

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Neue Untersuchungen über Regenerationsvorgänge bei Pflanzen.

Von **Bruno Kabus.**

Die seit uralter Zeit bekannte und geübte Kunst der Gärtner, die vegetative Fortpflanzung von zufällig aufgetretenen Rassen und Varietäten von Holzpflanzen in der Weise zu bewirken, daß Augen oder Zweige auf eine Unterlage aufgesetzt und diese dadurch „veredelt“ wird, ist von besonderem theoretischen Interesse.

Die sich zunächst ergebenden Fragen nach dem gegenseitigen Einfluß von Unterlage und Pfropfreis wurden in einer ausgedehnten Literatur behandelt. Sie haben die größte praktische Bedeutung, weil die Erhaltung des Typs der fortzupflanzenden Rasse oder Varietät von der Frage abhängig sein kann, ob die Eigenschaften des Pfropfreises nicht vielleicht in der einen oder andern Weise durch die Unterlage verändert werden.

Mit den Vorgängen dagegen, welche die Verbindung von Pfropfreis und Unterlage bewirken, hat man sich etwas weniger beschäftigt. Immerhin ist auch darüber, insbesondere nachdem das grundlegende Werk von H. Vöchting¹⁾ erschienen war, wie die im folgenden darzustellende und kritisch zu würdigende Literatur beweist, mehrfach gearbeitet worden. Doch bezogen sich die Ausführungen meiner Vorgänger auf diesem Arbeitsgebiet wesentlich auf die Darstellung der anatomischen Verhältnisse, wie sie bei der Vereinigung verschiedenartiger Gewebe zutage treten, während die korrelativen Einflüsse, die ohne Zweifel bei den darzustellenden Regenerationsvorgängen von allerhöchster, ja geradezu bestimmender Bedeutung sind, bisher überhaupt noch nicht untersucht wurden.

Dies kam daher, daß die gärtnerische Technik der Veredelung die Aufpflanzung einer Vegetationsspitze als Zweck im Auge hatte. Denn die Erhaltung einer solchen mit der Gesamtheit ihrer potentiellen Eigenschaften war ja Zweck der gesamten Manipulation. An-

¹⁾ Hermann Vöchting, Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.

schließlich wurden dann von den Botanikern die bei der Vereinigung von Unterlage und Pfropfreis auftretenden anatomischen Verhältnisse untersucht.

Durch Herrn Professor Mez wurde ich darauf hingewiesen, die wichtige Frage zu studieren, ob bei Transplantationen eine Vegetationsspitze (Knospe) an dem aufzusetzenden Teil für das Gelingen der Operation nicht vielleicht bestimmende Bedeutung habe.

Es handelt sich also bei meiner Untersuchung wesentlich um die Frage, ob die bei der Veredelung der Pflanze auftretenden Erscheinungen nichts anderes seien als Spezialfälle des Wundverschlusses, oder ob das Anwachsen des Edelreises von der Knospe derart abhängig sei, daß dies Anwachsen durch von jener ausgehende korrelative Reize bedingt werde.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Carl Mez, für die mannigfache Anregung und Unterstützung bei meiner Arbeit meinen Dank auszusprechen.

Um die Ergebnisse meiner Untersuchung gleich anzuführen, habe ich gefunden, daß die Frage nach dem korrelativen Einfluß des Auges für das Anwachsen des Reises auf die Unterlage keine eindeutige Lösung zuläßt.

Bei allen untersuchten oberirdischen, mit deutlich ausgeprägtem Geotropismus versehenen Organen war das Vorhandensein einer Knospe an dem aufzupflanzenden Stück absolute Notwendigkeit. Dies ist nicht so zu verstehen, daß dies Stück selbst die Knospe enthalten mußte: es genügte für das Anwachsen, daß bei der Operation dem knospenlosen Reis eine fremde Knospe aufgesetzt wurde. In diesem Falle wuchs die Knospe vielfach an dem an sich knospenlosen Reis, dieses der Unterlage prompt an. Unter Umständen kann die Knospe auch durch anderes embryonales Gewebe (außer Wundkallus), z. B. durch ein junges Blatt, mit Erfolg vertreten werden. Der bestimmende Einfluß embryonaler Gewebe auf das Anwachsen der Reiser ist dementsprechend bei oberirdischen Stammorganen unverkennbar.

Bei unterirdischen Reservestoffbehältern ohne ausgeprägten Geotropismus waren Augen für das Eintreten der regenerativen Verwachsung zwischen Reis und Unterlage nicht notwendig. Hier trat die Vereinigung auch augenloser Stücke ein. — Nebenbei wurde, speziell an der Kartoffel, auch die Anatomie des Verwachsungsvorganges aufs genaueste studiert und dabei manche nicht unwichtige, von den Angaben meiner Vorgänger abweichende Ergebnisse gefunden.

I. Regenerationsvorgänge bei unterirdischen Speicherorganen.

a) Kartoffel, *Solanum tuberosum*.

Merkwürdigerweise ist die Frage, ob bei der Kartoffel zur Vereinigung getrennter Teile führende Regenerationsvorgänge überhaupt von Erfolg sein können, heute noch strittig. Taylor¹⁾, Magnus²⁾, Lindemuth³⁾ und Laurent⁴⁾ haben sich mit dieser Frage nicht ausdrücklich beschäftigt, sondern die Erzeugung von Pfropfbastarden bei ihren Versuchen im Auge gehabt. Damit setzen sie offenbar die Verwachsungsmöglichkeit der Gewebe der Vegetationsspitze (Augen) voraus, lassen dagegen die Frage, ob auch das Grundgewebe des Speicherorgans verwachsungsfähig sei, ununtersucht und unentschieden.

Figdor⁵⁾ dagegen hat seine Untersuchungen speziell mit der Absicht angestellt, die anatomischen Verhältnisse bei der Regeneration zu studieren. Nur mit seinen Untersuchungen, deren Thema dem der meinigen teilweise nahe steht, kann ein Vergleich meiner Ergebnisse möglich sein.

Die Untersuchungsmethode Figdors war folgende: Kartoffelknollen wurden mit Hilfe eines scharfen Messers in zwei Teile geschnitten und die Teile entweder entsprechenden anderer Kartoffeln mit gleicher Schnittfläche zusammengepaßt oder selbst von derselben Kartoffel wieder aneinandergelegt. Die Wundränder wurden mit Baumwachs verschlossen und die so operierten Knollen alsdann in Sand oder Erde gelegt.

Die Ergebnisse der Untersuchung Figdors, welche ohne Berücksichtigung der Frage nach dem Einfluß der Augen mit beiderseits solche enthaltenden Kartoffelstücken angestellt wurden, sind kurz folgende:

1) Erwähnt von F. Hildebrand in: Über weitere in England gemachte Beobachtungen an Kartoffelhybriden. Bot. Zeitung 1869, 27. Jahrg. No. 22, S. 355.

2) Sitzungsberichte des botanischen Vereins für die Provinz Brandenburg vom 30. Oktober 1874.

3) H. Lindemuth, Vegetative Bastarderzeugung durch Pfropfung. Thieles Landwirtschaftliche Jahrbücher, Berlin 1878, Heft 6.

4) Émile Laurent, Nouvelles expériences sur la greffe de la pomme de terre. Bulletin de la société royale de Botanique de Belgique. Bruxelles 1900, T. XXXIX.

5) W. Figdor, Experimentelle und histologische Studien über die Erscheinung der Verwachsung im Pflanzenreich. Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften; Mathematisch-Naturwissenschaftl. Klasse, Band 100. Wien 1891.

1. Nach dem Aufeinanderlegen der Schnittflächen werden von den intakten, durch den Schnitt nicht getroffenen Zellen durch Vorwölbung Papillen gebildet, die sich miteinander verzahnen und dadurch die Anfänge der definitiven Verwachsung bilden.

2. Wände, Protoplasma und Stärke der durch den Schnitt getroffenen und getöteten Zellen werden vollständig resorbiert.

3. Trotzdem kommt keine definitive Verwachsung zustande, da von den Schnitträndern aus obligatorisch Korkbildung auftritt und die verzahnten Papillen abschneide, so daß als Endresultat nur eine Verklebung der zusammengebrachten Stücke, nicht aber eine wirkliche Verwachsung eintrete.

Da das letztbezeichnete Ergebnis der Studien Figdors mit meinen Resultaten nicht stimmte, war es notwendig, die gesamten Untersuchungen über den Verwachsungsprozeß der Kartoffel unter verschiedenen Bedingungen zu wiederholen.

§ 1. Ursache und Verlauf der Korkbildung.

Lindemuth, der als erster die Vereinigungsflächen der gepfropften Knollen mikroskopisch untersuchte, hat auch schon das Vorkommen des Korkes konstatiert¹⁾. „Die Wände der Schnittfläche sind mehr oder weniger stark verkorkt und schließen so fest aufeinander, daß . . . Hohlräume niemals vorhanden sind. An einigen Punkten, meist in der Cambialzone, . . . verschwinden die Korkwandungen.“

Das Auftreten des Korkes an der Wundfläche sieht Lindemuth als etwas selbstverständliches an, das beim Kartoffelpfropfen stets auftreten muß. Daher sucht er auch nach keiner Erklärung dafür, stellt überhaupt keinen Versuch an, der über die Gründe für das Vorkommen des Korkes Aufschluß geben könnte.

Von den Angaben Lindemuths weichen die Ergebnisse Figdors ab. Dieser hat gefunden, daß zunächst eine Verwachsung der beiden Knollenhälften eintritt, die am Cambium beginnt und nach dem Mark zu fortschreitet. „Über und unter der verwachsenen Zone bildet sich dann ein Periderm aus“²⁾. Dann sah er noch, daß kurz nach der Operation Kork gebildet wurde zwischen dem normalen Periderm der Knolle und dem Gefäßbündelring, an der Stelle, wo die beiden Knollenhälften fest aneinandergesetzt waren³⁾. Und der Grund dafür, daß überhaupt das nachträgliche Periderm gebildet wird, scheint ihm in dem Umstande zu suchen zu sein, daß der Kork als Schutzmittel diene „gegen eine allzustarke Transpiration, die wohl nach einiger Zeit das Zugrundegehen des ganzen Organismus veranlassen würde“⁴⁾.

1) a. a. O. S. 913/914. 2) a. a. O. S. 197. 3) a. a. O. S. 193. 4) a. a. O. S. 185.

Näher eingegangen ist er hierauf indessen nicht. Doch existierten schon zu der Zeit, wo Figdor seine Studien anstellte, experimentelle Untersuchungen von Kny „Über die Bildung des Wundperiderms an Knollen in ihrer Abhängigkeit von äußeren Einflüssen“¹⁾. Dieser Forscher fand:

1. „Die bei der Bildung des Wundperiderms an Knollen stattfindenden Zellteilungen werden durch einen mittleren Feuchtigkeitsgehalt der Luft am meisten begünstigt“ und

2. „Freier Sauerstoff der Luft ist nicht nur für den Beginn der bei der Bildung des Wundperiderms stattfindenden Zellteilungen, sondern auch für die Verkorkung der Membranen erforderlich“.

In dieser Arbeit ist nachgewiesen, daß äußere Einflüsse die Korkbildung begünstigen, besonders, daß der freie Sauerstoff allein schon notwendig und auch hinreichend ist, die Verkorkung zu bewirken. Damit ist aber von neuem zu untersuchen, ob die von Figdor nach der Verwachsung beobachtete Korkbildung von äußeren Einflüssen abhängt oder ob das Auftreten des Wundperiderms bei gepropften Knollen eine unumstößliche Folgeerscheinung der stattgehabten Verwachsung ist.

Unerklärt ist ferner auch die folgende Erscheinung in der Korkbildung: Da Figdor seine Knollen an der Luft zerschnitt, Luft also stets mit den Schnittflächen in Berührung kam, und auch, was sehr wohl anzunehmen ist, zwischen den Wundflächen zurückblieb, als beide Kartoffelteile aufeinandergelegt und verbunden wurden, so ist nicht einzusehen, warum gleich nach der Operation nur zwischen Knollenperiderm und Gefäßbündel Kork gebildet wurde, während zwischen Gefäßbündel und Mark dies erst eintrat, als beide Knollenhälften verwachsen waren, also wesentlich später. Figdor erwähnt auch garnichts davon, daß er vor der Verwachsung der Kartoffeln in der letztgenannten Zone Kork hat auftreten sehen. Das berechtigt zu der Annahme, daß er nichts dergleichen beobachtet hat.

Aus den obigen Gründen sah ich mich veranlaßt, die Angaben Figdors über die Korkbildung bei der Verwachsung nachzuprüfen.

Bei meinen Versuchen gehörten die zusammengefügt Knollenteile zwei verschiedenen Kartoffeln an; die fast nie ganz genau aufeinander passenden Wundränder ließ ich stets unverklebt. Dadurch erreichte ich, daß die Luft auch nach der Operation ungehinderten Zutritt zu den Wundflächen hatte, obwohl damit die Gefahr verbunden war, daß sich Pilze ansiedelten. Die so behandelten Knollen legte ich auf ein Drahtgitter über einen tiefen, mit Wasser stets an-

¹⁾ L. Kny, Über die Bildung des Wundperiderms an Knollen in ihrer Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft, Band 7, 1889.

gefüllten Teller, auf dessen Rand ich eine Glocke stellte. Das Ganze stand auf einem Regal im Laboratorium bei einer täglichen Durchschnittstemperatur von $+18^{\circ}$ C. Bei ungefähr 160 Versuchen habe ich folgendes beobachtet:

Die ersten Knollen untersuchte ich 10 Tage nach der Operation. Die Rasiermesserschnitte wurden in Sudan-Glycerin gekocht und unter der Wasserleitung abgespült. Durch dieses Reagens erschienen alle verkorkten Gewebepartien rot. Die Färbung fand sich zwischen dem Knollenperiderm und Gefäßbündel ohne Unterbrechung, aber sie war auch, wenn auch nur auf einzelne Stellen beschränkt, zwischen Gefäßbündel und Mark nachweisbar, ohne daß die Wundflächen verwachsen waren. Und untersuchte ich noch später, manchmal erst nach 20, ja nach 37 Tagen, so war, wenn die Knollen nicht zusammengewachsen waren, die ganze Wundfläche ohne Unterbrechung verkorkt.

Bei verwachsenen Kartoffeln dagegen trat der Kork stets nur lokal auf. An mehreren Präparaten von verwachsenen Kartoffeln konnte ich konstatieren, daß der Wundkork allein durch das Hinzutreten der Luft bedingt wurde. Ich sah nämlich um eine größere, inhaltsleere Lücke herum ein von beiden Knollenhälften gebildetes, lückenlos aneinander schließendes Korkgewebe, während auf beiden Seiten dieser Korkinsel die Gewebe der Kartoffeln ineinander übergingen.

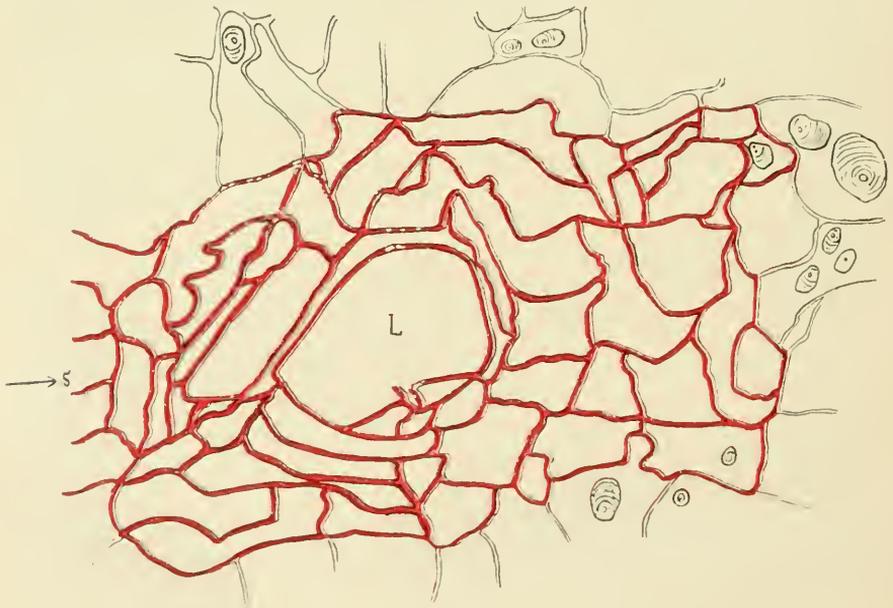


Fig. 1.

Verkorkte Zellen um eine Luftblase (L). Das Ganze eingeschlossen von lebendem Verwachsungs-Gewebe. (Vergr. 170.)

Das ist eben nur so zu erklären, daß beim Zusammenbinden die zwischen den Wundflächen befindliche Luft zum Teil herausgepreßt und um die zurückbleibenden Luftblasen von beiden Kartoffelhälften gleichzeitig ein Wundperiderm abgesondert werden.

Vorausgesetzt, daß die Korkbildung an den Wundflächen eine Folge des Luftzutrittes ist, müßte sie bei unter Wasser erfolgter Operation ausbleiben. Der Versuch bestätigt diese Annahme.

In physiologischer Kochsalzlösung, für die ich das Wasser aufgekocht hatte, um den Luftgehalt möglichst zu verringern, zerschnitt ich mehrere Kartoffeln, band die beiden Teile jeweils derselben Knolle zusammen und ließ sie in der physiologischen Kochsalzlösung liegen. Als ich nach fünf Tagen die ersten Kartoffeln untersuchte, fand ich nirgends Korkbildung. Der Rest war nach weiteren sechs Tagen verfault und für die mikroskopische Untersuchung unbrauchbar. Makroskopisch konnte ich keine Spur von Wundkork entdecken.

