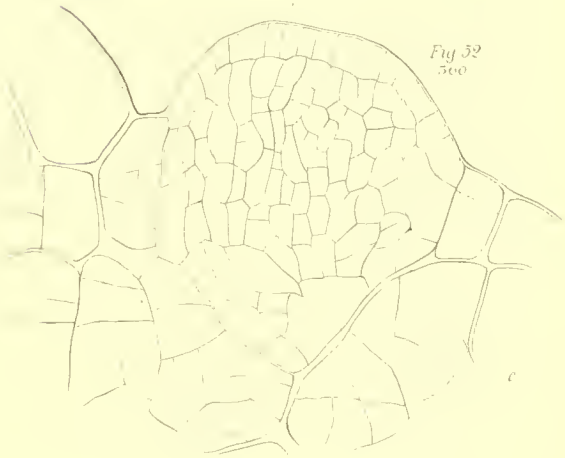
Fig 52
500

Fig. 53
(140)

Fig 54

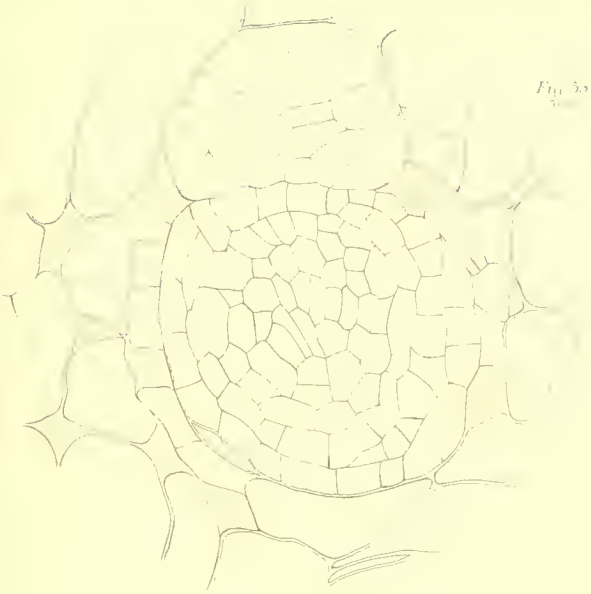

Fig 55

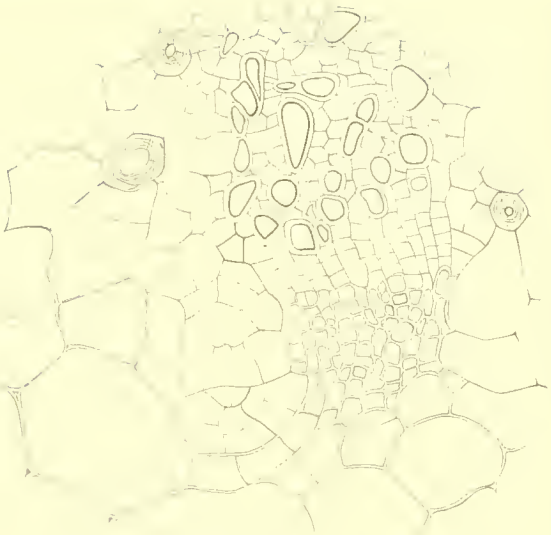

Fig 56

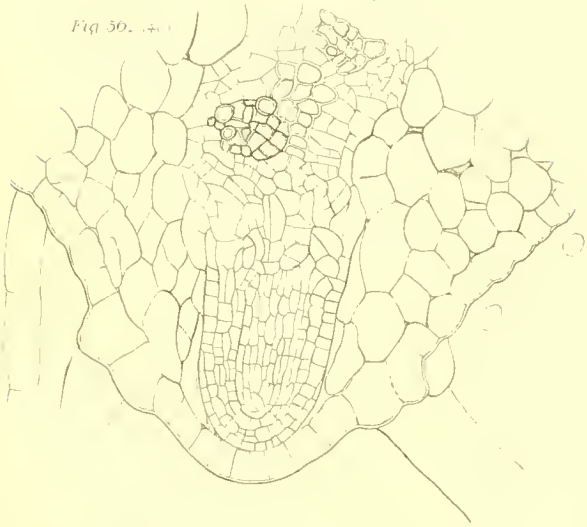

Fig 56. (40)

Fig 58 (40)

Fig 60 (250)

Fig 59

Fig 61 (25)

