© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Untersuchungen über die Entstehung der adventiven Wurzeln und Laubknospen an Blattstecklingen von Peperomia.

Von

Dr. Ernst Beinling.

Hierzu Tafel IV. und V.

I. Historischer Theil.

Bringt man abgeschnittene Blätter gewisser Pflanzen, sogenannte Blattstecklinge, entweder noch mit Blattstiel versehen, jedoch ohne die an seinem Grunde sitzende Achselknospe, oder ohne Stiel, oder auch nur Abschnitte eines Blattes in geeignete Verhältnisse, d. h. in genügende Wärme, Feuchtigkeit und Licht, so sind sie oft im Stande, adventive Wurzeln — Beiwurzeln nach Reinke[1]) — und in einigen Fällen auch Adventivknospen hervorzubringen und es wird daher diese Eigenschaft in der gärtnerischen Praxis seit sehr langer Zeit mit gutem Erfolg angewendet, um neue Pflanzenindividuen entstehen zu lassen.

Diese Thatsache ward schon in der älteren gärtnerischen Litteratur angeführt und F. Regel[2]) hat am Schluss seiner höchst verdienstvollen, im Botanischen Institut zu Jena angestellten Arbeit diese so vollständig zusammengetragen, dass hier sie anzuführen zwecklos wäre. Doch sind wissenschaftliche Untersuchungen über diesen Prozess erst seit kurzer Zeit aufgenommen und können daher im Hinblick darauf noch nicht allgemeine Gesetze gefolgert werden.

---

[1]) J. Reinke, Untersuchungen über Wachsthum und Morphol. der Phan.-Wurzel. 1871, pag. 41.

[2]) F. Regel, Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern etc. Jen. Zeitsch. f. Nat. 1876, pag. 477.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Man hat sich bei einer derartigen Untersuchung drei Fragen zu stellen und zwar:

1) *Wie verändern sich die Gewebe an und über der Schnittfläche des Stecklings?*
2) *Wie entstehen die Beiwurzeln?*
3) *Wie entstehen die Adventivknospen?*

1. **Abschluss der Schnittflächen.** Die ersten Untersuchungen über die Veränderungen bei Stecklingen im Allgemeinen hat H. Crüger[1]) veröffentlicht. Derselbe kam zu dem Resultat, dass in dem Gewebe, welches zunächst der Schnittfläche gelegen ist, eine lebhafte Zellenbildung vor sich geht; der Steckling wird durch eine Grenzschicht von aussen abgeschlossen: „man kann diese Zellenbildung als den ersten Schritt zur Individualisirung des Pflanzentheils bezeichnen, mit dem man experimentirt.“ Cambium, Rinden- und Holzparenchym und Mark sind obiger Veränderung fähig; auch schrieb Crüger jungen Spiralgefässen diese Fähigkeit zu, was R. Stoll[2]) bezweifelt und ich nach eigenen Untersuchungen ebenfalls als unrichtig bezeichnen muss.

„Die ersten Gefässzellen (oder Gefässschläuche, wie Crüger sie weiter nennt) bilden sich im Cambium, sie sind weder in unmittelbarer Berührung mit alten Gefässen, noch ist es nöthig, dass sie sich später mit diesen verbinden.“ Kallus wird an der Schnittfläche nicht erzeugt.

Genauere und ausgedehntere Untersuchungen verdanken wir R. Stoll[3]).

Er kommt zu dem Resultat, zwei Hauptgruppen von Stecklingen machen zu müssen: „zu der einen gehören solche Pflanzen, die keinen eigentlichen Kallus (Gewebswucherung an der Schnittfläche) bilden, sondern bei denen sich dicht über der Schnittfläche des Stecklings eine derselben parallele Korkschicht differenzirt, die die Gewebe abschliesst; zu der zweiten Gruppe gehören jene, deren Schnittfläche durch einen aus derselben gebildeten Kallus von mehr oder weniger bedeutender Entwickelung geschlossen wird.“

An der Bildung des Kallus können sich je nach den verschiedenen Pflanzen alle Gewebe, ausgenommen die Holz- und echten Bastzellen

---

[1]) H. Crüger, Einiges über die Gewebsveränderungen bei der Fortpflanzung durch Stecklinge. Bot. Ztg. 1860, pag. 369.

[2]) R. Stoll, Ueber die Bildung des Kallus bei Stecklingen. Bot. Ztg. 1874, No. 46.

[3]) R. Stoll l. c.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und Epidermiszellen betheiligen, wobei jedoch der erste Anstoss zur Bildung von Kallus immer vom Cambium ausgeht.

R. Stoll's im Bot. Laboratorium zu Leipzig gemachte Untersuchungen beziehen sich auf Zweigstecklinge, die auch Crüger theilweise zur Besprechung dieser Vorgänge benützt hatte.

Specielle Untersuchungen über das Verhalten der Blattstecklinge sind zuerst von P. Magnus[1]) angestellt worden. Derselbe fand bei Untersuchung von in feuchte Erde gesteckten Blättern von *Hyacinthus orientalis*, dass die Parenchymzellen der daselbst befindlichen Blatttheile durch Wachsthum anschwellen und sich darnach durch successive Zelltheilung in ein Fächerwerk von Zellen theilen, wie auch die Epidermiszellen es thun. „Die Richtung des Wachsthums der Zellen der Epidermis und der darunterliegenden Parenchymschicht findet vorzugsweise senkrecht zur Blattfläche statt und theilen sich dieselben durch zahlreiche Quer- und spärliche Längstheilung, wodurch sie sich zu hier und da verdoppelten Zellreihen entwickeln, die auch mehr oder minder senkrecht zur Blattfläche gestellt sind.“ Späterhin theilen sich auch die inneren Parenchymzellen in zahlreiche Zellen, die sich zu einem beträchtlichen Theile in spiralig- bis ringförmig verdickte Leitbündelzellen (die Gefässschläuche Crügers) umbilden, welche zu einem mannigfaltig knorrig gewundenen Gefässbündel zusammenfliessen, das hier und da mit dem Gefässbündel des Blattes anastomosirt. Es wird also durch mehrfache Theilung der Epidermis- und der innern Parenchymzellen ein Abschluss nach Aussen hergestellt. In wie weit die Gefässbündel des Blattes bei diesem Abschluss betheiligt sind, sagt uns P. Magnus in seiner Mittheilung nicht.

Ueber das Verhalten der Blattstecklinge und besonders der von Begoniaceen giebt uns F. Regel[2]) Aufschluss. Es wird hier, wie bei krautartigen Zweigstecklingen (R. Stoll) kein Kallus gebildet, es schwellen die über der Schnittfläche gelegenen Gewebe an, die Zellen derselben theilen sich vielfach in Tochterzellen und es wird auf diese Weise ein fester Abschluss als ein „Wundkork“ hergestellt, besonders begünstigt durch die Bildung von schraubig verdickten Leitbündelzellen, die sich oft in grossen Nestern zusammenfinden.

Es sind bei der über der Schnittfläche sich bildenden Anschwellung des Blattstieles oder der Spreite betheiligt besonders die Epidermis,

---

[1]) P. Magnus, Bot. Verein d. Prov. Brdbg. 30. Mai 1873.
[2]) F. Regel l. c.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

das Collenchym (beim Blattstiel), das Grundgewebe und die Cambialzone des Gefässbündels. Ausserdem erzeugt die Epidermis, ehe die Beiwurzeln erscheinen, in der Nähe der Schnittfläche zahlreiche wurzelhaarähnliche Trichome. Regel schreibt ihnen die Functionen der Wurzelhaare wohl nicht mit Unrecht zu. Nicht allein die Epidermiszellen des Blattstiels, sondern auch die der Blattspreite auf der Unterseite an den durchschnittenen Stellen der Nerven erzeugen derartige „Pseudowurzelhaare."

Die früher erwähnten Autoren führen dieses in ihren resp. Arbeiten nicht an.