Dieser Versuch war aber nicht beweisend; denn an sich war seine Dauer allzu kurz, und ferner konnte durch die (die Fäulnis bewirkenden) Bakterien das Ergebnis verändert sein. Ich mußte danach trachten, die Kartoffeln unter Wasser zwar zu schneiden und zusammenzubinden, dann jedoch die Wundränder so abzudichten, daß ich die operierten Knollen an die Luft bringen konnte, ohne befürchten zu müssen, daß Luft zwischen die Wundflächen trat. Dies suchte ich mit verschiedenen Hilfsmitteln zu erreichen. Knetgummi, Leukoplast auf Cretonne (der von Ärzten benutzt wird), auch Guttaperchapapier erwiesen sich als ganz unbrauchbar, weil sie sich unter Wasser nicht dicht anlegen ließen. Zement wiederum drang zu tief zwischen die Operationsflächen und bedeckte sie teilweise; Gips konnte nur an der Luft auf die Wundränder getan werden. Watte dagegen unter Wasser herumgelegt und an der Luft mit Gips überkleidet, schien anfangs brauchbar zu sein. Doch ist auch dieser Verschuß nicht immer verläßlich, da der Gips stets platzte und dann die für die Luft poröse Watte freilegte. Schließlich streifte ich über die Wundränder ein 1 bis 2 cm breites Stück eines Gummischlauches, den ich an beiden Seiten unter Wasser noch mit Vaseline abdichtete (Vaseline allein hielt nicht). Allein auch dieses Verfahren hat sich nicht bei jeder Kartoffel bewährt. Erst als ich mit Hilfe eines Korkbohrers Zylinder von 1,5 cm Durchmesser aus Kartoffeln herausbohrte und über die Wundränder unter Wasser ein eng anschließendes Schlauchstück zog, war der Verschuß für die Luft undurchlässig. Und hier ergab sich einwandfrei, was nach den Knyschen Versuchen zu vermuten war: Niemals war Kork an den Wundflächen gebildet worden, selbst wenn eine Verwachsung stattgefunden hatte.

Damit ist die Ansicht Figdors widerlegt, daß bei der Kartoffel

„eine Verwachsung mit darauffolgender Peridermbildung“¹⁾ eintritt. Die Wundkorkbildung ist keine Folgeerscheinung der Verwachsung. Sie ist lediglich durch Berührung der Operationsflächen mit der Luft hervorgerufen.

Bezüglich der Bedingungen, unter denen bei der Kartoffel Wundkork entsteht, muß ich mich den Ansichten von Kny²⁾, Frank³⁾, Küster⁴⁾ und Olufsen⁵⁾ anschließen. „Der Sauerstoffzutritt ist eine unerläßliche Bedingung für das Zustandekommen und Verkorken eines Wundperiderms“, sagt der letztere. Wenn er unter Wasser dennoch die Bildung von Wundkork beobachtet haben will⁶⁾, so ist das nur dadurch zu erklären, daß er zu seinen Versuchen nicht aufgekochtes Wasser, sondern Leitungswasser verwendet hat. Die in diesem stets vorhandene Luft hat den Fehler bei seinen Untersuchungen herbeigeführt. Olufsen sagt selber auf Seite 296 der zitierten Arbeit, daß er „O-reiches Wasser“ verwendet habe; Sauerstoff ist aber nach den von mir bestätigten Ergebnissen Knys notwendig zur Peridermbildung.

Dagegen kann ich der Meinung von O. Appel nicht zustimmen, daß der Wundreiz zunächst zur Korkbildung in den nächsten Zellen anregt, und zwar von außen nach innen fortschreitend⁷⁾. Denn bei den vorher erwähnten Versuchen mit Kartoffelzylindern ist der Wundreiz unzweifelhaft vorhanden gewesen, dagegen fehlte die Luft an der Wundfläche: die Korkbildung unterblieb. Also auch nicht einmal in den allernächsten Zellen bedingt die gesetzte Wunde die Peridermbildung.

Bezüglich der histologischen Zusammensetzung des Wundkorkes kann ich mich sehr kurz fassen, da sie schon von E. Küster⁸⁾ angegeben worden ist. Charakteristisch ist, daß die Zellen des Wundkorkes größer sind als die des Periderms. (Fig. 2.) Die Zellwände sind stets dünn und oft gefaltet; die Zellen selber sind reihenweise geordnet und schließen unmittelbar an die äußeren Korkschichten an.

Wie wir gesehen haben, entwickelt sich der Wundkork infolge der bei der Verwundung an die Operationsfläche gekommenen Luft. Nicht verkorken die Reste der durchschnittenen Zellwände, die von den Kartoffeln gewöhnlich aufgegeben werden und sich umbiegen.

1) a. a. O. S. 199. 2) a. a. O.

3) A. B. Frank, Die Krankheiten der Pflanzen. Breslau 1894, S. 61 u. f.

4) E. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.

5) L. Olufsen, Untersuchungen über Wundperidermbildung an Kartoffelknollen. Beihefte zum botanischen Zentralblatt Bd. XV, Heft 2. Jena 1903.

6) a. a. O. S. 296—299.

7) O. Appel, Zur Kenntnis des Wundverschlusses bei den Kartoffeln. Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft Bd. XXIV, 1906, S. 122.

8) a. a. O. S. 186.

Nur selten sah ich einen geringen Teil davon verkorkt. (Fig. 3.) Dagegen verkorken oft schon die direkt unter der Wundfläche liegenden Zellwände der lebenden Zellen. Währenddessen erfolgt in den tiefer-

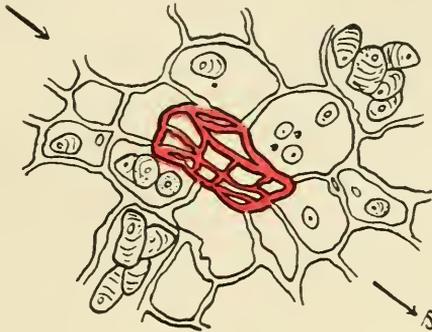


Fig. 2.
Korkeinschluß an der Verwachsungsstelle. (Vergr. 60.)

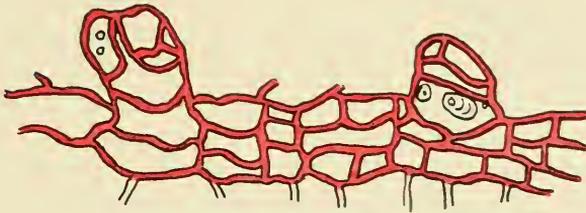


Fig. 3.
Verkorkte Papillen und Zellwände an der Wundfläche einer nicht verwachsenen Kartoffel. (Vergr. 60.)

liegenden Zellen eine Reihe von Teilungen parallel zur Wundfläche, wodurch der Wundkork vermehrt wird. Doch ist es nicht notwendig, daß die „Initialzelle“, wie Olufsen die peridermbildende Zelle nennt¹⁾, sich immer an die Operationsfläche anschließt. Zwischen Initialzelle und Wundfläche können unter Umständen sogar zwei Zellen liegen, die ohne irgend einen erkennbaren Grund von der Knolle aufgegeben werden.

§ 2. Die infolge der Verwundung an der Schnittfläche auftretenden, mikroskopisch sichtbaren Ergebnisse des Wundreizes.

1. Untersuchung an der Luft geschnittener Kartoffeln.

Als erster hat Olufsen die Frage untersucht, welche direkte Einwirkung die Verwundung als solche, respektive der durch sie ge-

¹⁾ A. a. O. S. 281.

setzte Reiz auf die Zellen der Schnittflächen ausübe. Abgesehen wurde dabei natürlich von den durch den Schnitt mechanisch zerstörten Zellen. Olufsen fand, daß die in den dem Schnitt angrenzenden Zellen vorhandene Stärke aufgelöst werde und von der Schnittfläche weg in tiefere Gewebe wandere¹⁾. Gleichzeitig mit dem Abschmelzen der Stärke gehe in der ersten intakt gebliebenen Zellreihe die Bildung des Meristems für den Wundkork vor sich. Olufsen sieht die Funktion dieser Stärkewanderung darin, daß die Stärke aus den später durch den Wundkork abgesechnittenen Gewebepartien zurückgerettet werde²⁾.

Appel schließt sich bezüglich der tatsächlichen Aufnahme durchaus an Olufsen an, ist aber der Meinung, daß die aufgelöste Stärke nicht verlagert, sondern an Ort und Stelle zur Bildung der Korkmembranen verbraucht werde³⁾.

Nach beiden Autoren muß mit dem Abschmelzen der Stärke Zucker in größeren Quantitäten in den Zellen entstehen, wobei zugleich infolge Verschwindens der stark lichtbrechenden Stärkekörner in den Präparaten eine durchsichtige Zone längs der Schnittfläche entsteht. Tatsächlich läßt sich auch die Umlagerung der Stärke in reduzierenden Zucker und das Auftreten von großen Quantitäten dieses längs der Schnittfläche mit Fehlingseher Lösung leicht nachweisen.

Unter Anwendung dieser Reaktion hat weiter Friedrich⁴⁾ die Verletzungsstellen an Kartoffeln untersucht und ist dabei zu dem von Olufsen und Appel durchaus abweichenden Ergebnis gelangt, daß die ersten am Schnitt selbst belegenen Zellreihen keine Auflösung der Stärke erkennen lassen, daß dagegen eine solche tiefer im Gewebe auftrete. „In einiger Entfernung von der Wundfläche (zirka vier Zellreihen entfernt) befand sich eine ihr parallele Zone (Breite zirka drei Zellen), die nach dem Kochen mit Fehlingseher Lösung einen roten Niederschlag zeigte“⁵⁾. Alle hier zitierten Autoren, insbesondere Friedrich, sehen in der geschilderten Stoffumsetzung eine Reaktion auf den Wundreiz.

Die Ergebnisse dieser Darstellungen weichen bedeutend voneinander ab, und zwar auch in theoretischer Beziehung: nach Olufsen und Appel würde der Reiz an der gereizten Stelle zur Auslösung kommen, nach Friedrich dagegen weiter nach Innen geleitet werden, sodaß nach diesem Autor Reizperzeption und Reizreaktion verschiedenen Sitz hätten. Es wird unten gezeigt werden, daß die Wachstums-

¹⁾ A. a. O. S. 286—287. ²⁾ A. a. O. S. 286. ³⁾ A. a. O. S. 122.

⁴⁾ R. Friedrich, Über die Stoffwechselfvorgänge infolge der Verletzung von Pflanzen. Halle a. S. 1905.

⁵⁾ a. a. O. S. 16.

vorgänge, welche gleichfalls Reizreaktionen darstellen, an der Schnittfläche stattfinden. Die Umwandlung von Stärke in Zucker würde dementsprechend verschieden von der anderen hauptsächlich Reizreaktion verlaufen.

Dieses ist tatsächlich nicht der Fall. Es wird unten gezeigt werden, daß der chemische Vorgang der Stärkeverzuckerung nicht auf den Wundreiz hin, wie alle bisher darüber handelnden Autoren meinen, stattfindet, sondern auf dem Reiz der die Wunde treffenden Luft beruht. Dies wird durch Operation unter Wasser bewiesen. Aber auch bei Operation an der Luft zeigt sich, daß Friedrichs Darstellung nicht zu Recht besteht.

Meine vielen Untersuchungen über diesen Punkt beziehen sich auf an der Luft operierte Kartoffeln, bei denen die Korkbildung von den ersten Stadien bis zur Vollendung an der Schnittfläche auftrat. Hierbei ergab sich zeitlich aufeinanderfolgend:

1. Kurze Zeit nach der Verwundung (nach ca. 2 Tagen) sind die Initialzellen der Korkbildung bereits sichtbar, die aus der ersten Lage der unverletzten Zellen entstehen. Diese Initialzellen enthalten, ebenso wie die zunächst darunterliegende, also zweite intakte Zellreihe, Stärke und Zucker. Auch die durch den Schnitt zerstörten Zellen enthalten sowohl Stärke wie Zucker.

2. Nach ca. 4 Tagen ist die Verkorkung bereits mit Hilfe von Sudan-Glyzerin klar nachweisbar. In diesem Stadium ist in den durch den Schnitt zerstörten Zellen weder Stärke noch Zucker nachweisbar, die korkbildenden Zellen enthalten Zucker, dagegen keine Stärke mehr, die beiden nächsten Zellreihen Stärke und Zucker.

3. Nach weiteren 3 Tagen ist der Zucker bis auf Spuren aus den korkbildenden Zellen verschwunden und zugleich fast alle Stärke in den darunter liegenden Zelllagen aufgelöst. Die Zuckerreaktion tritt hier außerordentlich stark auf.

4. Im weiteren Verlauf verbreitet sich die Zone der zuckerführenden Zellen nach Innen fortschreitend immer mehr, bis sie die von Olufsen und Appel angegebene Breite erhält.

Nach diesen meinen Untersuchungsergebnissen muß ich mich den Angaben von Olufsen und Appel in jeder Beziehung anschließen, dagegen diejenigen von Friedrich für unrichtig erklären. Dementsprechend finden Reizreaktion, Reizperzeption und Verzuckerung der Stärke an derselben Stelle statt, nämlich an der Schnittfläche selbst.

Die Untersuchungen meiner Vorgänger ergänze ich dahin, daß etwa an die Schnittfläche heranreichende Gefäßbündel bei Anwendung der Zuckerreaktion weithin den roten Niederschlag der Kupferoxydulkörnchen zeigen. Damit wird einerseits die Ableitung des gebildeten Zuckers von der Schnittfläche weg handgreiflich bewiesen, anderer-

Bruno Kabus. Neue Untersuchungen über Regenerationsvorgänge bei Pflanzen. 12

seits zeigt das oben angemerkte Vorhandensein reichlichen Zuckers in den verkorkenden Zellen, das beinahe vollständige Fehlen desselben in den verkorkten Zellen, daß sowohl Olufsen wie Appel Recht haben: daß also der Zucker von der Schnittfläche aus sowohl teilweise abgeführt als auch teilweise zur Neubildung verwendet wird. Dies Verhalten darf zugleich als das von vornherein wahrscheinlichste bezeichnet werden.

In meinen Präparaten ließ sich aber erkennen, daß auch bei an der Luft operierten Kartoffeln keineswegs immer die völlige Zurückziehung der Stärke aus den zerstörten Zellen gelang. Vielfach blieben außerhalb der Verkorkungsschicht noch Stärkekörner liegen, deren Substanz damit aufgegeben wurde (Fig. 3). Dies hing mit der nach unbekanntem Bedingungen wechselnden Geschwindigkeit der Korkbildung zusammen.

Daß die Lösung der Stärke nicht durch den lebenden Zellinhalt bewirkt wird, wie Boehm¹⁾ will, sondern daß stets die fermentative Wirkung der Diastase auch in diesem Falle in Frage kommt, haben Arthur Meyer²⁾ und Chosłowski³⁾ bewiesen. Die Anschauung Boehms, welcher durch die exzessive Atmung der Kartoffel nach Verwundungen beweisen wollte, daß Kohlehydrat, infolge des Wundreizes vom Protoplasten gelöst, direkt veratmet würde, basiert auf unter Wasser, also mit Luftausschluß, gesetzten Verwundungen. Es wird gleich zu zeigen sein, daß bei völligem Abschluß der Luft von der Wundfläche die gesamten Stoffumlagerungen in den der Wunde benachbarten Zellen, insbesondere die Verzuckerung der darin enthaltenen Stärke, völlig unterbleiben und daß wir bei Würdigung aller Versuchsergebnisse schließlich wesentlich zu der Ansicht Appels kommen, daß die Korkbildung an der der Luft ausgesetzten Schnittfläche die Reaktion auf den beim Eindringen der Luft in die Wunde stattfindenden Reiz ist, daß die Verzuckerung der Stärke dagegen erst hierdurch angeregt wird und, soweit der Zucker nicht abgeführt wird, wesentlich dem Aufbau der neuen Membranen dient.

2. Untersuchung unter Wasser geschnittener Kartoffeln.

Daß Friedrich, welcher in der Verzuckerung der in der Nähe der Wundfläche befindlichen Stärke einen hauptsächlichsten Ausdruck des Wundreizes sieht, durchaus Unrecht hat, geht daraus hervor, daß die bezeichnete Stoffumlagerung bei unter Wasser geschnittenen Ob-

¹⁾ I. Boehm, Respiration der Kartoffeln. Botanisches Centralblatt, Band L, Nr. 7, Jahrgang XIII, 1892. Nr. 20.

²⁾ Arthur Meyer, Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena 1895. S. 228.

³⁾ Jannsz v. Chosłowski, Die Kartoffelpflanze. Dissertation Rostock 1906. S. 36 u. f.

jekten, also bei Luftabschluß, vollkommen ausbleibt. Wie später darzustellen sein wird, gelingt die zur völligen Verreinigung führende Verwachsung nur dann, wenn die Kartoffel unter Wasser operiert wurde. Bei der außerordentlich großen Zahl von derart behandelten Objekten, welche ich mikroskopisch untersucht habe, konnte nirgends auch nur eine Andeutung der den Schnitträndern entlang laufenden und die Verzuckerung der Stärke bezeichnenden durchsichtigen Zonen gesehen werden. Nur die in den zerschnittenen Zellen selbst enthaltenen Stärkekörner verschwanden auch in diesem Falle allmählich, jedoch nie vollständig.

Es liegt klar, daß der Wundreiz als solcher auch bei unter Wasser durchschnittenen Objekten vorhanden war, und daß allein die Einwirkung der Luft bei dieser Versuchsanordnung fehlte. Dementsprechend kann nicht der Wundreiz, sondern muß die Einwirkung der Luft den Anstoß zu der Verzuckerung der Stärke in den breiten von Olufsen, Appel und Friedrich geschilderten Zonen bilden.

§ 3. Die an der Schnittfläche beobachtete Bräunung.