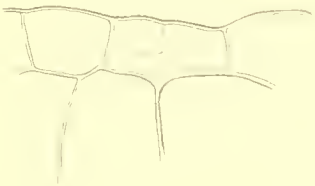

Fig 62 (250)

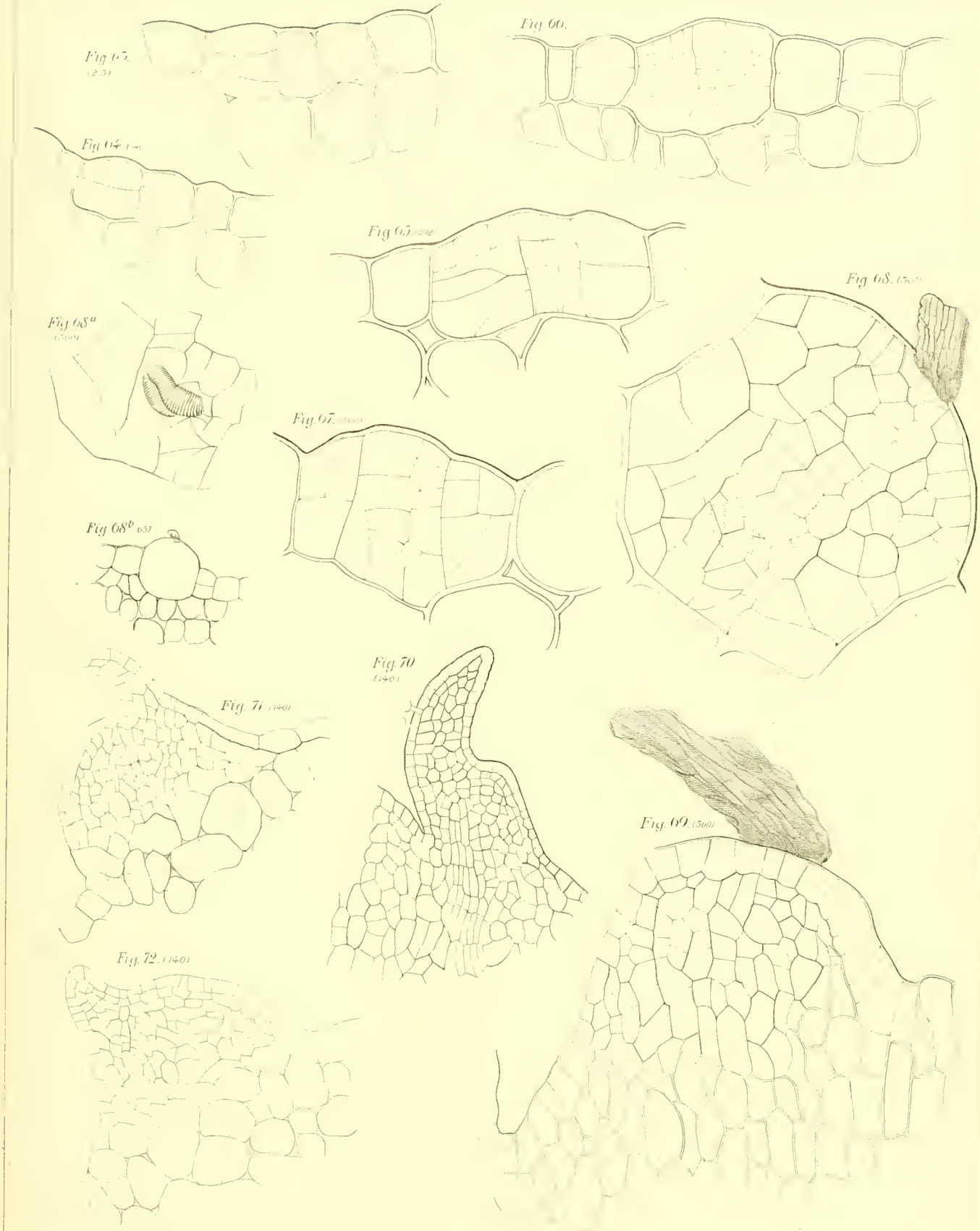
Fig. 65.
Fig. 66.
Fig. 64
Fig. 65
Fig. 68
Fig. 68a
Fig. 67.
Fig. 68b
Fig. 70
Fig. 71
Fig. 69
Fig. 72.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft

Jahr/Year: 1880-1881

Band/Volume: 12_1880-1881

Autor(en)/Author(s): Hansen Adolf [Adolph]

Artikel/Article: Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen 147-198