Schliesslich ist die Arbeit von S. Arloing[1]) zu nennen. Er brachte Stecklinge von Cacteen in Erde und fand bei der Untersuchung, dass die Schnittfläche an ihrem Rande durch Umbildung der Hypodermzellen in Kork zuheilte, es wurden so alle Zellgewebe des äussersten Endes des Stecklings mit einer Korkschicht bedeckt. Ebenso verhielten sich auch Abschnitte von Cacteenzweigen, die eine Zeit lang an der Luft lagen. In letzterem Falle trocknen ausserdem noch die Parenchymzellen von der Schnittfläche durch Wasserabgabe ein, wodurch die Gefässbündel deutlich an der Schnittfläche hervortreten. Nachdem der Steckling gepflanzt ist, wird das äusserste Ende des Gefässbündels zerstört und vom Cambium aus wird ein Peridermgewebe gebildet, welches das Gefässbündel von Aussen verschliesst. Aber ein eigentlicher Kallus wird bei den Cacteenstecklingen nicht erzeugt, nur selten hat S. Arloing eine derartige Bildung beobachtet; er glaubt, dass sie zum Gedeihen des Stecklings nicht nöthig sei.

Aus allen diesen Beobachtungen geht hervor, dass das erste Bestreben des von der Mutterpflanze abgetrennten Pflanzentheils ist, die Schnittfläche von Aussen abzuschliessen. Dieses geschieht bei krautartigen Zweigen und bei Blattstecklingen durch zahlreiche Theilung der Zellen verschiedener über der Schnittfläche gelegenen Gewebe. Ausgenommen die Holz- und echten Bastzellen, betheiligen sich an dieser Bildung alle Gewebe des Stecklings; darauf folgt gewöhnlich Korkbildung (Wundkork). Oder es bildet sich, namentlich bei verholzten Zweigstecklingen und bei einigen Blattstecklingen (*Gloxinia*) Kallus, der, wie der Kork ebenfalls die Schnittfläche vor schädlichen Einflüssen von Aussen schützen soll. Ausserdem werden im lockeren Parenchymgewebe der Blattstiele und des

---

[1]) S. Arloing, Recherches anatomiques sur le bouturage des Cactées. Ann. sc. nat. Avril 1877, 47 an. VI. série No. 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Blattes zahlreiche, oft in Nestern zusammenliegende schraubig verdickte Leitbündelzellen (Gefässschläuche) gebildet, die entweder mit dem Gefässbündel des Stecklings in Berührung treten oder auch nicht.

2. **Entstehung der Beiwurzeln.** J. Reinke[1]) berücksichtigt ihre Entstehung nur mit wenigen Worten. Wurzeln bilden sich immer endogen. Am Stamme entstehen Wurzeln entweder aus dem Interfascicularcambium oder an den Gefässbündeln, letzteres ist der häufigere Fall.

Nach F. Regel[2]) erfolgt bei den Begoniaceen die Anlage entweder „seitlich an einem der dem peripherischen Kreise angehörigen Gefässbündel und zwar in dessen Cambialregion unter Betheiligung der das Bündel gegen das übrige Parenchym angrenzenden Zellschicht" oder es entstehen Wurzeln auch allein aus dem Interfascicularcambium. Der letzte Fall wurde bei Zweigstecklingen von *Begonia argyrostigma* beobachtet. Bei *Veronica Beccabunga* L. und *Lysimachia Nummularia* L. wurde von Regel die Anlage vor dem Gefässbündel in der „Strangscheide" und einer unter dieser befindlichen (dem Pericambium der Nebenwurzeln vergleichbaren) Zellreihe und bei *Hedera Helix* L. „an der Seite eines Fibrovasalstranges aus dem Cambium und den an dieses stossenden Parenchymzellen" gefunden.

H. Berge hat in seiner Entwickelungsgeschichte von *Bryophyllum calycinum*[3]) der Entstehung von Wurzeln an auf feuchten Sand gelegten Blättern gedacht. Wie bei allen „Blattstecklingen" brechen auch hier die Wurzeln vor dem Erscheinen der jungen Adventivknöspchen nach Aussen hervor. Ueber die Entstehung der Wurzel sagt Berge: „Trotz der frühzeitigen Bildung des Knöspchens am Mutterblatte scheint die erste Wurzel doch nicht aus Theilen des Bildungsgewebes zu entstehen, sondern vielmehr aus dem dem Blattrande nahe liegenden Cambium, oder wenigstens aus der diesem seitlich unmittelbar angrenzenden Partien hervorzugehen, worauf auch oft der Verlauf der Gefässstränge an jener Stelle hindeutet."

Nach S. Arloing erscheinen an den Stamm- und Zweigstecklingen der *Cacteen* zwei Arten von adventiven Wurzeln.

Einmal entstehen Wurzeln an den innern Gefässbündeln des Stammes d. h. an denen, die, im Kreise stehend, einen geschlossenen

---

[1]) J. Reinke, l. c. pag. 41.
[2]) F. Regel, l. c. pag. 489.
[3]) H. Berge, Beitr. z. Entw. von *Bryophyllum calycinum*. Zürich 1877, pag. 18.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ring bilden. S. Arloing nennt diese Art von Wurzeln *„racines adventives ordinaires.“*

Die zweite Art von adventiven Wurzeln erscheint an den Gefässbündeln, die zerstreut im Mark liegen, sie werden als *„racines adventives hétérotopiques“* bezeichnet. In ihrem Ursprung, wie in der Bildung und Weiterentwickelung unterscheiden sie sich aber nicht von einander. Arloing führt nur an: „die einzige, durchaus nothwendige Bedingung zur Entstehung einer adventiven Wurzel ist die Gegenwart einer erzeugenden Gewebsschicht,“ also des Cambiums.

Wir sehen also nach den Beobachtungen der angeführten Autoren, dass die adventiven Wurzeln am Stamm oder Blatt in der Cambialregion des betreffenden Gefässbündels entstehen, dass eine erzeugende Schicht (Cambium) immer vorhanden sein muss (ausser dem von F. Regel beobachteten Fall von *Veronica* und *Lysimachia*) und dass mehr oder weniger die an das Cambium stossenden Theile des Gefässbündels an der Bildung einer Wurzel Theil nehmen können.

Noch zum Schluss will ich eine interessante Notiz von Carrière[1]) hinzufügen. Nicht allein aus Stamm, Wurzel, Blättern, also den vegetativen Organen können Wurzeln entstehen, sondern auch die zur Fruchtbildung dienenden Organe können Wurzeln erzeugen. Carrière fand an zwei Früchten von zwei in Töpfen gezogenen Exemplaren von *Lilium speciosum* Sieb. (*L. lancifolium Hort.*) an ihrer Basis je zwei Wurzeln. Eine nähere Untersuchung hat Carrière leider nicht angestellt. Auch ist bekannt, dass Blüthenstiele von *Primula* in Sand gesteckt Wurzeln treiben, wie ich dies auch von *Echeveria* (Crassulaceae) bestätigen kann.

3. **Entstehung der Adventivknospen am Blatt.** Erst durch die Untersuchungen von P. Magnus[2]) und F. Regel[3]) wissen wir Näheres über die hier stattfindenden Vorgänge, in Folge dessen sind auch die Angaben von Sachs[4]) und Hofmeister[5]) in mancher Beziehung berichtigt. Beide, Magnus wie Regel, fanden, dass auf den Blättern einiger Pflanzen (*Hyacinthus, Lilium* und *Begonia*) die Adventivknospen nicht endogen, wie dies Sachs und Hofmeister bei *Begonia* annehmen, sondern exogen entstehen.