Außer den vorher erwähnten Veränderungen an der Wundfläche ist noch die Bräunung derselben bemerkenswert, die schon von Lindemuth, nachher auch von Figdor beobachtet worden ist. Beide sagen, daß die Bräunung, am normalen Periderm der Knolle beginnend, sich nach innen bis in die Nähe des Cambiums fortsetze. Immer vor Erreichung des Cambiums aber werde die Wundfläche weiß, um nachher im Holzparenchym von neuem sich braun zu färben.

Auffallend ist hierbei, daß gerade das Cambium sich nicht bräunen solle, obwohl es doch unter den gleichen Verhältnissen wie die anderen Gewebe sich befindet. Eine Erklärung dieser höchst eigentümlichen Ausnahmestellung fehlt bei beiden Autoren.

Darüber, welche Gewebepartien sich braun färben, sind sich beide auch nicht einig. Lindemuth schreibt die braune Färbung „abgestorbenen Zellelementen“ zu, d. h. Elementen aus den beim Schnitt verletzten und dann abgestorbenen Zellen. Er läßt damit die Bräunung unabhängig von der Verwachsung sich entwickeln.

Dem widerspricht Figdor. Seiner Meinung nach besteht die gebräunte „Verbindungsline“ „aus dem zugrunde gegangenen Verwachsungsgewebe“¹⁾. Er nimmt an, daß zuerst eine Verwachsung durch Papillen eintritt, daß diese durch perikline Zellteilungen an den Wundrändern zerdrückt werden und nach ihrem Zugrundegehen sich bräunen. Die Braunfärbung an der Schnittfläche sei danach eine nötwendige Folge der Verwachsung. Daß sie auch ohne vor-

¹⁾ a. a. O. S. 197.

hergegangene Verwachsung auftreten kann, was Lindemuth annahm, verneint Figdor.

Es wäre demnach zu untersuchen gewesen:

1a. Ist die Sonderstellung des Cambiums bezüglich der Bräunung überhaupt vorhanden?

b. wodurch ist sie bedingt?

2. welche Teile der Gewebe färben sich braun?

3. wodurch ist die Bräunung dieser Partien bedingt?

Was die erste Frage, die Sonderstellung des Cambiums bezüglich der Bräunung, betrifft, so bin ich bei meinen Versuchen zu dem Ergebnis gekommen, daß es eine derartige Ausnahmestellung gar nicht einnimmt. Sondern auch hier tritt die Bräunung ebenso auf wie an den anderen Geweben der Kartoffel. Voraussetzung ist hierbei freilich, daß sie überhaupt auftritt. Daß nämlich das Vorkommen des Farbstoffes an ganz bestimmte Bedingungen geknüpft zu sein scheint, wird weiter unten gezeigt werden. Ist jedoch die Braunfärbung vorhanden, wie es bei an der Luft operierten Knollen stets vorkommt, so kann sie überall an der Schnittfläche auftreten, sie ist nicht auf einzelne Gewebe beschränkt.

Die Gewerbepartien aber, die sich bräunen, und damit komme ich zur zweiten Frage, sind eigentlich keine Gewebe, sondern lediglich Reste der beim Schnitt verletzten und abgestorbenen Zellen¹⁾, was auch Lindemuth gefunden hatte. Zwischen den beiden Wundflächen der an der Luft operierten Knollen sah ich, ebenso wie Figdor und Lindemuth, „Reste von abgestorbenen Zellen und Stärkekörnern, sodaß man niemals dazwischen . . . Hohlräume beobachten kann“²⁾. Daraus glaubte Figdor jedoch unbedingt folgern zu müssen, daß hier zunächst eine Verwachsung stattgehabt hat, das Verwachsungsgewebe dann aber durch perikline Zellteilungen an den Wundrändern zerdrückt sei. Die Zellreste, die man in den Präparaten auf der Operationsfläche sieht, sollen dem vernichteten Verwachsungsgewebe angehören. Diese Ansicht ist irrig. Denn entfernt man auf Präparaten von nicht zusammengewachsenen Kartoffeln die Stärke durch Hinzutun von Kalilauge, so sieht man unter dem Mikroskop an den dicht zusammenliegenden Wundrändern noch die Zellwände der durchschnittenen Zellen einander entgegenragen, oft sich sogar derart berühren, daß man glaubt, nur eine Zelle vor sich

¹⁾ Daß die Bräunung ein Zeichen des Todes ist, hat M. I. Schleiden (Beiträge zur Anatomie der Caeteen. Mémoires présentés à l'Académie impériale des sciences de St.-Petersbourg par divers savants. 1845. Tome IV), später Sachs (in landwirtschaftl. Versuchsstation II [1860] und Mez (Flora 1905, Bd. 94, S. 120) festgestellt.

²⁾ Figdor a. a. O. S. 197.

zu haben, während es in Wirklichkeit die Reste von zwei bei der Operation durchschnittenen Zellen sind. Wie sollte sich hier Verwachsungsgewebe bilden können? Figdor mußte aber die Ansicht Lindemuths verwerfen, weil er die ganzen Zelleiber der verletzten Zellen, auch die Wandreste, von den gesunden, unverletzten Zellen resorbiert werden läßt und diese Resorption nach ihm an der Wundfläche immer, ohne Ausnahme, die Papillenbildung und damit die Verwachsung bewirkt.

Endlich bleiben noch die Bedingungen für die Bräunung zu finden übrig. Hierüber existieren nur wenige und unbestimmte Angaben bei Küster¹⁾. Die Berührung mit der Luft, Zerstörung der Leitungsbahnen und deren Konsequenzen oder irgend ein anderer Faktor kann seiner Meinung nach die Färbung herbeiführen.

Bei den an der Luft geschnittenen Kartoffeln konnte die Bräunung der Wundfläche stets beobachtet werden; dagegen fehlte sie sehr oft, wenn auch nicht immer, bei den unter Luftabschluß operierten Knollen; niemals war sie bei den Versuchen mit Kartoffelzylindern bemerkbar, wo allein der Luftabschluß vollkommen war. Daraus geht hervor, daß auch die Bräunung der Schnittfläche ebenso wie die Korkbildung nur durch den Luftzutritt bewirkt wird. Mit Hilfe von Guajakharzlösung konnten in den Knollen auch Oxydasen nachgewiesen werden.

Aus dem Gesagten folgt, daß nicht die Zerstörung der Leitungsbahnen oder irgend ein anderer Faktor, sondern allein die Berührung mit der Luft die Bräunung in den abgestorbenen Zellen verursacht hat.

§ 4. Die an der Schnittfläche auftretenden Regenerationsvorgänge und ihre Beziehung zur Verwachsung der Operationsstellen.

Im Jahre 1875 erregten Versuche, die zur Züchtung neuer Kartoffelsorten von Oehmichen²⁾ in Jena und F. v. Gröling²⁾ in Lindenbergl bei Berlin angestellt worden waren, die Aufmerksamkeit weiterer Kreise. Beide entfernten aus der „Mutterknolle“, wie Oehmichen die zur Unterlage bestimmte Knolle nennt, sämtliche Augen und setzten in einen Augenausschnitt ein entsprechend großes Augenstück einer anderen Kartoffel ein. Das eingesetzte Auge wurde mit Bast befestigt und die so behandelte Knolle in den Boden gelegt.

Das Ergebnis von Oehmichen war, abgesehen von den verfaulten Knollen, daß die Mutterknolle aus übersehenen Augen oder

¹⁾ a. a. O. S. 58 u. f.

²⁾ Die Kartoffel und ihre Kultur. Amtlicher Bericht über die Kartoffel-Ausstellung zu Altenburg vom 14. bis 24. Oktober 1875 und ihre Ergebnisse. Berlin 1876.

aus Adventivknospen Sprosse entwickelte, die eingesetzten Augen dagegen ausgefault waren. „Eine Verwachsung der Pflöpfflächen beider Sorten hatte nie stattgefunden, sondern beide waren durch eingetretene Korkbildung an den Seitenflächen voneinander abgeschlossen.“

Einen günstigeren Erfolg hatte F. v. Gröling, der eine kleine Knolle präsentieren konnte, welche angeblich das auf die gleiche Weise gewonnene „Kreuzungsprodukt“ darstellte.

Beide Autoren wandten das gleiche Verfahren des Pfropfens an, beide haben verschiedene Ergebnisse. Selbst wenn man den Angaben v. Grölings zustimmt, ist damit noch nicht die Frage geklärt, ob zwei mit ihren Wundflächen aneinander gelegte Knollenstücke verwachsen oder nicht, da eventuell auch aus einem nicht angewachsenen Auge, wenn dasselbe genügend Reservestoffe mitbekommt, eine neue Pflanze sich entwickeln kann.

Schon Taylor¹⁾ gibt an, daß bei gepfropften Knollen wirklich eine Vereinigung der Rinde des eingesetzten Auges mit der der Unterlage stattgefunden habe. Eine mikroskopische Untersuchung der Wundflächen ist von ihm jedoch nicht vorgenommen worden. Auf die Verwachsung schließt er daraus, daß beide Teile eine Belastung von zwei Pfund ertrugen, ohne sich voneinander zu lösen.

Die erste genauere Untersuchung ist von Lindemuth ausgeführt worden, „um die Art der Verwachsung einer nach Möglichkeit genauen Prüfung zu unterziehen“²⁾.

An mikroskopischen Präparaten, die dieser Autor dem Gefäßring operierter Knollen entnahm, konnte er eine stattgefundene Verwachsung feststellen. „An einigen Punkten, meist in der Cambialzone, wird die braune Färbung³⁾ unterbrochen, die Korkwandungen verschwinden, das lebende Zellgewebe beider Hälften zeigt sich innig verschmolzen und die Verbindungslinie vielfach von Gefäßbündelgruppen und einzelnen Spiralgefäße führenden Gefäßbündeln überbrückt“⁴⁾.

Die wirklich eingetretene Verwachsung zweier Kartoffeln bekräftigt Lindemuth, ebenso wie Taylor, ferner durch eine lange Reihe von Zerreißungsversuchen. Die Untersuchung der auseinander gerissenen Flächen ergibt, daß sich der Bruch des Zellgewebes zuerst in der Nähe der Vegetationspunkte, mit der fortschreitenden Zeit auch im Gefäßbündelring und schließlich in Rinde und Mark zeigt. Daraus folgert er: „Alle Pfropfungen werden am erfolgreichsten bewirkt zwischen gleich großen Knollen. Bei Pfropfung ungleich großer Knollen kommt es allein darauf an, daß bei der Vereinigung die Cambial-

1) Botanische Zeitung 1869, Nr. 22. 2) a. a. O. S. 913.

3) Gemeint ist die braune Färbung der Wundfläche.

4) a. a. O. S. 914.

zonen sich in möglichst vielen Punkten decken. Ob dabei die Schnittfläche einer oder der andern Knolle teilweise ungedeckt bleibt, ist vollkommen gleichgültig¹⁾.

Wie unzuverlässig dieses Verfahren ist, darauf macht schon Figdor aufmerksam. Lindemuth gründet seine bezüglichlichen Folgerungen zu sehr auf den makroskopischen Befund der Objekte, während hier allein das Mikroskop entscheiden sollte.

So ist es auch zu erklären, daß wichtige Tatsachen beim Zustandekommen der Verwachsung Lindemuth entgangen sind. Gegenüber den früheren Pfropfversuchen ist bei ihm aber insofern ein Fortschritt zu konstatieren, als er eindeutig die Frage beantwortet, ob eine Verwachsung der Kartoffelhälften möglich ist.

Figdor hat die mikroskopischen Untersuchungen, die von Lindemuth begonnen waren, weiter fortgesetzt. Insbesondere hat er seine Aufmerksamkeit auf das die beiden Knollenhälften verbindende Verwachsungsgewebe gerichtet und die einzelnen Zellen und die in ihrem Innern sich abspielenden Vorgänge mit Hilfe chemischer Reagentien eingehender studiert.

Daneben hat er aber die experimentelle Seite nicht ganz vernachlässigt und glaubt „zwei allgemeine Bedingungen gefunden zu haben, unter denen allein eine Verwachsung eintreten kann.

1. Damit eine Verwachsung eintrete, muß ein kleiner Zwischenraum zwischen den verletzten Geweben liegen, so daß sich die neu auftretenden Zellen genügend entwickeln können, ohne dabei von dem normalen Gewebe beengt zu sein,

2. darf ein gewisses Maß der Transpiration nicht überschritten werden²⁾.

Außer diesen allgemeinen (sich nicht allein auf *Solanum tuberosum* beziehenden) Thesen muß ich noch erwähnen, daß der Autor keine Verwachsung, auch nicht den Beginn der Neubildung beobachten konnte, wenn er gepfropfte Knollen in einer Temperatur von $+4^{\circ}$ bis $+6^{\circ}$ C. liegen ließ.

Dieser Umstand und die Beobachtung, daß die Bildung des Verwachsungsgewebes am Anfang des Winters längere Zeit dauerte als zu Beginn des Frühlings, führte ihn darauf, „die Bedingungen zu ermitteln, unter denen eine dauernde Verwachsung eintreten könnte. Jedoch war mein Bemühen in dieser Richtung erfolglos³⁾.

Anknüpfend an diese Beobachtungen will ich meine eigenen folgen lassen.

1) a. a. O. S. 920.

2) a. a. O. S. 188.

3) a. a. O. S. 184.

1. Experimenteller Teil.

a. Die Versuche mit an der Luft geschnittenen Kartoffeln.

Der allgemein anerkannte Satz, daß die Vegetationspunkte als Anziehungszentren für Baustoffe wirken, je nach ihrer Lage stärker oder schwächer¹⁾, hat seine Begründung in den korrelativen, von den Knospen auf die fertigen Gewebe ausgeübten Einflüssen. Die Fragestellung meiner Versuche war, ob diese Korrelationen auch noch einen weiteren Ausdruck finden und sich auf das Anwachsen beziehen, ob zwei Knollenhälften zusammenwachsen, wenn sie Knospen, „Augen“ haben; ob die Verwachsung unterbleibe, sobald aus beiden Hälften die Augen herausgebohrt sind.

Die Kartoffelsorten, die mir bei meinen Versuchen zur Verfügung standen, waren folgende: Juwel, Schneeflocke, Blanke I, Magnum bonum, Weltwunder (rot) und Blaue (sogenannte „Graudenzer“).

Von mehreren Kartoffeln jeder Sorte entfernte ich alle Augen, durchschnitt die Knollen und band dann zwei Stücke von verschiedenen Sorten, aber mit gleich großer Schnittfläche, mit Lindenbast zusammen. Hierbei führte ich zunächst nur wenige der Kombinationen aus, die unter den sechs Sorten möglich sind.

In derselben Weise behandelte ich andere Kartoffeln, bei denen kein Auge entfernt worden war. Abweichend von Lindemuth und Figdor durchschnitt ich diese Knollen jedoch so, daß der Schnitt nie durch ein Auge hindurehging, da es mir nicht darauf ankam, aus den gepfropften Knollen „neue Sorten“ zu züchten.

Die Kartoffeln dieser ersten Versuchsreihe öffnete ich nach 12 bis 14 Tagen und fand folgendes: Hatte ich Stücke mit Augen zusammengebunden, so waren alle (15) zusammengewachsen, Stücke ohne Augen (9) dagegen fielen sogleich beim Lösen des Bastes auseinander, waren also nicht zusammengewachsen.

Diesen ersten Versuch wiederholte ich sofort in größerer Ausdehnung, indem ich jetzt fast alle Kombinationen unter den sechs Sorten ausführte. So erhielt ich folgende kleine Tabelle:

	verwachsen	nicht verwachsen
1. Solanum tuberosum mit Augen verbunden mit Solanum tuberosum mit Augen	142	1
2. Solanum tuberosum ohne Augen verbunden mit Solanum tuberosum mit Augen	14	11
3. Solanum tuberosum ohne Augen verbunden mit Solanum tuberosum ohne Augen	0	20

1) cf. K. Goebel, Organographie der Pflanzen. I, § 4, 4.

Aus dieser Tabelle ersieht man, daß tatsächlich das Zusammenwachsen zweier Kartoffeln davon abhängig zu sein scheint, ob die zusammengebundenen Knollenteile Augen haben oder nicht. Dies hatte auch schon der Vorversuch ergeben.

Unter beiderseits mit Augen versehenen Objekten befindet sich nur eins, bei dem die Verwachsung nicht eingetreten war. Diese nicht zusammengeheilte Kartoffel ist deswegen zu vernachlässigen, weil sich auf den Wundflächen Fäulniserscheinungen bemerkbar machten, die wahrscheinlich das Verwachsen verhindert hatten.

Vergleicht man 1 mit 3, so scheint es ganz evident zu sein, daß das Vorhandensein der Knospen für das Anwachsen bestimmend ist. Von den 20 augenlosen Knollen ist auch nicht eine einzige verwachsen, obwohl sie denselben Bedingungen unterlagen, wie die unter 1 erwähnten.

Nur wenn man die Zahlen betrachtet, die bei der zweiten Serie angeführt sind, tauchen leise Zweifel auf. Man muß sich fragen: Wie ist es möglich, daß ein augenloses Stück verbunden mit einem solchen mit Knospe einmal anwächst, das andere Mal nicht?

Die Erklärung, daß (bei wechselnden relativen Größenverhältnissen der beiden Komponenten) das eine Mal, wenn beide Hälften zusammenwachsen, das augenlose Stück die Unterlage, die Knolle mit Auge das Pfropfreis bildet, und daß das Umgekehrte der Fall ist, wenn beide nicht verwachsen, scheint recht unwahrscheinlich zu sein, weil die verwachsenen Knollen ebenso zahlreich sind, wie die nicht verwachsenen und ein in Größenverhältnissen bestehender Unterschied nicht zu beobachten war. Der Grund dieser Erscheinung wird später angegeben werden.

Den besprochenen Versuch variierte ich in dreifacher Beziehung:

Einmal legte ich zwischen zwei Knollenhälften noch eine Scheibe einer anderen Knolle. Hierbei ergab sich folgendes Resultat.

	Scheibe auf beiden Seiten angewachsen	Scheibe einseitig angewachsen	Scheibe überhaupt nicht angewachsen
1. Sol. tub. mit Auge und Scheibe ohne = =			
Sol. tub. mit = . .	25	2	0
2. Sol. tub. mit Auge und Scheibe mit = =			
Sol. tub. mit = . .	8	0	0
3. Sol. tub. ohne Auge und Scheibe ohne = =			
Sol. tub. mit = . .	0	4	5
4. Sol. tub. ohne Auge und Scheibe ohne = =			
Sol. tub. ohne = . .	0	0	6

Das Ergebnis ist bei diesem Versuch ein ähnliches wie bei dem vorigen. Während 2 und 4 auf einen Einfluß des Auges hinweisen, ist dies Verhältnis bei 3 wieder unbestimmt.

In einer weiteren Versuchsreihe verpflanzte ich nur kleine Stücke der einen Knolle auf die andere. Fünf kleine Stücke mit Auge wuchsen ein, fünf ohne Knospe nicht.

Schließlich setzte ich in ein augenloses Kartoffelstück ein fremdes Auge und verband das Ganze mit einer anderen Kartoffel. Von fünf Augen waren drei eingewachsen, die beiden Kartoffelhälften waren dagegen stets aneinandergeheilt.

Fassen wir die Ergebnisse all dieser Versuche zusammen, so müssen wir sagen, daß sich der Einfluß des Auges bei der Verwachsung nicht eindeutig und einwandfrei nachweisen läßt.

b) Die Versuche mit unter Wasser geschnittenen Kartoffeln.

Wie ich schon früher gesagt habe, trat bei fast allen Kartoffeln an der Operationsfläche Kork auf, der die Entscheidung des Zusammengewachsenseins sehr erschwerte. Hierauf komme ich noch bei Besprechung der anatomischen Ergebnisse zurück.

Da ich annahm, daß gerade das Auftreten des Korkes die Bildung der Papillen und damit die Verwachsung der Wundfläche beschränkt habe, operierte ich die Kartoffeln von jetzt ab nur noch in physiologische Kochsalzlösung unter Luftabschluß, wodurch die Bildung des Wundperiderms verhindert und dementsprechend die der Papillen begünstigt wird.

Das Resultat dieser Versuchsanordnung war beachtenswert.

Die erste Versuchsreihe mit Kartoffeln, die ich operiert in physiologischer Kochsalzlösung liegen ließ, verfaulte, bevor eine eingehende Untersuchung zugänglich war.

Die übrigen weiterhin in physiologischer Kochsalzlösung operierten Knollen behandelte ich so, wie es oben bei Besprechung der Korkbildung angegeben worden ist. Es ergaben sich folgende Tabellen:

I. Untersucht nach 7 Tagen.

	zusammen- gewachsen	nicht zusammen- gewachsen
1. Sol. tub. mit Augen und Sol. tub. mit Augen	8	0
2. " " ohne " " " " ohne "	5	2
3. " " ohne " " " " mit "	6	1

II. Untersucht nach 12 Tagen.

1. Sol. tub. mit Augen und Sol. tub. mit Augen	9	0
2. " " ohne " " " " ohne "	6	1
3. " " ohne " " " " mit "	4	0

III. Untersucht nach 16 Tagen.

1. Sol. tub. mit Augen und Sol. tub. mit Augen	12	0
2. " " ohne " " " " ohne "	12	0
3. " " ohne " " " " mit "	8	0

IV. Untersucht nach 22 Tagen.

1. Sol. tub. mit Augen und Sol. tub. mit Augen	16	0
2. " " ohne " " " " ohne "	6	0
3. " " ohne " " " " mit "	9	0

Zusammenfassung.

1. Sol. tub. mit Augen und Sol. tub. mit Augen	45	0
2. " " ohne " " " " ohne "	29	3
3. " " ohne " " " " mit "	27	1

Was die zwei augenlosen, nicht verwachsenen Knollen in der Tabelle I. betrifft, so sind sie in einem zu frühen Stadium untersucht worden. Denn von den 12 knospenlosen Stücken in III. sind alle zusammengeheilt und ebenso bei IV. Dieselbe Erklärung trifft auch für die unter I, 3 und II, 2 erwähnten Kartoffeln zu.

Daraus ergibt sich für die Zahlen in der Zusammenfassung, daß nur die links stehenden zu berücksichtigen, die rechts dagegen zu vernachlässigen sind.

Und aus diesen Zahlen folgt wiederum, daß das endliche Zustandekommen des Zusammenwachsens zweier Kartoffeln unabhängig ist von der Knospe, weil auch knospen-, augenlose Stücke zusammenwachsen.

Mit diesem Ergebnis ist freilich erklärt, warum die an der Luft operierten Knollen das in der ersten Tabelle unter 2. angeführte Resultat zeitigen konnten. Die Unentschiedenheit in ihrem Verhalten deutete darauf hin, daß irgend welche Umstände das Zusammenwachsen verhindert haben müßten. Im anatomischen Teil wird gezeigt werden, daß allein die Korkbildung diesen Fehler verursacht hatte.

Es sind demnach die Ergebnisse, die mit an der Luft operierten Knollen erzielt worden waren, für die weitere Betrachtung von keiner Bedeutung mehr.

Weil Figdors Resultat nur auf Versuchen mit Knollen, die an der Luft geschnitten sind, beruht, so ist erwiesen, daß der von ihm bezüglich der Verwachsung der Kartoffeln aufgestellte Leitsatz, „bei der Kartoffelknolle haben wir eine Verwachsung mit darauf folgender Peridermbildung“¹⁾, als falsch zu verwerfen ist.

Aus dem Vergleiche der Tabelle I und II mit III und IV geht ferner die wichtige Tatsache hervor, daß die augenlosen Stücke längere

¹⁾ a. a. O. S. 199.

Zeit zum Verwachsen gebrauchen, als die mit Augen versehenen. Wenn dann noch während dieser Zeit die Luft ungehindert zu der Operationsfläche hinzutreten und die Ausbildung des Korkgewebes bewirken kann, bevor die Vereinigung der Wundflächen durch Papillen erfolgt ist, so ist es verständlich, warum keine an der Luft operierte augenlose Knolle zusammenwachsen konnte.

Das Zusammenwachsen an sich ist nicht durch das Vorhandensein des Auges bedingt. Dies läßt sich noch auf einem andern Wege bestätigen. Aus unter Wasser operierten Knollen mit Augen entfernte ich die Knospen nach verschiedener Zeit und verstrich die Wunde mit Baumwachs. Durch Vergleich mit andern Objekten stellte ich den jeweiligen augenblicklichen Verwachsungszustand der Knollen fest, deren Augen ich entfernen wollte.

In der folgenden Tabelle ist die Kontrollkartoffel stets an dem Tage untersucht worden, an dem aus den Versuchsobjekten die Augen entfernt wurden.

	An- gewachsen nach	Kontrollkartoffel
3 Sol. tub. mit entfernten Augen	21 T.	3 Tage nach der Operation nicht verwachsen
4 " " " " "	16 "	4 Tage nach der Operation nicht verwachsen
6 " " " " "	14 "	5 Tage nach der Operation nicht verwachsen
2 " " " " "	15 "	6 Tage nach der Operation nicht verwachsen
4 " " " " "	5 "	11 Tage nach der Operation verwachsen

Obwohl die ersten 15 Kartoffeln noch nicht verwachsen waren, als ich die Augen entfernte, hat das Fehlen der Knospen das Zusammenwachsen nicht verhindert, ein weiterer Beweis für die Richtigkeit obigen Satzes.

c. Dauer der Verwachsung.

Im vorliegenden Abschnitt ist darauf hingewiesen worden, daß die augenlosen Objekte längere Zeit zum Verwachsen gebrauchen als die mit Augen. Der Zeitunterschied beträgt 10 bis 16 Tage. Die Beschleunigung des Verwachsungsprozesses, die auf der Anwesenheit des Auges beruht, läßt sich auch bei den zuletzt geschilderten Versuchen nachweisen. Während in der letzten Reihe die Kontrollkartoffeln, d. h. die Knollen mit Knospen, 11 Tage nach der Operation schon verwachsen waren, konnte bei augenlosen Objekten der vorhergehenden Reihen eine Vereinigung der Schnittflächen erst wesentlich später festgestellt werden.

Wenn nun auch das endliche Zusammenwachsen der gepfropften Knollen nicht durch das Vorhandensein des Auges bedingt ist, so ist doch unzweifelhaft, daß vorhandene Knospen das Anwachsen beschleunigen.

Alle bisherigen Versuche wurden im Zimmer bei einer mittleren Temperatur von $+18^{\circ}$ C. ausgeführt. Daß die Neubildung von Zellen und damit das Verwachsen von der Temperatur abhängig ist, hat schon Figdor gezeigt.

Seinen Versuch wiederholte ich. Die dazu bestimmten Knollen ließ ich in einer Zimmertemperatur von $+5^{\circ}$ C. liegen, die Kontrollkartoffeln bei ungefähr $+18^{\circ}$ C. Als ich nach 24 Tagen den Versuch beendigte, ergab sich, daß keine der Knollen, die im kalten Zimmer gelegen hatten, Papillenbildung zeigte, die Kontrollkartoffeln dagegen vollständig verwachsen waren; damit sind die Angaben Figdors bestätigt.

Fassen wir alle bisher dargestellten Versuchsergebnisse zusammen, so folgt:

Das endliche Zusammenwachsen zweier Kartoffeln ist zwar nicht durch das Vorhandensein der Knospe bedingt, es wird aber durch vorhandene Augen wesentlich beschleunigt; niedrige Temperatur vermag selbst bei Objekten mit Knospe das Verwachsen zu verhindern.

d. Die Versuche mit Kartoffelzylindern.

Fraglich ist jetzt noch, ob alle lebenden Gewebe gleichmäßig in den später darzustellenden Regenerationsvorgang eintreten, oder ob einzelne Partien des Querschnittes dabei bevorzugt sind.

Nach den Untersuchungen von Lindemuth, denen in dieser Beziehung auch Figdor gefolgt ist, soll die Papillenbildung und damit die Verwachsung stets von vorhandenem Cambium abhängig sein. Ein solches ist, wenn auch, wie die übrigen Zellen der Gewebe als Lagerstätte für die Baustoffe benützt und deshalb nicht auf den ersten Blick kenntlich, bei der Kartoffel an der Grenze von Holzkörper und Rinde vorhanden.

Da für meine Untersuchungen die Frage nach dem Ausgangspunkt der Verwachsungen von großer Bedeutung war, habe ich zunächst die Lindemuth'schen Angaben nachgeprüft. Ich bin in der Weise vorgegangen, daß ich mit einem scharfen Korkbohrer aus großen Kartoffeln — es war besonders die Sorte *Magnum bonum* — 1,5 cm dicke Zylinder ausgestoßen habe. Diese enthielten nur an ihrem oberen und unteren Ende Cambium, im übrigen waren sie allein von Xylem gebildet.

Diese Zylinder ließ ich in der feuchten Kammer einige Tage an der Luft liegen, bis sie von einer kontinuierlichen Wundkorkschicht

überzogen waren, schnitt dieselben dann in verschiedener Länge durch und fügte sie wieder zusammen.

Die Operation wurde aus den früher besprochenen Gründen unter Wasser vorgenommen. Gleichfalls unter Wasser wurde ein fest-schließender Kautschukring über die Operationsstelle gelegt; dadurch wurde einerseits der Zutritt der Luft zu der Operationsstelle dauernd verhindert, andererseits wurden die Stücke im Zusammenhang gehalten.

Wurden die Versuchsobjekte nun wieder an die Luft unter der Glasglocke gebracht, so zeigten sie nach ca. acht Tagen, soweit nicht Fäulnis eingetreten war, vollkommene Verwachsung ihrer Schnittflächen. Hervorzuheben ist jedoch, daß diese nur dann eintrat, wenn eine der Schnittflächen ein Gefäßbündel getroffen hatte.

Die feinen, durch ihre Tracheiden kenntlichen Gefäßbündel verlaufen bei der Kartoffel derart, daß mehrere büschelförmig von jedem Auge ausgehen und nach dem Zentrum der Knolle bis zu einem in einiger Entfernung im Innern des Cambiums liegenden Gefäßbündelring ausstrahlen.

Diese Gefäßbündel sind die Stellen, von denen aus die Verwachsung der Schnittflächen beginnt, während das Cambium mit der Verwachsung nichts zu tun hat. Ich habe viele Zylinder aneinandergeheilt, deren Vereinigungsflächen keine Spur von Cambium enthielten. Daß die Gefäßbündel für das Eintreten der Verwachsung bestimmend sind, geht daraus hervor, daß ich niemals eine solche gefunden habe, wenn nicht wenigstens eine Schnittfläche ein Gefäßbündel enthielt.

Damit ist die Unhaltbarkeit der Angaben Lindemuths, welchen auch Figdor folgt, bezüglich der bestimmenden Rolle, die das Cambium bei den Regenerationsvorgängen der Kartoffel spielen soll, bewiesen.

Ich weise darauf hin, daß Vöchting¹⁾ bei seinen Regenerationsversuchen mit der Runkelrübe zu dem Ergebnisse gekommen war, daß die Papillenbildung und überhaupt das Zusammenwachsen getrennt gewesener Teile nur abhängig ist von dem Vorhandensein teilungsfähigen Gewebes. Dies stimmt mit meinen später darzustellenden Regenerationsversuchen bei *Tradescantia* vollkommen überein, wo das ganze Grundgewebe die Fähigkeit der Papillenbildung und damit die der Verwachsung besitzt. Auch bei der Kartoffel sind alle Parenchymzellen an sich verwachsungsfähig. Der Anstoß zur Papillenbildung und damit zur Regeneration geht aber bei der Kartoffel stets von einem Gefäßbündel aus; ist ein solches im Schnitt nicht vorhanden, so verwachsen die an sich teilungsfähigen Zellen des Grundgewebes nicht.

¹⁾ a. a. O. S. 82.

2. Anatomisch-histologischer Teil.

a. Die Papillen, ihre Entstehung und die Verwachsung der Operationsstelle.

Die Art und Weise, in welcher die Vereinigung von Pfropfreis und Unterlage erfolgt, wurde von Vöchting zuerst bei der Runkelrübe, *Beta vulgaris*, beobachtet. Die Übereinstimmung der bei der Kartoffel eintretenden Regenerationsverhältnisse mit jenen hat bereits Figdor konstatiert.

Betrachtet man die Operationsflächen von zwei verwachsenen Kartoffeln unter dem Mikroskop, so sieht man, daß die Verwachsung durch papillenartige Zellen bewirkt wird, die gegeneinander vorgewachsen sind (Fig. 4). Die Papillen entstehen in der Weise, daß

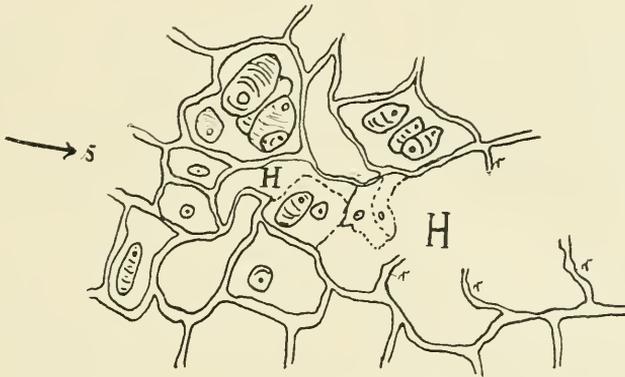


Fig. 4.

Papillenbildung an der Wundfläche von zwei verwachsenen Kartoffeln. H. Hohlraum; r. Wandreste von durchschnittenen Zellen. (Vergr. 60.)

einzelne der unverletzt gebliebenen Zellen, welche der Schnittfläche direkt anliegen, ihre Wände vorwölben. Dann tritt weitere Streckung und auch Teilung der vorgewölbten Zellen ein; sobald die Papillen sich berühren, beginnen sich ihre anfangs gerundeten Oberflächen infolge des gegenseitigen Druckes abzuplatten und an der Berührungsstelle zu verwachsen. Derartige herangewachsene Papillen bestehen gewöhnlich aus mehreren Zellen; sie schließen sich in ihrem Wachstum den vorhandenen Unebenheiten der Schnitte an und haben oft verbogene und sonderbare Gestalt. Das Ergebnis des Wachstums ist zunächst eine innige Verzahnung der neu entstandenen Papillengewebe an den Schnittflächen.

Es ist bekannt, daß diese Verhältnisse auch schon von Hanstein¹⁾ beobachtet und das Regenerationsgewebe als „Blastogen“

¹⁾ Hanstein, Beiträge zur allgemeinen Morphologie der Pflanzen. Bot. Abhandlungen, Bonn 1892, Bd. 4. Wehrverfahren gegen Verwundungen und Verstümmelungen, S. 136.

bezeichnet worden sind; der Hinweis Vöehtings¹⁾ (er nennt die Papillen direkt „haarartige Bildungen“) auf die Analogie mit Haaren liegt auf der Hand. In dem Gewebe, welches die Vereinigung zweier Wundränder bewirkt, haben wir eine genaue Analogie der Gewebe, welche die Fruchtfächer z. B. der Citrus-Arten erfüllen.

Aus dem Gesagten folgt, daß man nur dann von einer „Verwachsung“ reden darf, wenn an den Operationsflächen von Reis und Unterlage Papillen vorhanden sind und sich diese nicht nur berühren, sondern auch dauernd verzahnen. Dagegen ist keine Verwachsung eingetreten, wenn die Papillen sich nicht berühren oder in jugendlichem Stadium verkorkt oder überhaupt nicht vorhanden sind. Sämtliche drei Fälle kommen bei *Solanum tuberosum* vor.