F. Regel sagt: „Die Anlage sämmtlicher beobachteter Knospen

---

[1]) Carrière, Revue horticole. 1877, No. 11. pag. 207.
[2]) P. Magnus, Bot. Ver. d. Pr. Brdbg. 30. Mai 1873, pag. 6.
[3]) F. Regel, l. c. pag. 483 u. 469.
[4]) Sachs, Lehrb. d. Bot. IV. Aufl. pag. 175 ff.
[5]) Hofmeister, Allg. Morph. d. Gew. 1868. pag. 423.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(nämlich an *Begonia*-Blättern) waren niemals endogen, vielmehr stets exogen" und weiter: „die Zwiebelchen auf der Innenfläche der Schuppen von *Lilium auratum* entstehen gleichfalls aus ganz peripherischen Gewebetheilen" und nach Magnus[1]) entstehen ebenfalls bei *Hyacinthus* die Sprosse aus den durch Wachsthum und Theilung umgewandelten peripherischen Zellen des Blattgewebes, während er schon vor dem Erscheinen der Regel'schen Arbeit in einer Notiz erwähnt, dass „an der Schnittfläche der Blattstiele von einer *Begonia*-Art oberflächliche Adventivknospenbildung vorkomme."

Vor Magnus und Regel war wohl v. Mohl[2]) der erste, der auf die exogene Entstehungsweise von Adventivknospen am Stamme von *Begonia phyllomaniaca* Mart. aufmerksam machte. Aber nicht allein am Stamme, sondern auch auf dem Blattstiel und der Spreite dieser merkwürdigen Pflanze selbst entstehen ohne künstliche Anregung Blättchen und Knospen. Die von mir eingehend untersuchte Entstehungsweise dieser oberflächlichen Gebilde stimmt vollkommen mit der von F. Regel beschriebenen überein und kann ich nichts neues hinzufügen.

Auch T. Caruel[3]) bespricht in einem Aufsatze die Umwandlung von *Begonia*-Haaren in Knospen. Verlot 1863 und Hooker 1864 sollen diese zuerst beobachtet haben, was jedoch nach dem oben gesagten schon v. Mohl 1858 gethan hatte. Caruel fand besonders am Blattstiel die Haare und die Schuppen an der Basis verdickt, und oberhalb dieser Verdickung verbreiteten sie sich oft zu einem vollständig ausgebildeten kleinen Blatte. Es stehen oft mehrere zusammen und bilden so eine wirkliche Knospe, die abfallen und zu einer neuen Pflanze werden kann. Caruel meint, dass jede Zelle für sich zur Grundlage einer Knospe werden kann, was durch Regel's und meine Untersuchungen bestätigt ist.

An dieser Stelle will ich mir erlauben, Sir J. D. Hooker in Kew für die auf Ersuchen des Herrn Prof. Cohn erfolgte zweimalige Uebersendung von *Begonia phyllomaniaca* Mart. meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Exogenen Ursprungs sind auch die in den Blattkerben der Blätter von *Bryophyllum calycinum* auftretenden Adventivknospen

---

[1]) P. Magnus, l. c. pag. 6.

[2]) H. v. Mohl, Bot. Ztg. 1858, No. 27.

[3]) T. Caruel, Nota su di una transformazione di peli in gemme. (Nuov. giornale bot. Ital. 1875 pag. 212—294.) Vergl. Bot. Jahresbericht, 1875 pag. 532.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nach einer jetzt von H. Berge[1]) durch eine ausführliche Untersuchung bestätigten Angabe Hofmeisters[2]).

Durch diese, allerdings wenigen Angaben, könnten wir zur Annahme berechtigt sein, dass die auf Blättern und Blattstielen auftretenden Adventivknospen exogenen Ursprungs sind, jedoch giebt es nach der von Regel[3]) so sorgfältig gesammelten Zusammenstellung noch sehr viele Fälle, wo Knospen an Blättern entstehen, die einer Untersuchung bedürfen, so dass wir daher die Frage offen halten müssen.

Von meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Ferd. Cohn, aufgefordert, nahm ich unter seiner Leitung im pflanzenphysiologischen Institut an der Universität Breslau eingehende Studien über Wurzel- und Adventivknospen-Bildung bei Blattstecklingen von Pflanzen aus verschiedenen Familien vor. Diese Arbeit wurde begonnen noch ehe uns die Untersuchungen von Regel über das nämliche Thema bekannt waren; in Folge dieser Arbeit sollen hier nur die Vorgänge an der Gattung *Peperomia* aus der Familie der *Piperaceen* beschrieben werden.

Ehe ich jedoch zum eigentlichen Thema übergehe, ist es nöthig, sich über die Anatomie der Laubblätter und über das Wachsthum der Wurzel von *Peperomia* Ruiz. et Pav. zu orientiren.

Es wurden folgende vier Species gewählt:

1) *Peperomia peltiformis, Hort.*
2) „ *marmorata* Hook. fil.
3) „ *resedaeflora* Lind. et André.
4) „ *rubella* Hook.

und mit diesen Versuche in Betreff der Erzeugung von Wurzeln und Knospen an ihren Blättern angestellt.

II. Anatomie der Laubblätter und Wurzeln von Peperomia Ruiz. et Pav.

1. **Der Blattstiel.** Die Querschnitte der Stiele der vier untersuchten Species zeigen verschiedene Formen. *P. peltiformis* zeigt einen kreisrunden (Taf. IV. Fig. 1.), *P. marmorata* einen etwas platten und mit zwei Flügeln versehenen (Taf. IV. Fig. 2.), *P. resedae-*

---

[1]) H. Berge, l. c. pag. 1.
[2]) Hofmeister, l. c. pag. 422.
[3]) F. Regel, l. c. pag. 477 ff.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

flora einen schwach nierenförmigen (Taf. IV. Fig. 3.) und *P. rubella* einen halbkreisförmigen Blattstiel. (Taf. IV. Fig. 4.)

Die Epidermis ist einschichtig; ihre einzelnen Zellen sind bei *P. peltiformis* und *P. marmorata* so lang als breit und meist viereckig, tragen nie Haare, nur papillenartige Drüsenköpfchen, welche einzellig und mit stark verdickter Wandung[1]) auf einer kleineren Epidermiszelle aufsitzen, aber selten über die Epidermis hinausragen.

Bei *P. resedaeflora* und *P. rubella* sind die Zellen der Epidermis mehr konisch gestaltet, nach aussen stark gewölbt mit gleichen Drüsenköpfchen, aber ausserdem noch viele kurze spitze ein- oder zwei- bis mehrzellige Haare tragend auf breiter Basis und mit verdickter cuticularisirter Wandung. Während bei *P. peltiformis* und *P. marmorata* die Aussenfläche der Epidermiszellen mehr oder weniger cuticularisirt ist, tritt dies bei den anderen beiden Species in noch stärkerem Maasse hervor.

Der Inhalt ist farblos, einige Zellen, jedoch nicht zu häufig, enthalten Oel und das den *Piperaceen* eigene Alcaloïd, Piperin, der Inhalt ist dann gelb gefärbt. Spaltöffnungen fehlen bei allen Species.

Auf die Epidermis folgt das schön ausgeprägte Collenchym und zwar bei *P. marmorata, resedaeflora, rubella* ein bis drei, bei *P. peltiformis* fünf bis sieben Zellreihen stark.

Im Querschnitt polyëdrisch, im Längsschnitt länglich, oft sehr lang im Verhältniss zur Breite, enthalten die Zellen entweder gemeinschaftlich Chlorophyll, Stärkekörner und schöne Krystalle von oxalsaurem Kalk (entweder in Drusen oder prachtvolle Octaëder) oder jedes für sich allein; ausserdem tritt hier ein rother, gelöster Farbstoff (Erythrophyll) meistens in einer nicht unterbrochenen Zellreihe auf. In einigen Zellen ist auch Piperin enthalten.

Den grössten Theil des Blattstieles nimmt grosszelliges Parenchym oder Mark ein. Dünnwandig, rundlich mit Intercellularräumen, zeigen die Zellen den nämlichen Inhalt wie oben. Der rothe Farbstoff ist gewöhnlich in den an das Collenchym stossenden Zellen enthalten, ausserdem in einzelnen Zellen am Gefässbündel.