Beginnen wir mit dem letzten Fall, so war schon früher darauf hingewiesen worden, daß an der Luft operierte Knollen auf den Wundflächen Kork bilden. Sind mehrere der Wundfläche parallele Zellwände verkorkt, was oft in wenigen Tagen erfolgt, so ist den darunter liegenden Zellen die Möglichkeit genommen, Papillen auszubilden und die Verwachsung einzuleiten. Das Korkgewebe bildet bald einen festen, panzerartigen Abschluß der inneren Zellen nach außen hin.

Hierauf und auf den Umstand, daß die augenlosen Stücke etwas langsamer anwachsen als die mit Augen (vgl. Tabelle I bis IV der unter Wasser operierten Kartoffeln), ist es in letzter Linie zurückzuführen, daß keine der an der Luft operierten Knollen ohne Knospe jener Tabelle verwachsen war.

Geht dagegen die Peridermbildung an der Schnittfläche nur langsam vor sich, so lassen sich zwei Fälle unterscheiden:

Einmal können die unverletzten Zellen in Zellteilung eintreten und Papillen daraus hervorgehen, die bei fortsehreitender Verkorkung der Wundfläche ebenfalls in den Bereich der Verkorkung hinein bezogen werden können, bevor eine Verwachsung mit den Papillen der gegenüberliegenden Operationsfläche möglich war. Die Zellen unter ihnen verkorken fast immer.

Andererseits können unverkorkte Papillen der einen Wundfläche mit solchen der andern verwachsen und Korkzellen einschließen. In diesem Fall erscheinen die Wände der Korkzellen sehr gefaltet und zusammengedrückt; diese Zellen selber sind inhaltsleer. Daß man es hier wirklich mit Kork zu tun hat, zeigt die Sudan-Reaktion, obwohl vor Anwendung dieses Reagenzes die betreffenden Zellwände die Korkbräunung nicht wahrnehmen ließen. Man wird wohl nicht fehlgehen in der Annahme, daß die von Vöehring für die Runkelrübe

¹⁾ H. Vöehring, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen 1908, S. 90 u. f.

beschriebenen und abgebildeten Zellen¹⁾ auch solche Korkeinschlüsse in lebendem Gewebe sind.

Daß aber die Korkzellen allein um an der Wundfläche abgestorbenes Gewebe gebildet werden, was Vöchting behauptet²⁾, ist für *Solanum tuberosum* nicht zutreffend. Wie früher dargelegt worden ist, schließt der Kork das gesunde Gewebe von Luftblasen ab, die an den Operationsflächen haften bleiben. Niemals habe ich bei meinen Versuchsobjekten gesehen, daß bei Luft-Abschluß Gruppen nicht verwundeter Zellen an der Wundfläche zugrunde gegangen und durch Kork umschlossen waren.

Am wichtigsten ist der Fall, in dem auf der Operationsfläche die Peridermbildung ganz unterbleibt und die Kartoffeln vollständig verwachsen. Er zeigt uns, daß bei der Kartoffelpfropfung Reis und Unterlage ganz verwachsen können, ohne daß das Verwachsungsgewebe durch ein Periderm auf beiden Seiten von dem tiefer gelegenen Gewebe getrennt wird, was Figdor³⁾ behauptet hatte. Träte die nachträgliche Korkbildung und Zerstörung des Verwachsungsgewebes wirklich ein, so könnte man nur von einer Verkittung zwischen Reis und Unterlage reden.

b. Ferneres Verhalten der bei der Operation verwundeten Zellen.

Was zunächst das Verhalten der Wände der bei der Operation verwundeten Zellen betrifft, so ragen diese einige Zeit nach außen, legen sich jedoch über kurz oder lang den gesunden Zellen an, was schon Vöchting⁴⁾ für die Runkelrübe, Strasburger⁵⁾ für die Kartoffel erwähnt. Eine Resorption der Zellreste, wie sie Figdor⁶⁾ beobachtet haben will, findet nicht statt. Die Vereinigung der Zellreste mit den gesunden Zellen kann manchmal derart innig sein, daß von den Resten kaum eine Spur zu sehen ist. Oft gelingt es erst bei Anwendung sehr starker Vergrößerung sie dicht an den Wänden lebender Zellen aufzufinden. Einmal freilich konnte ich solch einen Rest auf einer Papille beobachten. Ob die von Vöchting⁷⁾ an den gemeinschaftlichen Wänden zweier Papillen gesehenen unregelmäßigen Verdickungen nicht auch solche Wandreste sind?

1) Vöchting, Transplantation a. a. O. S. 112.

2) Vöchting, Transplantation a. a. O. S. 115.

3) a. a. O. S. 197.

4) Vöchting, Transplantation a. a. O. S. 118 u. Tafel IX, 6.

5) E. Strasburger, Das botanische Praktikum, Jena. 4. Aufl. S. 279.

6) a. a. O. S. 185/186.

7) Vöchting, Transplantation a. a. O. S. 114, 115 u. Tafel VIII.

Bezüglich der übrigen Zellreste wirkt Vöchting¹⁾ zwar die Frage auf, ob sie nicht resorbiert werden könnten, geht jedoch nicht näher auf die Frage ein.

Frank²⁾ gibt an, daß bei jeder Verletzung die verletzten Zellen getötet werden.

Aus meinen früheren Ergebnissen — es kommen hier besonders die unter Wasser ausgeführten Versuche in Betracht — geht hervor, daß auch der tote Inhalt der verletzten Zellen von der Kartoffel gewöhnlich aufgegeben wird. Auf den Operationsflächen fanden sich fast stets Reste der durchgeschnittenen Zellen.

Dagegen wird nach den Untersuchungen von Verworn³⁾ und Jensen⁴⁾ bei Protozoen das Protoplasma von durch Operation verletzten Zellen von den gesunden resorbiert, und es ist nicht einzusehen, weshalb ein gleiches Verhalten nicht auch in Geweben eintreten soll. Direkt nachweisbar ist es allerdings, wenn völlige Verwachsung eingetreten ist, nicht.

e. Diskussion des die Regenerationsvorgänge einleitenden Reizes.

Die letzten Ursachen der Regeneration glaubt Billroth⁵⁾ darin gefunden zu haben, daß die zu resorbierende Substanz der verletzten Zelleiber „gleichsam als formativer Reiz auf das übrige gesunde Gewebe wirkt“.

Wenn diese Hypothese richtig wäre, müßten bei der Kartoffel alle Veredelungen gelingen, also auch die Zylinder zusammenwachsen, deren Operationsflächen keine Gefäßbündel enthalten. Das trifft aber, wie wir früher gesehen haben, nicht zu. Die Zylinder sind nicht zusammengewachsen, obwohl auch ihr gesundes Gewebe Substanz der verletzten Zellen zu resorbieren gehabt hatte. Die Erklärung Billroths ist demnach zu verwerfen.

Aus dem gleichen Grunde fällt auch die eine Hypothese Figdors, daß im Marke ein lückenloser Verband zwischen den beiden Knollenhälften deswegen nicht hergestellt werden kann, weil die „einzelnen

1) Vöchting, Transplantation a. a. O. S. 120.

2) a. a. O. S. 62.

3) M. Verworn, Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Pflügers Archiv 1891. Bd. 51 (angegeben nach 4).

4) P. Jensen, Über individuelle Unterschiede zwischen Zellen der gleichen Art. Archiv für ges. Physiologie, Bd. 62. Bonn 1895.

5) Billroth, Über die Einwirkungen lebender Pflanzen- und Tierzellen aufeinander. Eine biologische Studie. Wien 1890. — Da ich die Abhandlung nicht einsehen konnte, so berufe ich mich auf die Angaben Figdors, a. a. O. S. 185.

Zellen eine verschieden große Menge von verletzten Zellen resorbieren müssen“.

Die unter Wasser operierten Knollen bildeten auch im Marke Papillen aus, wie schon früher gesagt worden ist. Dagegen waren überhaupt keine Papillen sichtbar an den Wundflächen der aus dem Marke gebohrten Zylinder, soweit Gefäßbündel auf der Schnittfläche fehlten. Dieses verschiedene Verhalten der Markzellen wird durch die Figdorsche Erklärung nicht beseitigt.

Auch Figdor genügt die Erklärung nicht, daß die Resorption der verletzten Zellen die einzige Ursache der Regeneration sei. Als weitere Ursache nahm er noch den gegenseitigen Druck der veredelten Objekte in Anspruch, jedoch dürfe dieser nicht allzu stark sein. Auch er gehört nicht zu den gesuchten Ursachen. Ich habe Knollen und Zylinder zusammenwachsen sehen, ohne daß ein Lindenbast einen Druck ausübte.

Abweichend von den eben genannten Autoren nimmt Driesch an, „daß jeder Teil des Organismus einem gewissen Vermittler jeweils eine spezifische Sonderheit gewissermaßen übergibt, daß eben dieser Vermittler in seinem Wesen verändert wird, sobald ein Teil des Organismus entfernt oder außer Funktion gesetzt ist, und daß endlich eben diese spezifische Änderung des Vermittlers unser »Restitutionsreiz« ist“¹⁾.

Diese etwas komplizierte und in ihrem Ausdruck nicht völlig klare „Erklärung“ müßte auch in unserem Falle zutreffen, da Driesch als „Restitution“ alle Arten der Wiederherstellung der gestörten Organisation“ bezeichnet, auch die durch Papillenbildung von der Wunde her.

Selbst zugegeben, daß diese Erklärung für gewisse Fälle richtig sein kann, so trifft sie bei meinen Versuchen nicht zu. Denn wir haben gesehen, daß nur die Zylinder zusammenwachsen, bei denen mindestens eine Operationsfläche Gefäßbündel enthält. Dagegen unterblieb die Verwachsung, sobald kein Gefäßbündel an der Schnittfläche vorhanden war. Daraus geht doch vielmehr hervor, daß das Vorhandensein der Gefäße an der Wundfläche die Regenerationsvorgänge beeinflusst. Damit soll jedoch nicht gesagt sein, daß Ernährungsbedingungen die Ursache der Regeneration sind.

Auch Simon²⁾ hat die Ursachen der Regeneration studiert. Doch ist er zu keinem Resultat gekommen.

¹⁾ Hans Driesch, Der Restitutionsreiz. Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen, herausgegeben von Wilhelm Roux. Leipzig 1909. Heft VII.

²⁾ S. Simon, Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßverbindungen. Berichte d. deutschen Botan. Gesellschaft. Bd. XXVI. 1908.

Auch mir ist es nicht gelungen, die letzte Ursache der Regeneration zu erkennen; die Einwirkung der Reize auf die lebende Substanz ist unserer Kenntnis vor der Hand noch entzogen.

b. Regenerationsvorgänge bei anderen unterirdischen Organen.

Die sämtlichen bisher besprochenen Versuche wurden an der Kartoffel ausgeführt. Daß man bei Verwendung von anderen unterirdischen Pflanzenorganen entweder gleiche oder mindestens ähnliche Ergebnisse erhalten würde, dürfte mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden. Bei den nun folgenden Versuchen wurde besonders darauf geachtet, ob zwei knospenlose Organe zusammenwachsen oder nicht, und wo die Verwachsung zuerst stattfindet.

1. Experimenteller Teil.

Was die Versuchsordnung und die dazu verwendeten Pflanzenteile betrifft, so ist bezüglich dieser zu bemerken, daß die als Nährstoffbehälter fungierenden Bodenwurzeln von *Dahlia variabilis* L., die unterirdischen Sprosse der Aroidee *Sauromatum guttatum* Schott und von *Dioscorea alata* L. und endlich die Wurzeln von *Boussingaultia baselloides* H. B. K. benützt worden sind.

Die Versuche wurden derart eingerichtet, daß immer ein unterirdisches Organ, unter Wasser in zwei Teile quer durchgeschnitten, wieder zusammengebunden und mit Vaseline abgedichtet wurde. Manchen dieser operierten Organen ließ ich die Knospen, bei anderen dagegen entfernte ich sie.

Gegenüber den Versuchen an der Kartoffel ist hier insofern ein Unterschied, als entweder nur die eine Hälfte der zusammengebundenen Teile eine Knospe führte oder überhaupt keine.

Alle Objekte wurden, wie früher die Kartoffeln, auf ein Drahtnetz über einen Teller gelegt, der stets mit Wasser angefüllt war, und mit einer Glasglocke bedeckt.

Nach 14 Tagen untersuchte ich die ersten Stücke von *Dahlia variabilis* und *Sauromatum guttatum*, beide mit Knospen. Alle waren zusammengewachsen. In den folgenden drei Tagen öffnete ich auch die andern Objekte. Eine Verwachsung konnte in folgenden Fällen mit Sicherheit festgestellt werden: *Dahlia variabilis*, *Sauromatum guttatum*, *Boussingaultia baselloides*, alle mit und auch ohne Knospe. Die Verwachsung war dagegen nicht eingetreten bei *Dioscorea alata*.

Was den letztgenannten Fall betrifft, so kann man nur von einer Verklebung reden, da beide Hälften infolge reichlich ausgeschiedenen Pflanzenschleims fest aneinanderhafteten, jedoch keine Neubildung von Zellen stattgefunden hatte. Bei den anderen Objekten konnte eine Neubildung von Zellen stets wahrgenommen werden.

2. Anatomisch-histologischer Teil.

1. *Dahlia variabilis*.

Bevor ich meine Ergebnisse bespreche, will ich die bezüglichen Resultate Figdors anführen. Er sagt: „Im Gegensatz zu den eben erwähnten Rüben sehen wir hier¹⁾ beinahe überall eine »Verkittung« auftreten, höchst selten eine Verwachsung. Selbst in letzterem Falle bildet sich zu beiden Seiten der neugebildeten Zellen schon nach kurzer Zeit ein Periderm aus, so daß die Bedeutung der Verwachsung ziemlich belanglos ist“²⁾. Und die Verkittung soll so vor sich gehen, daß die verletzten Zellen in eine gummiartige Kittschicht umgewandelt werden; besonders treffe dies bei den Zellulosemembranen zu, die chemisch metamorphosiert werden, und die dann eine Modifikation des Wundgummi darstellen sollen.

Wie bei der Kartoffel, weichen auch hier bei *Dahlia variabilis* meine Ergebnisse von denen Figdors ganz erheblich ab. So sah ich stets eine ganz innige Verwachsung auftreten, ganz gleich, ob ich die Knospe entfernt hatte oder nicht.

Die Verwachsung ging so vor sich, daß von beiden Hälften her Papillen vorwuchsen und den kleinen Zwischenraum zwischen den Wundflächen ausfüllten. An manchen Stellen war die Verwachsung so weit vorgeschritten, daß es schwierig war, hier die Grenze zwischen den beiden Hälften zu ziehen. Aber eine Korkbildung nach der Verwachsung, wie sie Figdor gesehen haben will, war niemals zu beobachten.

Es könnte der Einwand gemacht werden, daß in dem durchscheinenden Lichte des Mikroskops Erhebungen und Vertiefungen auf der von Figdor beschriebenen Kittsubstanz auf mich den Eindruck von Zellmembranen und Zellen gemacht hätten, aus denen ich dann wieder auf eine Verwachsung geschlossen habe. Doch dieser Einwand wird sofort hinfällig, weil sich fast stets die Wandreste der durchschnittenen Zellen nachweisen ließen, die von meinem Vorgänger gesehene Kittsubstanz also nicht vorhanden war. Außerdem konnte man eine Überbrückung der durchschnittenen, infolge neuentstan-

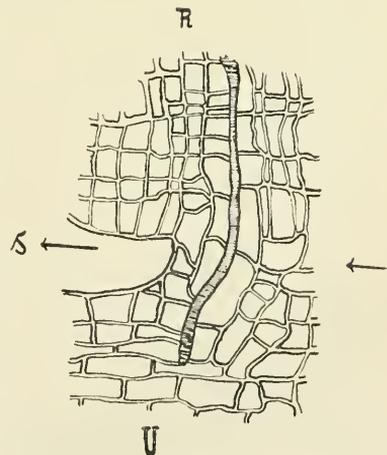


Fig. 5.

Verwachsung bei *Dahlia variabilis*.
U. Unterlage; R. Reis. (Vergr. 60.)

¹⁾ Gemeint ist *Dahlia variabilis*.

²⁾ a. a. O. S. 198.

denen Parenchyms getrennten Gefäßbündel durch neu gebildete Tracheiden und Tracheen entstehen, ja schon vollzogen sehen (Fig. 5). Es traten sogar an der Wundfläche einer Knolle, bei der ich, wie ich noch hervorheben will, alle Knospen entfernt hatte, in dem dort entstandenen Parenchym Tracheiden auf, die sich direkt vor die durchtrennten Gefäße legten (Fig. 6); an einer anderen Stelle war die Trachee

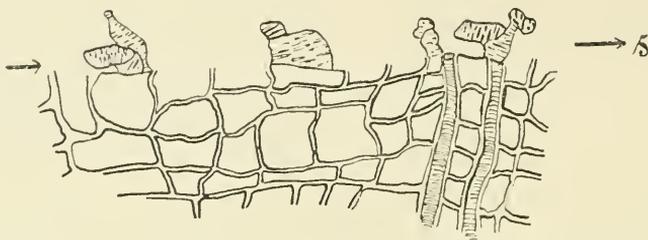


Fig. 6.

Dahlia variabilis. An der Wundfläche auftretende Tracheiden. (Vergr. 60.)

über das Verwachsungsgewebe hinweg verlängert. Jede Täusehung ist somit ausgeschlossen.

Der Grund für die auffallende Abweichung in unseren Ergebnissen ist allein in der an der Wundfläche vermiedenen Korkbildung zu suchen, ebenso wie bei der Kartoffel. Wenn auch bei meinen Knollen, die unter Wasser operiert worden waren, leider infolge des nicht luftdichten Verschlusses die Korkbildung nicht immer ganz unterblieben ist, so ist sie doch auf ein Minimum beschränkt. Das auf diese Weise erzielte Ergebnis ist daher einwandfreier als das von Figdor.

Bei den anderen Objekten kann ich mich kürzer fassen, da die anatomischen Ergebnisse zum großen Teil mit den früheren übereinstimmen.