Die Zahl der Gefässbündel (Taf. IV. Fig. 1, 2, 3 u. 4, gf.) ist bei den verschiedenen Species verschieden, dann aber bei einer Art gewöhnlich constant. So besitzt der Blattstiel von *P. marmorata* entweder immer 3 oder 5, von *P. rubella* immer 3, und zwar zwei nach

---

[1]) Im jugendlichen Alter ist die Wandung zart. Siehe de Bary, Vergl. Anatomie der Vegetat. etc. pag. 69.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der unteren, platten und das dritte nach der convexen Seite des Stieles zu; bei *P. resedaeflora* stehen gewöhnlich vier im Kreise, ein fünftes centrales einschliessend, während bei *P. peltiformis* sechs bis acht Gefässbündel um ein centrales stehen.

Die Gefässbündel zeigen, wie die Nervatur des Blattes, einen monocotylen Typus; sie stehen isolirt und sind in gewöhnlichen Verhältnissen nie durch Interfascicularcambium verbunden; wir haben hier also geschlossene Gefässbündel.

Der einzelne Fibrovasalstrang zeigt auf der Innenseite Xylem (Taf. V. Fig. 2 x.), dünnwandiges Holzparenchym mit Ring- und Spiralgefässen, und nach der Peripherie des Blattstieles zu Phloëm. (Taf. V. Fig 2 ph.)

Was Weiss[1]) von den Gefässbündeln des Stammes der von ihm untersuchten Peperomien sagt, gilt auch von denen des Blattstiels. Die an das Cambium anstossenden Zellen sind klein, selten verdickt; es ist dies der dünnwandige Bast (Taf. V. Fig. 2 lb.) oder nach Sanio[2]) die Leitzellen, während die nach der Aussenseite des Bündels zu liegenden Phloëm-Zellen weitmaschiger als die vorhin erwähnten und auch meistens verdickt sind (Taf. V. Fig. 2 db.). Die Verdickung der Wandung dieser Bastzellen ist nicht gleichmässig, fast immer collenchymatisch, wie dies Weiss[3]) auch bei einigen Peperomien-Arten im Stamme gefunden hat. Durch Behandlung mit Kali tritt diese Verdickung besonders schön hervor und zeigt dann die Verschiedenheit von den „Leitzellen," dem dünnwandigen Bast, sehr deutlich.

Dieser dünnwandige Bast ist eigentlich in seiner Entwicklung stehen geblieben; Hildebrand[4]) legte dem ganz ähnlichen Bast der Begoniaceen den Namen „Hemmbast" zu, welcher hier ebenfalls angenommen werden kann. Im Längsschnitt zeigen beide Bastarten langgestreckte, prosenchymatische Zellen. Zwischen Xylem und Phloëm finden wir das in vielen Fällen schon in Dauergewebe übergegangene Cambium. Abgegrenzt wird das Gefässbündel gegen das Parenchymgewebe des Stieles durch eine Gefässbündelscheide (Taf. V. Fig. 2 gs.), kenntlich an der das ganze Bündel umgebenden, einzelligen Reihe von kleineren Zellen, die hier besonders

---

1) J. E. Weiss, Wachsthumsverhältnisse und Gefässbündelverlauf der Piperaceen; Flora 1876, No. 21.

2) C. Sanio, Ueber endogene Gefässbildung. Bot. Ztg. 1864. 27—30.

3) J. E. Weiss, l. c. pag. 328.

4) T. Hildebrand, Anat. Unters. über die Stämme der Begoniaceen. 1859. pag. 22.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stark mit Amylumkörnern, Krystallen von oxalsaurem Kalk und gelöstem rothem Farbstoff oft erfüllt sind.

2. **Die Blattspreite.** Die Epidermis der Oberseite (Taf. IV. Fig. 5 eo.) ist bei allen vier untersuchten Species mehrschichtig und zwar folgen nach der äussersten, (Taf. IV. Fig. 5, oeo.) kleinzelligen noch 2—3, auch 7 (bei *P. rubella*) Reihen, deren Zellen viel länger als breit sind. Die Epidermiszellen bei *P. marmorata* treten papillenartig an der Oberfläche hervor, wodurch der Blattfläche ein etwas sammetartiges Aussehen verliehen wird. Spaltöffnungen kommen auf der Oberseite nicht vor.

Haare sind nur bei *P. resedaeflora* und *P. rubella* auf der Ober-, wie Unterseite in grosser Anzahl vorhanden, sie gleichen denen des Blattstieles vollkommen. Aber bei allen vier Species treten ebenfalls in grosser Anzahl die schon beim Blattstiel erwähnten einzelligen, papillenartigen Drüsenköpfchen (Taf. IV. Fig. 5 d.) auf, bei denen entweder der Inhalt, oder auch die Zellwand braun gefärbt ist. Von einem solchen Köpfchen gehen die Wände der anstossenden Epidermiszellen strahlenförmig aus (d. h. in der Flächenansicht). Der Inhalt der Epidermiszellen ist farblos, ausser einigen Zellen, welche Piperin enthalten und dann abgerundet sind, im Gegensatz zu denen mit farblosem Inhalte, deren Wände mit scharfen Ecken aneinanderstossen.

Der Epidermis folgt nun die Pallisadenschicht (Taf. IV. Fig. 5, p.), deren Zellen in einer Reihe stehend, doppelt so lang als breit, an die Epidermiszellen flach anstossen, gegen das Blattparenchym abgerundet sind und in dieses hineinragen. Diese Schicht setzt sich durch das ganze Blatt über die Gefässbündel hinweg ununterbrochen fort.

Als Inhalt zeigen sich, und zwar immer, Chlorophyllkörner, unregelmässig gelagert, und eine so grosse Anzahl von Amylumkörnern, dass nach Behandlung mit Jod die Schicht sich als eine tiefschwarze Linie darstellt. Ausserdem kommen noch in reichlicher Anzahl schöne Drusen und Einzel-Krystalle von oxalsaurem Kalk vor.

An die Pallisadenschicht sich anschliessend folgt das Blattparenchym oder das pneumatische Parenchym (Taf. IV. Fig. 5, pp.).

Die Anzahl der Reihen ist nach den Species verschieden, innerhalb einer Species jedoch meistens constant.

Die Zellen zeigen eine rundliche Gestalt und lassen grosse mit Luft erfüllte Intercellularräume zwischen sich, wodurch das Blatt auf der Fläche weisse Stellen zeigt und deshalb eine besonders dadurch ausgezeichnete Species mit „*marmorata*“ bezeichnet wurde.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Der Inhalt besteht aus den schon oft erwähnten Stoffen, wie Chlorophyll, Amylum, oxalsaurem Kalk und rothem gelösten Farbstoff (Erythrophyll), letzterer namentlich bei *P. resedaeflora* und *P. rubella*. Ausserdem enthalten einige Zellen wiederum Piperin.

Abgeschlossen wird das Blatt nach unten von der Epidermis der Unterseite (Taf. IV. Fig. 5, eu.), deren Zellen rundlich, oft breiter als lang, bei *P. marmorata* ebenfalls wie auf der Oberseite papillenartig hervorragen.

Spaltöffnungen (Taf. IV. Fig. 5, sp.) treten auf der Unterseite des Blattes in grosser Anzahl zerstreut, nie in Gruppen, in gewöhnlicher Form auf, deren Schliesszellen Chlorophyllkörner enthalten. Der Inhalt der Epidermiszellen der Unterseite ist farblos, nur hin und wieder ist eine Zelle mit Piperin erfüllt. Das bei Besprechung der Haare und Drüsenköpfchen des Blattstieles und der Blattoberseite angeführte gilt auch von denen der Unterseite.

Aus dem Blattstiel treten in die Spreite die Gefässbündel immer direct in derselben Anzahl hinüber, die im Stiele vorhanden ist. Immer ist ein Mittelnerv, der deutlich an der Spitze des Blattes endigt, vorhanden; die übrigen Hauptnerven (bei *P. peltiformis* 6—8, bei *P. marmorata* 2—4, bei *P. resedaeflora* 4—6, und bei *P. rubella* 2) gehen vom Blattstiel strahlenförmig, vom Mittelnerv aus in convexem Bogen, ins Blatt über, um an der Spitze des Blattes zusammenzustossen, wodurch wir einen monocotylen Typus erhalten. Seitennerven kommen bis zum dritten Grade vor und anastomosiren. Auf der Unterseite des Blattes treten die Gefässstränge deutlich hervor.