2. *Sauromatum guttatum*.

Bei den kleinen zwiebelähnlichen Knollen dieser Pflanze ist die Verwachsung nach 14 Tagen auf der ganzen Schnittfläche so vollkommen, daß die Stelle zunächst nicht mehr herauszufinden war, wo der Schnitt gemacht worden war. Erst als ich die Schnitte, und zwar möglichst dünne, mit Kalilauge behandelte, um die massenhaft aufgespeicherte Stärke fortzubringen, gelang es mir, die eigentliche Verwachsungsstelle aufzufinden. Sie war daran kenntlich, daß das Verwachsungsgewebe relativ große Interzellularen besaß, größere als in dem übrigen Gewebe vorhanden waren. Auch waren in dem auf der Wundfläche entstandenen Parenchym an mehreren Stellen Tracheiden sichtbar.

Bei einem Präparate fand sich in der Mitte der Schnittstelle etwas Kork, der aber nicht durch ein Meristem erzeugt worden war wie dies bei der Kartoffel der Fall war, sondern dadurch, daß die von Anfang an vorhandenen, nicht neu gebildeten parenchymatischen Zellen ihre Wände verkorkt hatten. Daraus, daß die Korkbildung nur einmal beobachtet wurde, und aus dem Aussehen dieses Objektes ließ sich folgern, daß auch dieses Mal das Vorhandensein einer Luftblase die lokale Korkbildung verursacht hatte.

Bemerkenswert ist noch, daß *Sauromatum guttatum*, wie alle Monokotyledonen, kein Cambium hat. Wenn sie trotzdem verwachsen ist, so folgt daraus, daß das Cambium nicht nötig ist zur Verwachsung, sondern nur das Vorhandensein von wachstumfähigen Zellen.

3. *Boussingaultia baselloides*.

Ein weiteres Versuchsobjekt war *Boussingaultia baselloides*. Die Verhältnisse hier weichen fast gar nicht von den eben beschriebenen ab. Eine Wiederholung scheint daher überflüssig.

4. *Dioscorea alata*.

Schließlich bleibt noch die Besprechung der Verkittung von *Dioscorea alata* übrig. Wie schon im experimentellen Teil dieses Abschnittes angedeutet worden ist, ließ sich hier keine Verwachsung im eigentlichen Sinne nachweisen. Die beiden Teile wurden durch reichlichen Schleim zusammengehalten, aber das Kriterium der Verwachsung, die neugebildeten Zellen, fehlte vollständig. Die Wundfläche hatte sich in der Zeit von 16 Tagen garnicht verändert. Die Ränder der verletzten Zellen waren vollkommen erhalten und hatten sich an das gesunde Gewebe nicht angelegt. Ebenso war die Korkbildung an der Wundfläche unterblieben, was für eine Verwachsung günstig gewesen wäre. Alle Objekte, die mit Knospe und auch die knospenlosen, waren turgeszent. Es bleibt eben nur die Annahme übrig, daß wir es hier mit einer Verklebung durch Pflanzenschleim zu tun haben, der aus den zahlreichen, bei der Operation durchschnittenen Schleimröhren ausgeflossen war.

Versuche, die mit Bulben von *Coelogyne cristata* angestellt wurden, führten zu keinem befriedigenden Ergebnis.

II. Regenerationsvorgänge bei oberirdischen Sprossen.

a. Experimenteller Teil.

Nach den Versuchen mit Pflanzenteilen, die sich unter der Erde befinden, studierte ich auch die Regenerationsvorgänge an oberirdischen Sprossen in bezug auf die Frage, ob das Anwachsen der Propfreiser abhängig ist von der aufgepfropften Knospe oder nicht.

Zu meinen Versuchen verwendete ich, um möglichst einwandfreie Resultate zu erzielen, die verschiedensten Pflanzen, nämlich:

1. *Epiphyllum truncatum* Haw. 2. *Cereus hystrix* Sweet. 3. *Pilocereus sublatus*. 4. *Mammillaria meiacantha* Engelm. 5. *Opuntia robusta* Wendt. 6. *Opuntia amylea* Tenor. 7. *Opuntia imbricata* D.C. 8. *Bryophyllum erenatum*. 9. *Bryophyllum calycinum* Salisb. 10. *Begonia ulmifolia* Willd. 11. *Begonia fuchsoides*. 12. *Fuchsia hybrida* var. Gefüllte. 13. *Fuchsia hybrida* var. Göttingen. 14. *Fuchsia hybrida* var. Koralle. 15. *Pelargonium zonale* var. Meteor. 16. *Pelargonium peltatum*. 17. *Callisia repens*. 18. *Tradescantia fluvialis*. 19. *Philodendron crubescens*.

§ 1. Pfropfversuche an Cacteen.

Bei *Epiphyllum truncatum* schnitt ich das äußerste der blattartigen Glieder ab, spitzte es zu, so daß es in die keilförmige Öffnung des nächstvorhergehenden Gliedes paßte, und umwand die Veredelungsstelle mit Werg und Bast. (Fig. 7.) Damit das Reis seine Stellung

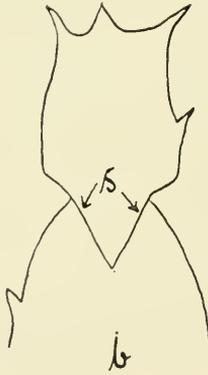
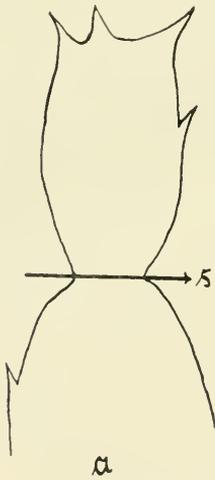


Fig. 7a und b.
Pfropfung bei *Epiphyllum truncatum*.

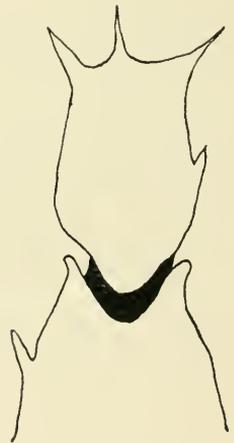


Fig. 8.
Verwachsung bei
Epiphyllum truncatum.

behalte, waren auf den beiden Seiten zwei breite, jedoch ganz dünne Holzplättchen von 5 em Länge über die Pfropfstelle gelegt. Einige der eingesetzten Stücke hatten ihre bestachelten Knospen, bei andern waren sie alle entfernt worden. Die Operation war am 26. November ausgeführt. Aber erst am 11. März zeigte das Wachstum der übrigen nicht operierten Phyllocladien, daß die Zeit der Safruhe vorüber war. Als ich daraufhin den Verband öffnete, bot sich mir das in der Fig. 8 wiedergegebene Bild dar. Die Operationsflächen der Unterlage und

des Reises hatten sich abgerundet und waren in ihrer Mitte verwachsen. Auffällig war der mächtige Wundgewebekörper, der hier gebildet worden war. Er maß an der breitesten Stelle fast 3 mm. Daraus konnte man schon schließen, daß hier eine Verwachsung stattgefunden hatte.

Als ich aber zur selben Zeit die knospenlosen Objekte öffnete, ergab sich, daß die eingesetzten Reiser von der Wundfläche her abzufaulen begannen, ohne daß sie verwachsen gewesen wären.

Der Fäulnisprozeß machte sich jedoch nur auf dem Reise bemerkbar, nicht auf der Unterlage. Daraus, daß das Reis erst $3\frac{1}{2}$ Monate nach der Operation abzufaulen beginnt, und daß es allein das Reis ist, auf dem sich dieser Prozeß bemerkbar macht, muß man schließen, daß die Infektion nicht bei der Operation erfolgt ist, sondern daß das eingesetzte Objekt abstirbt, weil es ohne Knospe unfähig ist, mit der Unterlage zu verwachsen und so weiter zu leben.

Vergleichen wir dieses Resultat mit dem bei *Solanum tuberosum* und den anderen unterirdischen Organen erhaltenen, so sehen wir ein ganz auffälliges Abweichen. Während sich früher ergab, daß die Knospen dort nicht zum Anwachsen des Reises unumgänglich nötig sind, muß nach diesem Versuch die Knospe vorhanden sein, wenn eine Verwachsung stattfinden soll. Weitere Versuche an anderem Material ergaben dasselbe Resultat.

Auf *Opuntia robusta* als Unterlage setzte ich ein *Cladodium* von *Opuntia amylea* als Reis. Die hierbei ausgeführte Veredlungsart war die gerade Kopulation (Fig. 9); das Abfallen des Reises wurde durch

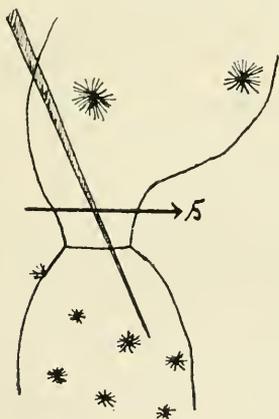


Fig. 9.

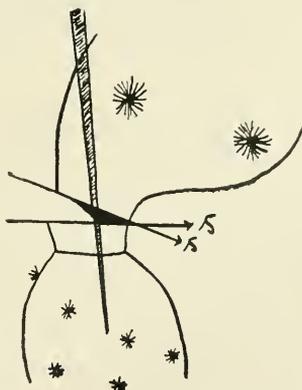
Gerade Kopulation bei *Opuntia*.

Fig. 10.

Verwachsung von *Opuntia amylea* auf *Opuntia robusta*.

einen von oben hereingeführten Stachel verhindert. Leider stand mir nur ein Exemplar zur Verfügung, sodaß ich mich darauf beschränken

mußte, dem Reis die Knospen zu lassen, um die Verwachsungsverhältnisse studieren zu können. Wie Fig. 10 andeutet, war auch *Opuntia amylea* vollkommen zu verwachsen im Begriff, als der Versuch abgebrochen und das Objekt der histologischen Untersuchung geopfert wurde.

Bei einem dritten Versuch wurde auf *Opuntia imbricata* ein *Cereus hystrix* gepfropft nach der in Fig. 7 b dargestellten Methode. Beide Teile behielten auch dieses Mal ihre Knospen. Wie innig hier die Verwachsung nach nicht allzu langer Zeit vorgeschritten war, ließ sich daran erkennen, daß *Cereus hystrix*, das Reis, zwei Triebe entwickelt hatte, die $1\frac{1}{2}$ em bzw. 1 em lang waren. Auch hier bestätigte die anatomisch-histologische Untersuchung die schon durch das Aussehen der Objekte gewonnene Vermutung, daß Verwachsung eingetreten war.

Da der *Cereus hystrix* seiner langen, gut sichtbaren Stacheln wegen mir ein besonders gutes Objekt zu sein schien, an dem ich die Regenerationsvorgänge bei Entfernung aller Knospen studieren könnte, so entfernte ich alle Knospen, schnitt die Pflanze unter den letzten entfernten Dornen horizontal durch, drückte das knospenlose Reis auf die Unterlage und umgab die Wundränder mit Baumwachs, womit auch alle durch Entfernung der Stacheln entstandenen Wunden abgeschlossen wurden. Hierdurch sollte die abnorme Wasserabgabe des Reises aus der gesetzten Wunde verhindert werden. Trotzdem verlor es bald seine Turgeszenz und begann schon nach einer Woche einzusehrumpfen. Nach drei Wochen war die Schrumpfung bereits so weit vorgeschritten, wie es die Photographie zeigt (Fig. 11); nach weiteren 3 Wochen wäre es vielleicht ganz vertrocknet gewesen. Dieses Endstadium wartete ich jedoch nicht ab, sondern unterwarf gleich nach dem Photographieren die Objekte der Untersuchung. Sie ergab, wie später darzustellen sein wird, daß eine Verwachsung des Reises mit der Unterlage nicht stattgehabt hatte. Und es gehörten doch Reis und Unterlage vorher zu einer einzigen Pflanze, sie paßten auch mit ihren Geweben genau aufeinander, daher kann nur das Fehlen sämtlicher Knospen das Zusammenwachsen verhindert haben.

Schließlich setzte ich auf *Mammillaria meiacantha* einen *Pilocereus subblatus*, der gleichfalls anwuchs. Aus den angeführten Versuchen ergibt sich, daß Cacteen nur dann verwachsen, wenn der aufgesetzte Teil Knospen, Triebe hat, daß dagegen diese unterbleibt, sobald die Knospen entfernt sind.

Da ich auch ein Zusammenwachsen feststellen konnte, wenn das knospentragende Reis mit horizontaler Schnittfläche auf die Unterlage gesetzt wurde, so folgt, daß der Erfolg der Operation nicht abhängig ist von dem Winkel, den die Schnittflächen mit der Horizontalen bilden.

Ohmann¹⁾ behauptete nämlich, daß die Operation um so weniger erfolgreich sei, je kleiner der Winkel zwischen Schnittfläche und der Horizontalen sei. Dieser Winkel hat meiner Meinung nach für das



Fig. 11.

Pfropfversuch mit *Cereus hystrix* (rechts); Ergebnis des Pfropfversuches an einer Fuchsie (links). V = Veredlungsstelle.
Sonstige Erklärung im Text (Photogr. Hugo Groß).

Zustandekommen der Verwachsung gar keine Bedeutung, zum mindesten nicht die ihm von Ohmann zuerkannte. Dies wird weiter unten nochmals besprochen werden.

§ 2. Weitere Pfropfversuche an Dikotyledonen und Monokotyledonen.

Gleichzeitig führte ich Pfropfversuche an anderen Gewächshauspflanzen aus.

¹⁾ Martin Ohmann, Über die Art und das Zustandekommen der Verwachsung zweier Pfropfsymbionten. Zentralblatt für Bakteriologie, II. Abteilung, XXI. Band. Jena 1903. No. 7/8, 10/12.

Unterlage		Reis		Knospe mit	ohne	Ange- wachsen
Bryophyllum	crenatum . .	Bryophyllum	calycinum . . .	—	3	—
"	calycinum . .	"	crenatum . . .	—	3	—
"	" . . .	"	crenatum . . .	6	—	6
"	" . . .	"	calycinum . . .	5	—	5
"	" . . .	"	calycinum . . .	—	6	—
Fuchsia hybrida var.	Gefüllte	Fuchsia hybrida var.	Göttingen	2	—	2
"	"	"	Göttingen	—	3	—
"	"	"	Coralle .	—	2	—
"	"	"	Gefüllte .	4	—	3 ¹⁾
"	"	"	Gefüllte .	—	4	—
Begonia ulmifolia		Begonia fuchsioides		—	3	—
"	"	"	"	2	—	2
"	fuchsioides	"	"	—	1	—
Pelargonium zonale var.	Meteor	Pel. zonale var.	Meteor . .	2	—	2
"	"	"	peltatum	4	—	4
"	"	"	peltatum	—	4	—
"	"	"	zonale var. Meteor . .	—	3	—
Callisia repens		Callisia repens		3	—	3
"	"	"	"	—	5	—
"	"	Tradescantia	fluviatilis	2	—	2
Tradescantia fluviatilis		Tradescantia fluviatilis		4	—	4
"	"	"	"	—	5	—
"	"	Callisia repens		2	—	2
"	"	"	"	—	2	—
Philodendron erubescens		Philodendron erubescens		1	—	1

Hierzu will ich bemerken, daß die Mehrzahl der Pflanzen nach Art der Kopulation, nur wenige nach der Art der Triangulation (Fig. 7 b) veredelt worden sind.

Nur einige Veredlungen sollen noch genauer besprochen werden.

1. Dikotyledonen.

Interessant ist eine Operation, die ich an einer Fuchsia ausführte. Am Hauptstamm entsprangen auf gleicher Höhe zwei Seitenäste von gleicher Länge, ungefähr 14 em. Jeden Zweig schnitt ich 6 em vom Ursprung schräg ab (Kopulation), setzte ihn an dieselbe Stelle und dichtete diese bei beiden mit Baumwachs ab. Von dem einen Reis entfernte ich alle Knospen, nur ein halbiertes ausgewachsenes Blatt ließ ich ihm, damit die Transpiration nicht allzu groß war; dem andern Reis dagegen ließ ich alle Blätter und Knospen. Und schließlich schnitt ich auch den Hauptstamm 2 em über dem Ursprung der beiden Seitenäste ab, damit alle Nahrung nur in diese hineingehen

¹⁾ Ein Reis wurde umgebrochen.

sollte. Welches Bild die so behandelte Pflanze gewährte, ist in Fig. 12 schematisch dargestellt worden. Daß beide Reiser unter gleichen äußeren Bedingungen gehalten wurden, sei besonders hervorgehoben.

Nach Ablauf von 14 Tagen hatte sich das Aussehen des Objektes wesentlich verändert. Das knospenlose Reis war beträchtlich geschrumpft (4 cm) und schon vollständig abgestorben, das andere dagegen hatte sich üppig weiter entwickelt, was ja auch in der Photographie deutlich erkennbar ist. [Zum Zwecke der Photographie (Fig. 11) wurden beide Äste an der Ursprungsstelle abgeschnitten, der mit dem knospenden Reis aber noch weiter verkürzt. Daher ist bei dem einen Zweig die Veredlungsstelle tiefer als bei den andern.]

Worauf beruht die ungleiche Entwicklung der beiden Reiser? Der Einwand, daß der eine Zweig durch seine tiefere Stellung am Hauptstamm dem anderen Nährstoffe entzogen haben könnte, ist hinfällig, weil beide Zweige am

Hauptstamm auf gleicher Höhe entsprangen, also auch beiden in gleicher Weise die Nahrung zufließen könnte. Nun wirken aber die Vegetationspunkte als Anziehungszentren für Baustoffe. Daraus folgt, daß das knospenlose Reis eingegangen ist, weil es keine Baustoffe heranziehen konnte. Für das Zustandekommen der Verwachsung ergibt sich hieraus auch bei diesem Objekt, daß sie abhängig, und zwar allein abhängig ist von der gleichzeitig mit dem Reis aufgepfropften Knospe.

a. Einfluß junger Blätter auf die Regenerationsvorgänge.