Das einzelne Gefässbündel zeigt denselben Bau wie das des Blattstieles, das Xylem ist nach der Pallisadenschicht, also nach der Oberseite des Blattes und das Phloëm nach der Unterseite zugekehrt. Die dem Gefässbündel gegenüberliegende und an die Epidermis der Unterseite anstossende Zellreihe des Blattparenchyms ist bei allen Species collenchymatisch verdickt (Taf. IV. Fig. 5, coll.), wodurch das sichtliche Heraustreten der Gefässbündel an der Unterseite verstärkt wird. Zwischen Gefässbündel und der Epidermis der Unterseite liegen gewöhnlich zwei bis fünf Zellreihen des Blattparenchyms.

3. **Wachsthum und Anatomie der Wurzel.** Der Vegetationspunkt der Wurzelspitze zeigt drei Histogene. Wir haben ein centrales Plerom (Taf. V. Fig. 2, pl.), aus 8—11 Zellreihen bestehend, deren Zellen länger als breit, prismatisch sind. Umgeben ist das Plerom vom Periblem (Taf. V. Fig. 2, pi.), aus 5—8 Zellreihen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

deren Zellen, wenn nicht kubisch, so doch fast isodiametrische Form besitzen. Umhüllt werden beide Gewebsformen von der Epidermis, die, einschichtig, grosse breite Zellen aufweist, meistens jede Zelle mit einem grossen Oeltropfen als Inhalt. Entstanden ist die Epidermis aus dem Dermatogen (Taf. V. Fig. 2, de.), welches gleichmässig die Wurzelspitze umgiebt.

An der Spitze befindlich ist die Wurzelhaube (Taf. V. Fig. 2, wh.), vom Dermatogen sich ergänzend.

Die Entwicklungsgeschichte der Wurzel der Peperomien ist die nämliche, wie die der Piperaceen.

Ev. Weiss[1]) hat in seiner schon citirten Arbeit diese ebenfalls in kurzem berücksichtigt und lasse ich, da ich nur gleiches gefunden habe, seine Ausführungen hier folgen:

„Die Wurzelhaube wird von der Epidermiszelle aus ergänzt, selbst in den Regionen noch, wo die Wurzelhaube nur mehr aus 2—3 Zellreihen besteht, also verhältnissmässig schon ziemlich entfernt vom Scheitel. Die Epidermiszellen theilen sich durch eine tangentiale Wand in zwei ungleich grosse Zellen, von welchen die äussere die kleinere ist; in der so abgeschnittenen Wurzelhaubenzelle tritt alsbald eine radiale Wand ein.

Oft kann man bei zwei nebeneinanderliegenden Epidermiszellen in der einen erst die tangentiale Wand erkennen, während in der anderen bereits auch die darauffolgende radiale aufgetreten ist.

Sobald eine Wurzelhaube nicht mehr vorhanden ist, beginnen die Epidermiszellen sich auszustülpen und bilden so die Wurzelhaare. Diese Ausstülpungen werden von der Oberhautzelle nicht durch eine Scheidewand getrennt.“ —

— „Collenchym und Mark bilden sich in centrifugaler, Innen- und Aussenrinde in centripetaler Richtung aus. Die Zellen des Procambiums gehen in Dauerzellen über, indem die Theilung durch radiale und tangentiale Längswände zuerst in den Pericambiumzellen und darauf von hier nach innen und entsprechend der Ausbildung der Gefässe in seitlicher Richtung erlischt. Innerhalb des Phloëms tritt zuerst Reihencambium auf, dessen Bildung seitlich rechts und links fortschreitet.“ —

„Bei der Peperomien-Wurzel sind die Gefässe allein verholzt, wie auch im Stamm.“

---

[1]) J. Ev. Weiss l. c. pag. 359 ff.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

III. Die Neubildungen an den Blattstecklingen von Peperomia.

Es wurden zum Zwecke der Untersuchung von den pag. 32 angeführten vier Species theils ältere, theils jüngere Blätter von kräftigen Mutterpflanzen geschnitten und zwar entweder unverletzte Blätter mit Blattstielen, deren Längen variirten (bis zu 15 mm.) oder Blätter mit Stielen, deren Spreite 4—6 mm. über dem Stiel durchschnitten waren oder endlich nur Stücke von Blattspreiten von verschiedener Grösse. Es wurden noch Neubildungen an Blattstücken von 50□ mm. erzeugt. Zum Versuche diente ein heizbarer mässig grosser Kasten mit Satteldach, wie sie im Pflanzenphysiologischen Institut zu Keimversuchen dienen. Der Einsatz des Kastens war mit Sand gefüllt, in welchen die Blätter unmittelbar nach dem Schneiden gesteckt wurden. Dieses Sandbeet war von Wasser umgeben, welches beliebig erhitzt werden konnte; hier wurde gewöhnlich eine constante Temperatur von 30° C. unterhalten.

Nach kurzer Zeit, 2—4 Tagen, wurden die Schnittflächen braun, der Blattstiel und das Blatt schwollen über der Schnittfläche an; bald, nach 4—6 Tagen, brachen aus den Schnittflächen und zwar immer in unmittelbarer Nähe der Gefässbündel Wurzeln hervor; ausnahmsweise auch durch die Epidermis des Blattstieles über der Schnittfläche, aber nie wurde die Epidermis des Blattes von einer Wurzel durchbrochen. Bei *Pep. peltiformis* und *Pep. resedaeflora,* die im Blattstiel ein centrales Gefässbündel besitzen, wurde an diesem nie eine Wurzelbildung beobachtet, es erzeugten sich Wurzeln nur an den Gefässbündeln der Peripherie und zwar dann an allen, oft traten sogar zwei Wurzeln an einem Gefässbündel auf. Die nun hervorgebrochenen Wurzeln zeigten ein freudiges Wachsthum und verzweigten sich vielfach. Haben die Wurzeln eine gewisse Länge erreicht, so bemerkt man ungefähr nach 10—14 Tagen und wiederum nur an der Schnittfläche kleine, mit blossem Auge wahrnehmbare Hügel (Taf. IV, Fig. 8, hg.), deren helle weissgelbe Farbe grell gegen die schmutzigbraune der Schnittfläche zwischen den Wurzeln absticht. Die Gestalt dieser Hügel ist erst eine halbkugelförmige, bald aber strecken sie sich zu Kegeln und wachsen schliesslich weiter aus, jedes zu einem Blatte, das die Form des der Mutterpflanze besitzt und an dessem Grunde ein Knöspchen zum Vorschein kommt. Die Anzahl dieser Hügel ist meistens eine sehr grosse (bis zu fünfzehn Hügel wurden einmal gezählt); sie erscheinen nicht zu gleicher Zeit, sondern zeigen verschiedenes Alter. Aus allen Hügeln werden aber nicht immer Pflanzen; selten ist es, wenn mehr

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

als drei junge Pflänzchen am Blatte ausgebildet werden. Die Hügel kommen nur an der Schnittfläche am Stiel (wie am Blatt) zum Vorschein.

Die Anordnung der Wurzeln und der Knospen an der Schnittfläche des Blattstieles ist derart, dass nach aussen zu die Wurzeln in einem Kreise stehen; von diesen umrahmt oder auch zwischen ihnen entstehen im Innern der Schnittfläche die Knospen. An den Schnittflächen der Spreite entstehen immer eine oder zwei Wurzeln an je einem Gefässbündel und seitlich von diesem erscheint später die Knospe.

Kallus wird nicht erzeugt [1]).

Wie bei Begonien, Gloxinien und überhaupt bei allen bis jetzt zur Vermehrung durch Blattstecklinge benützten Pflanzenarten, entstehen auch hier zuerst die Wurzeln und erst später, nachdem die Wurzeln eine gewisse Länge erreicht haben, erscheinen die Laubknospen, die bald in junge Pflänzchen auswachsen. Die Figuren 6, 7 und 10 auf Tafel IV. zeigen Ansichten von in Sand gesteckten Blättern, an denen Wurzeln und junge Pflanzen entstanden sind.

1. **Veränderungen der Gewebe in der Nähe der Schnittfläche.** In Betreff der inneren Vorgänge verhielten sich sämmtliche vier Species vollkommen gleich. Steckten die Blätter 3—4 Tage im Sande, so zeigte die Untersuchung, dass die erste vom Schnitt getroffene, oft auch die zweite Zellreihe abstarben und braun wurden; der Inhalt verschwand, einzelne der Zellen blieben länger lebensfähig, rundeten sich nach aussen zu ab, (Taf. IV. Fig. 11, r) zeigten eine kleine Verlängerung; jedoch auch diese Zellen starben dann bald ab. Trichome oder Pseudo-Wurzelhaare, wie sie F. Regel [2]) bei den Begonien fand, werden bei Peperomia nicht gebildet. Nach 2—4 Tagen zeigen die Zellen über den abgestorbenen Zellreihen der Schnittfläche am Blattstiel, wie an der Spreite lebhafte Theilungen, es treten tangentiale Wände auf, so dass das Gewebe das Aussehen von Korkgewebe erhält. Besonders werden die Zellen des Markes und des Blattparenchyms getheilt, weniger die des Collenchyms, während die Epidermis meistens unverändert bleibt. Am Blatt hin-

---

[1]) Ausser an *Peperomia* stellte ich an einigen *Crassulaceen (Crassula, Echeveria, Sempervivum)* Versuche an und will hier nur ganz kurz bemerken, dass bei den drei untersuchten Gattungen dieser Familie der Wurzelbildung eine Kallusbildung voranging. Ich behalte mir die ausführlichere Mittheilung über eine Untersuchung an *Crassulaceen* für später vor.

[2]) F. Regel l. c. pag. 458.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gegen nimmt ausser dem Parenchym und der Pallisadenschicht die Epidermis der Oberseite hervorragenden Antheil; auch hier am Blatt (Taf. IV. Fig. 12) schliesst sich das Gewebe durch ein Periderma ab.

Der Inhalt der Zellen verschwindet, er wird zur Bildung der neuen Wände verbraucht. Einige der Zellen theilen sich nur in zwei oder vier Tochterzellen; jedoch die meisten Zellen erfahren durch Auftreten radialer Wände weitere Theilungen; es erscheinen nun wieder in den neuen Tochterzellen tangentiale, darauf radiale Wände und so fortgehend entsteht endlich ein Maschenwerk (Gitter) von Zellen. Die Figur 11 auf Tafel IV. zeigt bei gm derartige Zellen in verschiedenen Theilungsstufen. In einer Mutterzelle wurden auf einem Längsschnitt nicht weniger als neunzig neue Tochterzellen gezählt.

Die Zellwände der so gebildeten neuen Zellen, als auch die der Mutterzellen werden nach einiger Zeit braun. Betheiligt sind, wie schon oben erwähnt, bei diesem Vorgange namentlich das Grundgewebe zwischen den peripherischen Gefässbündeln und das Collenchym des Stiels, das pneumatische Parenchym, die Pallisadenschicht, die obere Epidermis der Spreite und weniger die Epidermis des Blattstiels und die untere der Blattspreite.

Diese so lebhafte und so oft wiederholte Theilung des Grundgewebes tritt an der Blattspreite nicht in dem Maasse auf, als es so häufig am Stiel der Fall ist. Vor der Anlage der Wurzeln theilen sich die Zellen der verschiedenen Gewebe nur in zwei oder vier Tochterzellen und erst nachher zerfallen sie in eine so grosse Anzahl von Tochterzellen.

Ist die Anlage der neuen Wurzel deutlich zu erkennen, so gehen noch weitere Theilungen und Umbildungen des Gewebes unterhalb der Schnittfläche vor sich. Es treten nämlich zwischen den einzelnen Gefässbündeln des Blattstieles und zwar an bestimmter Stelle, in den grossen Parenchymzellen zwischen den Cambialzellen des einen und denen des benachbarten Gefässbündels, tangentiale Zellwände auf, oft vier bis fünf parallele, von der Art (Taf. V. Fig. 3, cz.), so dass wir, an den Ursprung denkend, dies neue Wachsthum als Bildung von Interfascicularcambium auffassen müssen. Die Zellen dieses neu entstandenen Cambiums erleiden nun weiterhin eine Umbildung. Zuerst werden die an das Cambium des Gefässbündels angrenzenden neuen Zellen zu schraubig verdickten Gefässzellen umgebildet (Taf. V. Fig. 3, lt.). Diese Umbildung erstreckt sich auf einen grossen Theil des nachträglich gebildeten Interfascicularcambium und so entstehen grosse Knäuel derartig verdickter Gefässzellen an jeder Seite

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des Gefässbündels, so weit dieses nicht von der Bildung einer Wurzel in Anspruch genommen ist. Nach einiger Zeit erfahren auch die zwischen ihnen liegenden Zellen die gleiche Umbildung, ohne jedoch Anlass zur Bildung eines Knäuels zu geben.

Auf diese Weise wird eine ununterbrochene Reihe von Gefässzellen zwischen den Gefässbündeln hergestellt und diese somit eng verbunden. Auch Tochterzellen von anderen, über den Gefässbündeln liegenden Parenchymzellen werden derartig umgebildet; jedoch ist eine Verbindung dieser mit dem zwischen den Bündeln liegenden Zuge fast immer zu finden; diese letztere Bildung erstreckt sich oft weit in's Innere des Blattstiels. An der Blattspreite gehen ähnliche Bildungen vor sich. Auch hier, wenn die Wurzelanlage zu erkennen ist, zweigen sich vom Cambium des Gefässbündels cambiale Züge ab, indem sich die an das Bündel anstossenden Zellen des pneumatischen Blattparenchyms durch tangentiale Zellwände theilen; derartige Züge verlieren sich aber bald in dem Gewebe, ohne mit denen der benachbarten Gefässbündel zusammenzutreffen, was ja in der Natur der Sache liegt. Ganz analog den neuen cambialen Zellen im Blattstiel verdicken sich hier auch die Wände dieser Zellen schrauben- oder netzförmig zu Gefässzellen, die in der Nähe der Gefässbündel ebenfalls knäuelweise zusammenliegen.

Durch diese Vorgänge wird dem von der Mutterpflanze abgetrennten Theil ein gegen äussere schädliche Einflüsse entsprechender Schutz gewährt, um dann gehörig vorbereitet zur Bildung von Wurzeln und Knospen zu schreiten.

2. **Entstehung der Beiwurzeln.** Während der hier beschriebene Process über der Schnittfläche an Stiel und Spreite vor sich geht, finden wir, dass auch innerhalb des Gefässbündels nach drei bis vier Tagen, oft auch etwas früher, je nach dem Alter der betreffenden, in den Sand gesteckten Blätter, sich alle Zellen des Gefässbündels, nur die Gefässe allein ausgenommen, mit Protoplasma füllen; der Inhalt wird verbraucht; es treten Zellkerne auf, die fast den ganzen Raum der Zelle einnehmen. In den hier zugehörigen Zeichnungen wurde die Darstellung des Inhaltes der Zellen im Interesse der Deutlichkeit unterlassen. Man hat sich aber alle Zellen mit Protoplasma und Zellkern gefüllt zu denken.