Ich habe vorher erwähnt, daß ich dem knospenlosen Reis ein ausgewachsenes Blatt ließ. Das hat seinen Grund in folgendem:

Bei *Pelargonium zonale* var. *Meteor* und *Bryophyllum calycinum* führte ich an mehreren Pflanzen Kopulationsversuche aus, entfernte alle Vegetationspunkte an den Reisern, ließ ihnen aber mehrere nicht ausgewachsene Blätter. Nach kurzer Zeit ergab sich, daß sämtliche Reiser angewachsen waren, während die Veredlungen bei Kontrollpflanzen, denen ich alles Laub genommen hatte, eingegangen waren

Aus vorstehendem Versuch folgt, daß junge noch im Wachstum begriffene Blätter auch als Attraktionszentren wirken, gleich wie die Knospen.

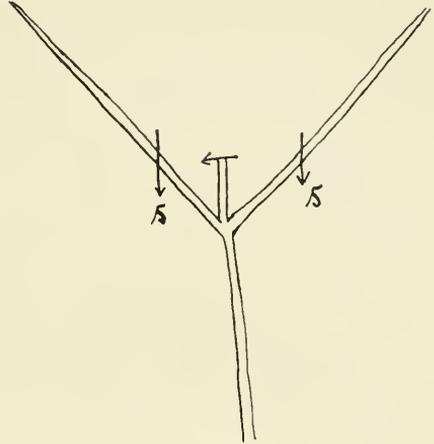


Fig. 12.
Pfropfversuch an einer Fuchsie
(Schematisch).

b. Verhalten umgekehrt eingesetzter Stengelstücke.

Bei *Bryophyllum calycinum* und *Pelargonium zonale* var. *Meteor* (den besten Versuchsobjekten, die ich kennen lernte) führte ich noch folgende Modifikation der früheren Versuche aus: Den Stamm jeder Pflanze schnitt ich in drei Teile, die Unterlage, die im Topf blieb, das mittlere Stück und das Reis. Das mittlere Stück setzte ich einmal in seiner natürlichen Orientierung zwischen Reis und Unterlage, das andere Mal dagegen umgekehrt. Dieser Versuch wurde ausgeführt sowohl für Reis mit Knospe als auch ohne Knospe. Das Endergebnis war, daß das mittlere Stück eingewachsen war, sobald das Reis eine Knospe hatte, daß es aber zugrunde ging, wenn das Reis knospenlos war. Ob der mittlere Teil in seiner ursprünglichen Lage oder in umgekehrter eingesetzt war, sehien für die Verwachsung ganz gleichgültig zu sein. Es handelte sich auch hier nur um das Vorhandensein der Knospe.

Wenn auch die hier mitgeteilten Versuche für die Richtigkeit des Satzes sprechen, daß das Verwachsen von Reis und Unterlage allein abhängig ist von der aufgefropften Knospe, so möchte ich ihn doch noch durch einige andere Tatsachen erhärten.

2. Monokotyledonen.

Um die Wichtigkeit der Knospe beim Anwachsen von Pfropfreisern auch bei Monokotyledonen zu studieren, führte ich die schon in der Tabelle aufgeführten Versuche an *Callisia repens*, *Tradescantia fluviatilis* und *Philodendron erubescens* aus. Bei allen Objekten fand eine Verwachsung nur dann statt, wenn das Reis eine Knospe hatte.

Bemerkenswert ist aber, daß eine Verwachsung zwischen *Callisia* und *Tradescantia* immer längere Zeit beanspruchte, als wenn Reis und Unterlage derselben Pflanze angehörte. Doch ist diese Erscheinung ganz nebensächlich für unsere Untersuchung.

Für uns ist es wichtig, die Tatsache feststellen zu können: auch bei Monokotyledonen kommt Verwachsung ohne Vorhandensein eines Cambiums zustande; sie ist abhängig von der aufgefropften Knospe.

Die Photographie von *Philodendron erubescens* (Fig. 13), die 20 Tage nach der Operation angefertigt worden ist, macht durch die Targeszens von Reis und Unterlage wahrscheinlich, daß beide verwachsen sind. Der anatomische Befund hat dies auch bewiesen.

§ 3. Versuche mit unter Wasser ausgeführter Operation.

Schließlich möchte ich noch einen Versuch mit unbestimmtem Ergebnis erwähnen. Da bei fast allen vorher besprochenen Versuchen der die Verwachsung einleitende Callus eine die Wundfläche überziehende braune Schicht durchbrechen mußte, operierte ich Bryo-

phyllum, Pelargonium und Begonia auch unter Wasser. Leider ließen sich die Pflanzen diese Behandlung nicht gefallen, sondern begannen schon nach vier Tagen zu welken und gingen schließlich ganz ein. Diesen Versuch wiederholte ich zweimal, immer mit dem gleichen Ergebnis.



Fig. 13.

Pfropfversuch an *Philodendron erubescens*. (Photogr. Hugo Groß.)

§ 4. Zusammenfassung.

Fassen wir das Ganze nochmals zusammen, so ergibt sich, daß die Verwachsung von Reis und Unterlage beeinflusst wird von der Knospe des Reises. Dies ist bestätigt durch Versuche an Dikotyledonen: Cacteen, Bryophyllum, Fuchsia, Begonia, Pelargonium, ferner an Monokotyledonen: Callisia, Tradescantia, Philodendron.

Die Verwachsung bei Monokotyledonen ist lange Zeit hindurch angezweifelt worden. Erst Daniel hat nachgewiesen, daß auch bei diesen Pflanzen eine Verwachsung möglich ist. Doch ist er zu der

Meinung gekommen, daß sie von verschiedenen Faktoren abhängig sei. Er sagt nämlich: „En résumé, la réussite de la greffe anglaise simple¹⁾ de la Vanille et du Philodendron sur eux-mêmes montre que la greffe des Monocotylédones, même dépourvues de couches génératrices, ne doit plus être considérée comme impossible. Cette réussite fait voir aussi que la reprise dépend de l'étendue des surfaces en contact, du procédé de greffage et de la nature des plantes que l'on veut associer²⁾.“

Was zunächst die „couches génératrices“ betrifft, so muß die Beobachtung Daniels auf Täuschung beruhen. Es können nämlich knospenlose Reiser so mit der Unterlage verklebt sein, daß man bei oberflächlicher Betrachtung glaubt, eine Verwachsung konstatieren zu müssen. Erst die genaue mikroskopische Untersuchung zeigt dann, daß es nur eine Verklebung ist.

Auf die Größe der Wundflächen kommt es ebensowenig an. Der Winkel zwischen der Horizontalen und der Schnittgeraden — von ihr hängt doch auch die Größe der Wundflächen ab — kann beliebig groß oder klein sein, wie meine Versuche an *Tradescantia* und vorher an *Caeteen* beweisen. Nur scheint bei kleinem Winkel die Verwachsung etwas langsamer vor sich zu gehen. Wichtig ist für uns, daß sie bei kleinem Winkel nicht unterbleibt. Es ist danach die Größe der Wundfläche nebensächlich. Es kommt hauptsächlich auf die Knospe an, sie allein ist bei oberirdischen Organen das Agens bei der Verwachsung.

Nebenbei möchte ich noch bemerken, daß gerade die *Tradescantia*-Sprosse dazu neigen, an ihren Knoten Wurzeln auszubilden. Die Wurzeln müssen natürlich sofort entfernt werden, weil sie sonst das Studium der Verhältnisse an der Kopulationsstelle dadurch unmöglich machen, daß das Reis keine Verwachsung mit der Unterlage einzugehen braucht, da es sich selber ernähren kann.

b. Anatomische Untersuchung der Pfropfstellen.

§ 1. Bräunung der Wundflächen und Verhalten der durchschnittenen Zellen.

Betrachtet man Schnitte durch nicht verwachsene Veredlungsstellen oder durch solche, bei denen eine Verwachsung eben erst eingetreten ist, so fällt, ähnlich wie bei *Solanum tuberosum* und den anderen vorher besprochenen Objekten, auch hier die Bräunung der Wundfläche auf.

¹⁾ d. h. Kopulation.

²⁾ Lucien Daniel, Greffe de quelques Monocotylédones sur elles-mêmes. Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences. T. C. XXIX. Paris 1899, II, S. 656.

Die braune Farbe findet sich einmal in den Zellresten der durchschnittenen Zellen, dann aber auch in der ersten bis dritten Schicht der unter der Wundfläche liegenden Zellen. Letztere verlieren nämlich bald nach der Operation ihr lebendes Protoplasma und weisen dann die braune Färbung der Zellwände auf.

Dieser Tatbestand ist schon von Schleiden¹⁾ gefunden, später von Mohl²⁾ und Strasburger³⁾ bestätigt worden. Ersterer machte bereits auf die Erscheinung aufmerksam, daß sich die Bräunung nur auf die „sekundären Verdickungsschichten der Zellmembranen beschränkt, was sich besonders an Spiralgefäßen beobachten läßt“, daß dagegen die primäre Zellmembran ungebräunt bleibe.

Die Ursache der Bräunung ist, wie bei der Kartoffel, die Einwirkung der Luft auf die durch die Operation freigelegten Zellen. Daß wir es nicht mit Kork zu tun haben, lehrt die Behandlung von Schnitten mit Sudan-Glyzerin, wobei die Korkreaktion, Rotfärbung der Membranen, ausbleibt.

Was das Verhalten der bei der Operation verwundeten Zellen betrifft, so verweise ich auf die bezüglichen Ausführungen bei der Kartoffel, da die Verhältnisse hier mit jenen genau übereinstimmen.

§ 2. Pfropfstellen von Dikotyledonen.

1. Phyllocladien von *Epiphyllum truncatum*.

Bei den isolateral gebauten Phyllocladien von *Epiphyllum truncatum* geht die Verwachsung derart vor sich, daß die Mesophyllzellen sich strecken, „voluminöse Hypertrophien bilden“, wie Küster⁴⁾ sagt, in Zellteilung eintreten und so an der Wundfläche einen callusartigen Wulst erzeugen. Dies gilt jedoch nur für das Reis. Die Wundfläche der Unterlage ändert sich zunächst gar nicht, erst wenn der Callus des Reises die braune Schicht, die ihn überzieht, gesprengt und seine Zellen sich mit denen der Unterlage an irgend einer Stelle vereinigt haben, beginnt auch in dieser die vorher nur geringe Zellteilung lebhafter zu werden, und auf der ganzen Wundfläche tritt Verwachsung ein.

Sobald die erste Vereinigung von Reis und Unterlage stattgefunden hat, treten im Wundgewebe die von Vöchting⁵⁾ für die Runkelrübe beschriebenen und später von Simon⁶⁾ noch eingehender studierten Tracheiden auf (Fig. 14).

1) a. a. O. S. 353 u. f.

2) H. v. Mohl, Über den Vernarbungsprozeß bei der Pflanze, Botanische Zeitung, 7. Jahrgang, 1849, S. 641 u. f.

3) a. a. O. 4) a. a. O. S. 94.

5) Vöchting, Transplantation a. a. O. S. 116.

6) a. a. O. S. 364 u. f.

Dies gilt auch, und damit vervollständige ich die Ergebnisse der genannten Autoren, für das Mesophyll der Flachspresse von *Epiphyllum truncatum*.

Auf einen Querschnitt, der, lebend erhalten, anfangs nur einzelne Tracheiden im Wundgewebe zeigte, sind innerhalb von zwei Monaten noch mehr Tracheiden gebildet worden, deren Querwände zum großen Teile schon resorbiert sind. Es sind auf diese Art Gefäßtracheiden entstanden, die sich an die Enden der durchschnittenen Gefäße anlehnen und so die unterbrochene Wasserleitung zwischen Unterlage und Reis wieder herstellen.

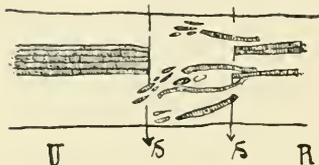


Fig. 14.

Auftreten von Tracheiden im Wundgewebe von *Epiphyllum truncatum*.

2. Pflanzen mit unverholzter Innenzone.

Bei der Kopulation von Pflanzen mit unverholzter Innenzone sieht man nach der Operation zunächst die Bräunung der Wundflächen auftreten. Unter der braunen Zone beginnt bei einem Reis mit Knospe bald die Ausbildung des Wundcallus, und zwar nicht allein am Cambium, sondern auf der ganzen Wundfläche. Dieser wird rasch größer und durchbricht die völlige Vereinigung von Unterlage und Reis hindernde braune Schicht. Eine Resorption dieser Schicht, was Mäule¹⁾ behauptet, konnte ich niemals beobachten. Inzwischen hat auf dem apikalen Ende der Unterlage eine Callusbildung begonnen. Jedoch ist hier das Wundgewebe viel geringer als beim Reis.

Aus den Verwachsungsstadien geht hervor, daß die erste Vereinigung der Pflöplinge allein vom Reis ausgeht, daß die Unterlage nur dadurch eine Vereinigung sicherstellt, daß sie nachher auf ihrer Wundfläche eine verhältnismäßig dünne Schicht von Callus ausbildet (Fig. 15).

Diesen Tatbestand konnte ich außer an vielen anderen Objekten auch an der Verwachsung von *Cereus hystrix* auf *Opuntia imbricata* feststellen. Die beigegefügte Darstellung des Querschnittes durch die Vereinigungsstelle (Fig. 16) läßt erkennen, daß der erste Anstoß dazu vom Reis, in unserem Falle also von *Cereus hystrix* ausgegangen ist. Sein Callus hat die braune, die eigene Wundoberfläche bedeckende Schicht gesprengt, sieh durch die Unterlage gleichsam hindurchgezwängt und den Anschluß mit dem wachstumfähigen Gewebe der Unterlage hergestellt.

¹⁾ Mäule, Der Faserverlauf im Wundholz. Bibliotheca Botanica 1895, Heft 23.

Die Stelle, wo die erste Bildung des Wundgewebes erfolgt, ist sowohl beim Reis als auch bei der Unterlage das teilungsfähige Parenchymgewebe des Holzteils und auch das Cambium. Oft aber bedeckte den Holzteil schon eine dicke Callusschicht, während das Cambium noch keine Zellteilungen aufwies.

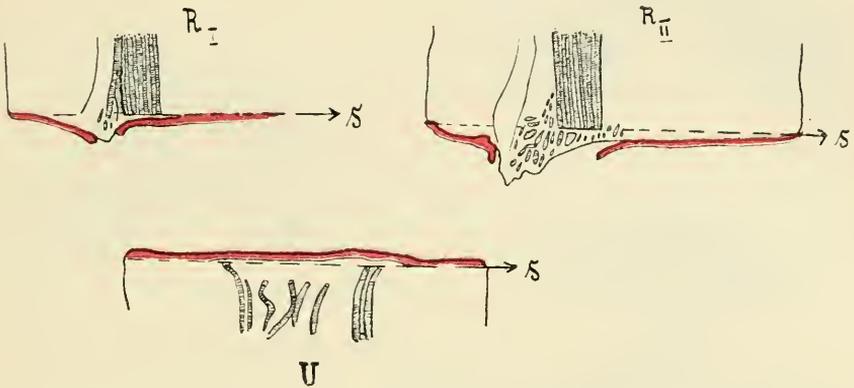


Fig. 15.

Beginn der Verwachsung bei *Cereus hystrix*, R I: Jüngerer Stadium des Reiscallus, R II: älteres Stadium. (Vergr. ungefähr 30.)

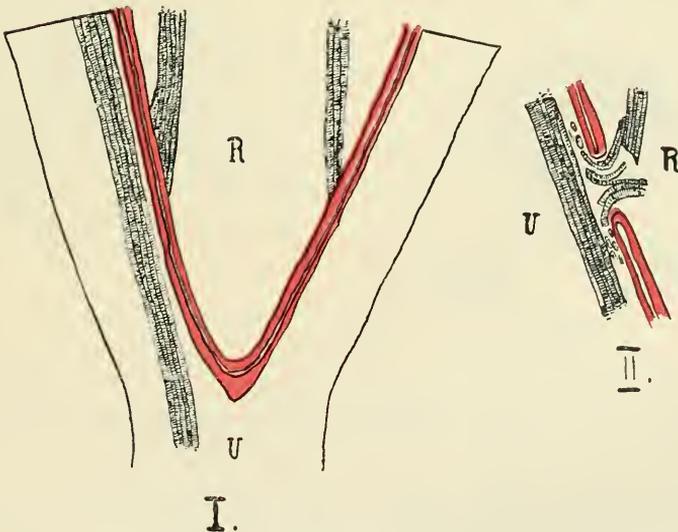


Fig. 16.
Erklärung im Text.

Dies konnte ich an vielen Veredlungen beobachten. Aus der großen Anzahl will ich nur einen besonders typischen Fall herausgreifen.