Ebenso, wie schon im vorigen Abschnitt gezeigt, nehmen die den Gefässbündeln anliegenden Parenchymzellen des Grundgewebes Antheil an dieser Thätigkeit. Ist diese nun eingetreten, so zeigen weitere Querschnitte Theilungen im Cambium (Taf. IV. Fig. 13, c.) und auch Streckung der Cambialzellen und, wenn das Cambium

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schon in Dauergewebe übergegangen, auch in diesem gleiche Vorgänge. Man glaubt ein nachträgliches Dickenwachsthum vor sich zu haben, namentlich bei Betrachtung des nach der Peripherie des Stieles oder der Epidermis der Spreite vorgeschobenen Bastes. (Taf. IV. Fig. 13, db und lb.) Allerdings tritt dies nicht immer so deutlich auf, wie es in Figur 13 auf Tafel IV. dargestellt; nur wenige Male habe ich das Glück gehabt, es in dieser Weise zu sehen.

Nach ungefähr sechs bis zehn Tagen zeigt ein Querschnitt des Blattstieles folgendes:

Auf den ersten Blick fällt dem Beobachter ein halbkugelförmiges Meristemgewebe von neuentstandenen Zellen auf (Taf. V. Fig. 1, Wz.); wir haben hier die Anlage der neuen Wurzel vor uns, hervorgegangen durch Theilung der Cambialzellen. Die Theilwände stehen aber hier tangential und nicht radial, wie F. Regel[1]) bei *Begonia* gefunden und was ich bestätigen muss.

Bei der Untersuchung der Entstehung der Beiwurzeln von *Begonia* glaubt F. Regel annehmen zu müssen, dass

> „die Herausbildung der Histogene, welche das Wachsthum der Wurzeln vermitteln, aus dem indifferenten Zellencomplex der ersten Anlage von Innen nach Aussen hervorzugehen scheine, also vom Plerom ausgehe.“

Von *Peperomia* muss ich dasselbe annehmen. Immer theilen sich von neuem die dem Plerom zunächstliegenden Cambialzellen und ebenfalls die als Plerom (pl) in der Figur bezeichneten Zellen.

Weitere Betrachtung des Querschnittes zeigt, dass aus der das Plerom (pl) überlagernden Zellreihe das Periblem (pi), aus der folgenden das Dermatogen (d) und endlich aus der über d liegenden Zellreihe die durch Theilung des Dermatogens entstandene Wurzelhaube hervorgeht. Durch weitere Theilung der Plerominitialen geht dann rasch ein Pleromcylinder mit acht bis elf Zellreihen hervor, umgeben von den ebenfalls rasch in Theilung zerfallenen Periblemzellen, die im Gegensatz zum Plerom deutlich regelmässig-polygonale Gestalt zeigen, während die Pleromzellen schmal länglich gestreckt sind.

Ist die Wurzel in ihrem Wachsthum noch weiter fortgeschritten und wie hier auf Tafel V. Figur 2, an der Spitze schon mit drei Zellreihen der Wurzelhaube umgeben, so sieht man deutlich, wie die Gefässe des Pleromcylinders durch Vermittelung von Tracheidenzellen mit den Gefässen des betreffenden Bündels des Blattstieles in Verbindung treten, während Periblem und Dermatogen der Wur-

---

[1]) F. Regel l. c. pag. 464.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zel sich den übrigen Elementen des Bündels (das Dermatogen an die Zellen der Gefässbündelscheide) anschliessen.

Der erste Schritt zur Neubildung einer Beiwurzel bei *Peperomia* wird also in der Cambiumzone des Gefässbündels gethan; hier entsteht das Plerom, von dem das Wachsthum der Wurzel ausgeht.

Die Anlage der Wurzel geschieht, wie mir dies zahlreiche Querschnitte bewiesen, immer endogen und zwar immer von der Cambiumzone eines Gefässbündels aus, diesem seitlich aufsitzend; indem sich aber die Wurzelanlage später in etwas schiefer Richtung verlängert, so scheint dieselbe aus dem Phloëmtheil des Bündels hervorzugehen; immer aber wird man die Pleromzellen bis an das Cambium des Gefässbündels verfolgen können.

Die neue Wurzel wächst im Innern des Blattstiels zuerst in radialer Richtung, indem die vor ihr liegenden Zellwände des Grundparenchyms theils resorbirt, theils gedrückt und bei Seite geschoben werden; später aber, ehe sie ganz an den Rand des Blattstieles gelangt, gewöhnlich vor der Collenchymschicht, wächst sie nach unten, parallel der Axe des Stieles und gelangt durch die Schnittfläche nach aussen.

Wie schon auf pag. 38 gesagt, brechen selten Wurzeln durch die Epidermis des Blattstieles.

Ist das Wachsthum der Wurzel im Innern des Blattstieles so weit vorgeschritten, wie dies die Figur 2 auf Tafel V zeigt, so macht sich gewöhnlich schon das erste Gefäss bemerkbar; es werden die am Cambium liegenden Holzzellen des Xylems zu den auf pag. 40 beschriebenen Gefässzellen (lt) umgewandelt, die daran stossende Zelle des Pleroms macht dieselbe Umwandlung durch, die darauf folgende ebenfalls und so fort; die Zwischenwände werden resorbirt und das erste Gefäss ist fertig (Tafel V. Figur 2, 1 gf.). Sind erst einige Wurzeln an das Tageslicht getreten und werden noch andere angelegt, so haben wir dann durch einen Querschnitt ein Bild, wie es uns die Figur 3 auf Tafel V bietet.

Die erste Anlage der Wurzel in der Blattspreite, wie auch die weitere Entwickelung, ist die ganz gleiche, wie die so eben beschriebene des Blattstieles. Wiederum ist hier die Cambiumzone, oder in alten Blättern das daraus hervorgegangene Dauergewebe der Ursprung der Pleromini tialen, von diesen geht das Wachsthum der Wurzel aus. Auf Tafel V zeigt die Figur 4 die Richtung des Wachsthums der Wurzel. Die die Wurzel umgebenden Zellen des pneumatischen Parenchyms werden ebenso, wie die des Parenchyms des Blattstiels, resorbirt, gedrückt, bei Seite geschoben und gestat-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ten so der Wurzel den Austritt durch die Schnittfläche; nie wurde ein Durchbrechen der Wurzel durch die Epidermis der Spreite beobachtet. Figur 15 auf Tafel IV. zeigt eine ältere ausgetretene, schon mit Wurzelhaaren versehene Wurzel; man sieht hier deutlich, wie dieselbe das sie umgebende Gewebe beim Austritt bei Seite geschoben (ab) hat. Gewöhnlich findet die Wurzel ihre Ausbildung und ihren Austritt im pneumatischen Parenchym der Blattspreite; in einigen Fällen jedoch war, natürlich immer bei seitlicher Entstehung der Wurzel am Gefässbündel, eine andere Wachsthumsrichtung eingetreten; die junge Wurzel durchbrach dann das Pallisadengewebe, wuchs in der oberen Epidermis weiter und bog sich dann nach der Schnittfläche zu, um den Austritt zu erlangen.

Die die neue Wurzel im betreffenden Gewebe umgebenden Zellen werden vielfach getheilt; jedoch kommt es nie zu einer vollständigen Korkumhüllung der Wurzel, wie es S. Arloing in seiner Untersuchung an Cacteen-Stecklingen beobachtete [1]); ebenso fand ich nie, dass sich eine Wurzel schon vor dem Austritt in's Freie im betreffenden Gewebe verästelte, was S. Arloing ebenfalls von den Cacteen anführt.

Hieran anschliessen will ich noch, dass bei *Peperomia* nie direct an der Schnittfläche gelegene Zellen zu Pseudo-Wurzelhaaren auswachsen, was nach F. Regel [2]) bei *Begonia* in den Epidermiszellen des Blattstiels immer der Wurzelbildung vorausgeht [3]).

3. Entstehung und Entwickelung der Adventivknospen.

a. Am Blattstiel: Haben die an der Schnittfläche des Blattstieles erschienenen Wurzeln eine gewisse Länge erreicht, so sieht man bald mit blossem Auge auf der Schnittfläche mehrere kleine weisse Hügel entstehen, die sich bald strecken und zu jungen Pflänzchen auswachsen.