Bei *Pelargonium zonale* ließen sich folgende Stadien feststellen (Fig. 17, I—V):

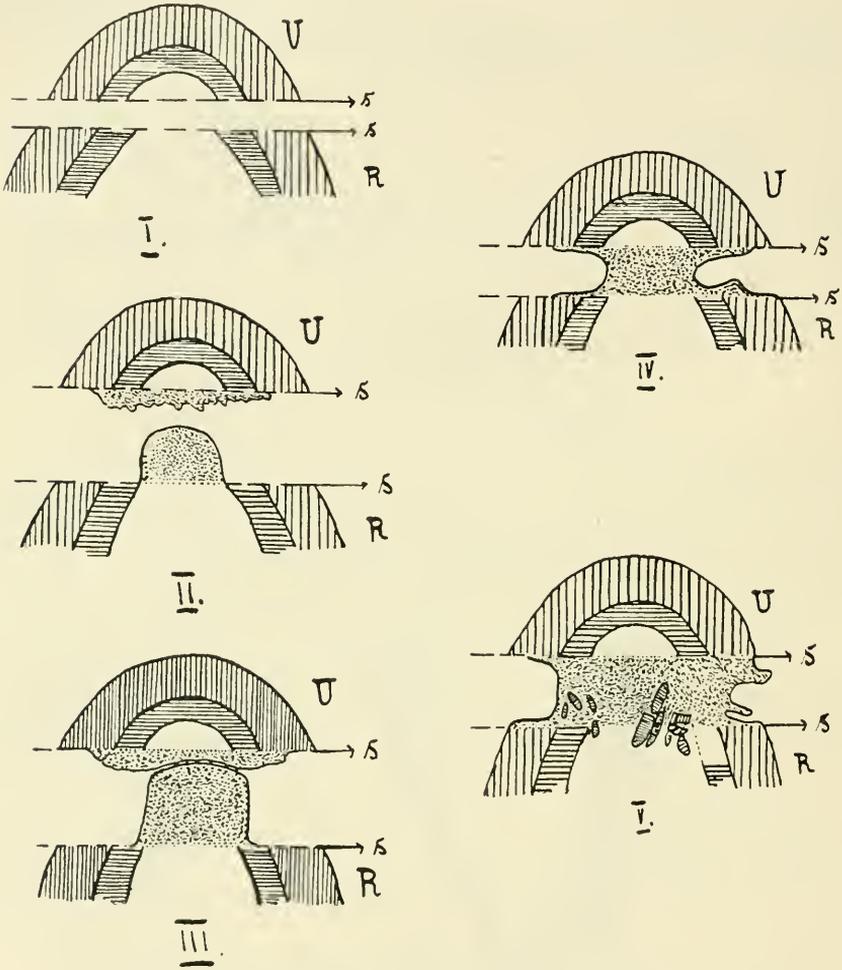


Fig. 17, I—V.

Erklärung im Text. U = Unterlage; R = Reis. Die Figuren stellen Horizontalschnitte durch schräge Kopulationen dar.

1. Weder Unterlage noch Reis. zeigen Veränderungen an der Operationsfläche, ausgenommen die Bräunung dieser.

2. Die Operationsfläche der Unterlage wird von einem Wundgewebe bedeckt, das sich, im Querschnitt betrachtet, von Cambium zu Cambium über den Holzkörper hinweg erstreckt. Beim Reis dagegen ist nur am Mark Callus nachzuweisen, der aber den der Unterlage um das Doppelte an Länge übertrifft.

3. Während der Callus der Unterlage sich fast über die ganze Operationsfläche erstreckt, aber nur schwaches Wachstum zeigt, berührt der des Reises bereits jenen. Erst jetzt ist auf Seiten des Reises eine Beteiligung des Cambiums an der Callusbildung bemerkbar.

4. Der Callus von Reis und Unterlage ist verwachsen.

5. Im Wundgewebe setzt die Bildung von Tracheiden ein.

Daraus geht hervor, daß bei Kopulationen, die an Pflanzen mit noch teilungsfähigem Markgewebe ausgeführt werden, in erster Linie dieses die Verwachsung bewirkt, und daß das Cambium erst später daran teilnimmt.

Aber wie wir im experimentellen Teil gesehen haben, findet keine Verwachsung statt, wenn dem Reis die Knospe fehlt. Es ist also für das Zustandekommen einer Verwachsung das Vorhandensein einer Knospe am Reis von ebenso großer Bedeutung wie das von wachstumfähigem Gewebe am Reis und Unterlage.

3. Pflanzen mit verholztem Zentralzylinder.

Wachstumfähiges Gewebe ist bei krautigen Pflanzen sowohl Mark als auch Cambium und Rinde. Bei den Holzpflanzen dagegen ist das Cambium wachstumfähig, das Holz nicht.

Wenn nun Ohmann¹⁾, sich besonders auf die Angaben von Herse²⁾ stützend, behauptet, daß die Callusbildung in erster Linie vom Cambium aus erfolgt, so ist dies cum grano salis zu verstehen. Seine Untersuchungen beziehen sich nämlich vorwiegend auf die Verwachsung an holzigen Organen, weniger auf die an krautigen. Für jene treffen seine Angaben zu, sie sind aber nicht als eine allgemeine, sich auf die Verwachsung bei allen Pflanzen beziehende Regel anzusehen. Eine solche ist allein die eben zitierte von Vöchting zuerst gefundene These.

4. Verwachsung bei Objekten mit Knospe.

Wir haben gesehen, daß die ganze Wundfläche gebräunt ist. Diese wird von dem Callus des Reises zuerst durchbrochen und damit die primäre Vereinigung von Reis und Unterlage bewirkt.

Die Calluswucherung geht weiterhin auf der ganzen Schnittfläche nicht immer gleichmäßig vor sich; es sind einige Stellen ohne erkennbaren Grund bevorzugt, so daß an mehreren Punkten die gebräunte Schicht durchbrochen und an der Verwachsungsfläche festgehalten wird. Diesen Vorgang konnte man besonders gut bei allen

¹⁾ a. a. O. S. 1 u. 2.

²⁾ Herse, Über den Verwachsungsprozeß bei der Veredlung der Obstbäume. Geisenheimer Mitteilungen über Gartenbau 1907.

Caetaeen (Fig. 18 u. 19) und auch bei *Pelargonium zonale* var. *Meteor* beobachten (Fig. 20).

Bei den Caeteen, vor allem bei *Epiphyllum truncatum*, hatte ich Gelegenheit, noch eine zweite Art des sekundären Verwachsungsvorganges zu studieren. Hier wurde die braune Schicht vom Reis aus zuerst durchbrochen, dann von der Mitte aus nach beiden Seiten mehr und mehr herausgedrängt, bis sie nach vollendeter Verwachsung

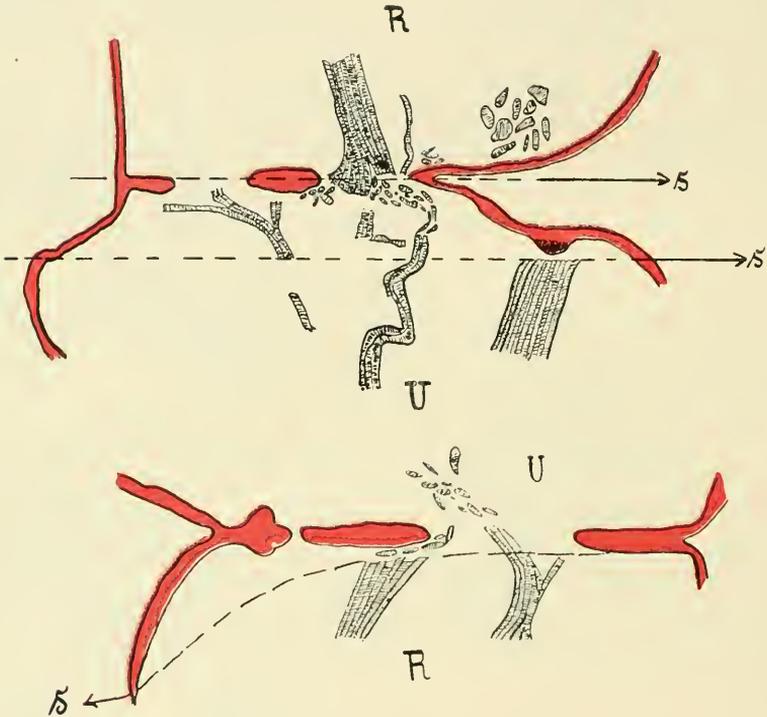


Fig. 18 u. 19.

Durchschnitt durch die Verwachsungszone von *Pilocereus sublatus* auf *Mammillaria meiacantha*.

einfach seitlich abgestoßen wurde, ohne daß ein Rest von ihr übrig blieb. Nur an den voluminösen Zellen und den bedeutend größeren Interzellularen, schließlich an dem plötzlichen Aufhören der Gefäße konnte man die genaue Grenze zwischen Mesophyll und dem Wundgewebe feststellen.

5. Verhalten von Objekten ohne Knospe.

Alle bisherigen Ergebnisse bezogen sich auf Pflanzen mit Knospen. Bei ihnen wurde eine Verwachsung vom Reis aus eingeleitet. Anders lagen die Verhältnisse, sobald ich vom Reis alle Knospen entfernt

hatte. Auf der Wundfläche der Unterlage und auch auf der des Reises wurde Callus ausgebildet, freilich nur in ganz beschränktem Maße. Beim Reise hörte bald die Bildung von Wundgewebe vollständig auf, und innerhalb kurzer Zeit war durch einen Verwesungsprozeß, der, vom Marke des Reises ausgehend, auf die übrigen Gewebe übergriff, das ganze Reis vernichtet. Oft wurde auch die Unterlage infiziert, die dann jedoch nur bis zum nächsttieferen, unter der Veredlungsstelle liegenden Internodium abstarb.

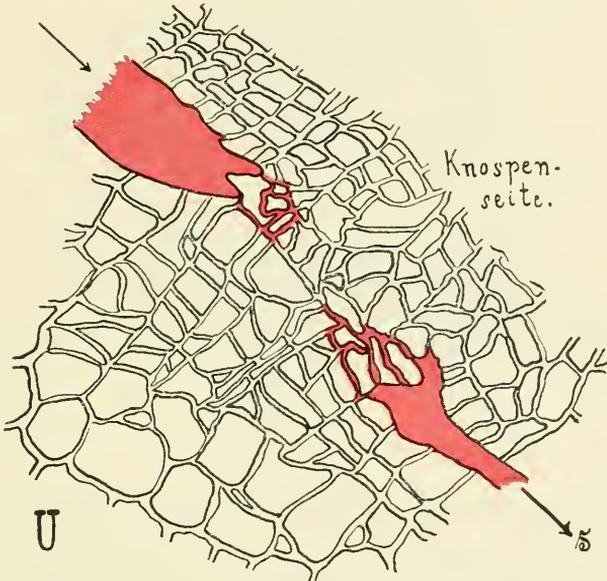


Fig. 20.

Durchschnitt durch die Verwachsungszone von *Pelargonium zonale* var. *Meteor*.

Daraus folgt, daß allein die Knospe die zur Verwachsung nötige kräftige Callusbildung bewirkt und damit die endgültige Vereinigung von Reis und Unterlage sicherstellt.

6. Verhalten der Objekte mit eingesetztem Mittelstück.

Ebenso gering, wie bei den Objekten ohne Knospe, war die Callusbildung auf den Mittelstücken, die sowohl bei *Pelargonium zonale* var. *Meteor* als auch bei *Bryphyllum calycinum* zwischen Reis und Unterlage eingeschaltet wurden. Erst wenn das Reis mit Knospe an dem Mittelstück angewachsen war, vereinigte sich dessen Callus mit dem der Unterlage. Hatte das Reis aber keine Knospe, dann fand keine Vereinigung der drei Teile statt, sondern sie verhielten sich so, wie es oben für die knospenlosen Objekte geschildert worden ist.

Dadurch ist der bestimmende Einfluß der Knospe bei der Verwachsung von Reis, Mittelstück und Unterlage bewiesen.

§ 3. Pfropfstellen von Monokotyledonen.

Von den eben geschilderten Verwachsungsverhältnissen bei Dikotyledonen weichen die der Monokotyledonen nur wenig ab (Fig. 21).

Die Wundoberfläche bräunt sich; darunter wird häufig, jedoch nicht immer ein Meristem ausgebildet, das die Vereinigung von Reis und Unterlage bewirkt (Fig. 22).

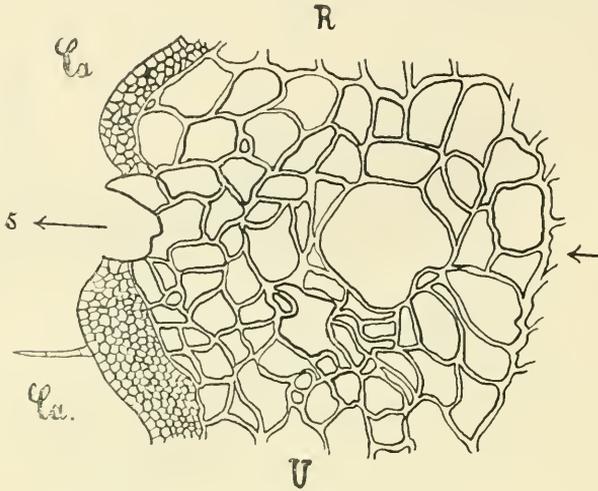


Fig. 21.
Pfropfstelle von Callisia.

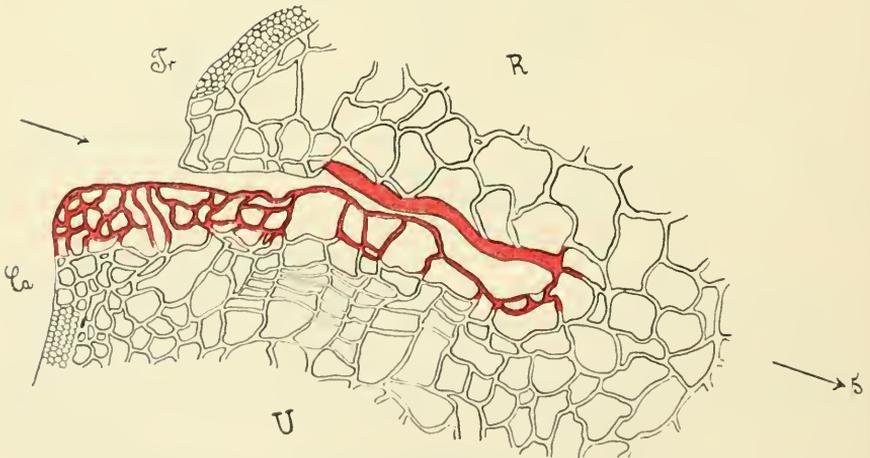


Fig. 22.
Verwachsung von Callisia auf Tradescantia.

Es können aber auch, und dies ist der weit häufigere Fall, einzelne der unter der braunen Schicht liegenden Zellen so ihr Volumen

vergrößern¹⁾, daß die gebräunte Schicht schließlich gesprengt und die Vereinigung von Reis und Unterlage hergestellt wird (Fig. 23).

Das Vorherstehende bezieht sich nur auf Veredlungen, wo das Reis mit Knospe versehen war. Fehlte diese, so war weder die Bildung eines Meristems noch die Streckung der Zelle wahrzunehmen.

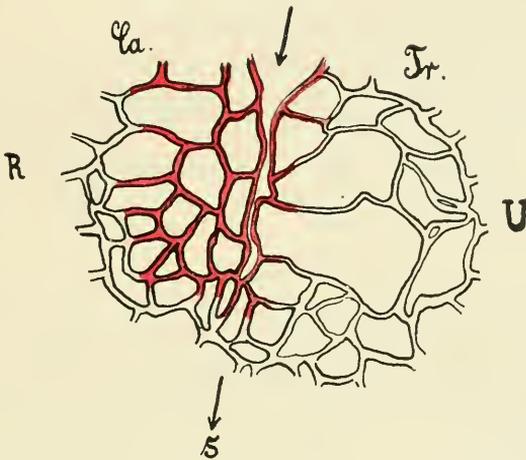


Fig. 23.
Erklärung im Text.

Daraus ergibt sich, daß auch bei Monokotyledonen eine Verwachsung

1. nicht unmöglich ist, weil ihr Grundgewebe teilungsfähig und wachstumsfähig ist;
2. abhängt von der aufgepfropften Knospe.

Fassen wir das Ergebnis der Untersuchung noch einmal zusammen, so ist hervorzuheben:

- I. 1. Bei der Kartoffel ist die Korkbildung an den Wundflächen eine Folge des Luftzutritts, im Speziellen des in der Luft enthaltenen Sauerstoffs.
2. a. Der an der Schnittfläche gebildete Zucker wird teils abgeleitet, teils zum Aufbau des Wundperiderms verwendet.
b. Die Einwirkung der Luft allein gibt den Anstoß zur Verzuckerung der Stärke.
3. Durch Berührung mit der Luft tritt die Bräunung in den durchschnittenen Zellen auf.

¹⁾ Ähnliches berichtet auch E. Küster a. a. O. S. 94 u. f. und S. 157.

4. Das Zusammenwachsen zweier Kartoffeln ist zwar nicht durch das Vorhandensein der Knospe bedingt, es wird aber durch vorhandene Augen wesentlich beschleunigt.
 5. Niedrige Temperatur vermag selbst bei Objekten mit Knospen das Zusammenwachsen zu verhindern.
 6. Die Gefäßbündel sind für das Eintreten einer Verwachsung bei *Solanum tuberosum* bestimmend.
 - II. 7. Auch bei *Dahlia variabilis*, *Sauromatum guttatum* und *Boussingaultia baselloides* ist die Verwachsung unabhängig von der Knospe.
 8. Bei oberirdischen Organen dagegen ist das Vorhandensein einer Knospe am Pfropfreis durchaus notwendig zur Verwachsung.
 9. Junge, noch im Wachstum begriffene Blätter können an Stelle von Vegetationspunkten das Anwachsen des Pfropfreises bewirken; 8. und 9. können wir zusammenfassen:
Der bestimmende Einfluß embryonaler Gewebe auf das Anwachsen der Reiser bei oberirdischen Stammorganen ist unverkennbar.
 10. Der erste Anstoß zur Vereinigung der Pfropflinge geht bei oberirdischen Organen vom Reis aus.
 11. Bei Monokotyledonen ist die Verwachsung
 - a) möglich, soweit ihr Grundgewebe teilungsfähig ist;
 - b) abhängig von dem Vorhandensein eines Vegetationspunktes am Pfropfreis.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Biologie der Pflanzen](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [11_1](#)

Autor(en)/Author(s): Kabus Bruno

Artikel/Article: [Neue Untersuchungen über Regenerations- vorgänge bei Pflanzen 1-52](#)