Die Schnittfläche schliesst sich, wie schon früher beschrieben (pag. 39), durch Bildung von Korkgewebe von aussen ab. Die direct unter dieser Gewebeschicht liegenden Parenchymzellen theilen sich schon frühe, gleichzeitig mit Bildung der Korkschicht, durch tangentiale Wände. Sind dann die jungen Wurzeln hervorgebrochen und in ihre Functionen eingetreten, so gehen in einzelnen Gruppen der vorhin erwähnten Parenchymzellen noch weitere Radial- und Tangentialtheilungen vor sich, in Folge deren dieselben in eine grosse Anzahl

---

[1]) S. Arloing l. c. pag. 59.

[2]) F. Regel l. c. pag. 458.

[3]) Etwas Aehnliches beobachtete ich an Blattstecklingen von *Echeveria*. Hier rundeten sich einige Zellen des Blattparenchyms, nicht der Epidermis, an der Schnittfläche ab, wurden länger, so dass sie weit über die Schnittfläche herausragten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von Tochterzellen zerfallen. Es werden so Meristeme erzeugt, welche sich stetig vergrössern und die Korkschicht durchbrechen.

Diese Meristeme kommen dann immer in Form von Hügeln an der Schnittfläche zum Vorschein. Niemals wird die Epidermis des Blattstieles durchbrochen, noch setzt sich dieselbe über die Hügel fort.

Während die Gefässbündel an der Schnittfläche frei liegen, wenn sich keine derartigen Hügel am Blattstiele bilden, so erscheint es im anderen Falle, als ob dieselben durch die die Bündel umgebenden Parenchymzellen überwallt werden, indem die Meristemhügel auf ihre Umgebung einen Druck ausüben.

Das Meristem nun differenzirt sich nach einiger Zeit. An der Spitze desselben ist der oft sehr verlängert kegelförmige Vegetationspunkt (Tafel IV. Fig. 16, v.) zu beobachten, unterhalb dieses kommt dann das erste Blatt, oder mehrere zugleich, je nach der Species von *Peperomia* zum Vorschein. Der Stamm der neuen Pflanze kann oft sehr lang werden, bevor das erste Blatt zur Entwickelung kommt (Tafel IV. Fig. 6).

Der Vegetationspunkt liegt immer sehr versteckt am Grunde des obersten Blattes, wie dies auch bei natürlich an der Mutterpflanze entstandenen Knospen der Fall ist. Die Blattstiele der *Peperomien* zeigen nämlich auf ihrer Oberseite eine mehr oder weniger tiefe Furche, in welcher die junge Knospe tief eingebettet liegt und selten auf den ersten Blick zu sehen ist. Die Anzahl der hervorbrechenden Hügel ist oft eine sehr grosse (Tafel IV, Fig. 8, hg.); es entwickeln sich aber gewöhnlich nur zwei, selten mehrere Pflanzen aus denselben. Sehr häufig ist der Fall, dass unterhalb der Spitze der neu entstandenen Pflanze an dem nun zum Stamm entwickelten ehemaligen Vegetationskegel noch andere Knospen entstehen, die dann wirkliche Adventivknospen und endogenen Ursprungs sind (Taf. IV. Fig. 7, ad.).

Noch ehe das erste Blatt zur völligen Entfaltung gekommen ist, entstehen in dem meristematischen Gewebe des Stammes, welcher das Blatt und die Endknospe trägt „procambiale Züge," die zu den schon früher beschriebenen schraubig verdickten Leitbündelzellen umgewandelt werden, schliesslich zu einem Gefässbündel werden; dieses schliesst sich dann entweder an einen alten Gefässstrang des Blattstieles an oder bleibt auch ohne Verbindung mit diesen. Ausserdem bilden sich an dem Stamme des jungen Pflänzchens, soweit er vom Sande bedeckt ist, eine Menge von Adventivwurzeln (Taf. IV. Fig. 6), die ebenfalls aus dem Cambium des neuen Gefässbündels entstehen.

b. An der Blattspreite: Gerade so wie beim Blattstiel, vernarben erst die Schnittflächen des Blattes, und nachdem Wurzeln

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zum Vorschein gekommen sind, sieht man und zwar meist in unmittelbarer Nähe des Entstehungsortes der Wurzeln, selten weiter davon Hügel, die den am Blattstiele auftretenden völlig gleichen und ganz in derselben Weise auswachsen und zu jungen Pflänzchen werden, wie am Blattstiel (Taf. IV. Fig. 10).

Während beim Blattstiel die Zellen des Grundparenchyms den Ursprung eines solchen Hügels geben, sind es bei der Spreite die Zellen des Blattparenchyms (Taf. IV. Fig. 14 und Taf. V. Fig. 5). Betheiligt an der Entstehung eines Hügels ist immer nur das Blattparenchym; auch bilden nur einige Zellen desselben direct unter der Schnittfläche die Initialen eines Hügels.

Die Weiterentwickelung der Meristemhügel zu Laubsprossen ist die nämliche, wie die der am Stiele erzeugten.

Wenn die jungen Pflänzchen älter werden, so lösen sie sich von dem Mutterblatte ab, d. h. es wird zwischen dem Mutterblatte und der Ansatzstelle der jungen Pflanze im Grundparenchym des Blattstieles, resp. in den Geweben der Blattspreite eine vollständige Korkschicht gebildet und dann das alte Blatt abgestossen, wodurch die junge Pflanze jetzt auf sich angewiesen ist. Ehe aber das Loslösen vor sich geht, haben sich eine Menge Wurzeln am Stamm der jungen Pflanze gebildet, die dann allein die Ernährung übernehmen. Die am Mutterblatte erzeugten Wurzeln haben nur dieses zu ernähren und die Bildung neuer Pflänzchen zu begünstigen. Das Loslösen vom Mutterblatte geschieht oft sehr spät; an einige Jahre alten Blattstecklingen ist oft das Mutterblatt noch vorhanden.

Hat die junge Pflanze erst selbst neue Wurzeln gebildet, so sind die blattständigen Wurzeln nicht mehr zu ihrer Ernährung nöthig; es treten auch die Gefässbündel der neuen Pflanze höchst selten in eine Verbindung mit denen der am Mutterblatte erzeugten Wurzeln.

Vergleicht man die Entstehungsweise der Beiwurzeln an Blattstecklingen verschiedener Pflanzen, namentlich an *Begonia* und *Bryophyllum*, so wird man finden, dass bei *Peperomia* die Wurzeln auf gleiche Weise erzeugt werden; es kann daher nur das schon bekannte auch für *Peperomia* bestätigt werden.

In Bezug auf die Entstehungsweise der Adventivknospen dagegen weichen die *Peperomia*-Blattstecklinge von allen bisher beobachteten Fällen ab.

Nach den Beobachtungen von Regel entstehen die Knospen an Stiel und Spreite der *Begoniaceen* aus den Epidermiszellen, nach Berge bei *Bryophyllum* aus dem unmittelbar unter der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Epidermis liegenden Urparenchym, die Epidermis des Blattes geht hier vollständig auf die Knospe über, man sieht kein „bei Seite schieben" von Geweben, um den Austritt den Knospen zu ermöglichen, nach Magnus gehen die Knospen aus den peripherischen Zellen des Blattes von *Hyacinthus* hervor.

Bei *Peperomia* entstehen die Knospen aus dem Grundparenchym des Blattstieles, resp. aus dem Blattparenchym der Spreite, in beiden Fällen jedoch immer unabhängig von den Gefässbündeln. Die erste Anlage einer Knospe bildet sich immer aus einer Zellgruppe in einer oder mehreren Schichten der betreffenden Gewebe hervor, die direct unter der vernarbten Schnittfläche liegen. Wenn die Vernarbung der Schnittfläche des Stecklings nicht nöthig wäre und somit nicht geschähe, so würden vermuthlich die gesunden, nicht vom Schnitt betroffenen Zellen der Schnittfläche der oben genannten Gewebe die Grundlage zur Bildung einer Knospe geben.

Allerdings findet jedesmal ein Durchbrechen der sehr wenig mächtigen Korkschicht statt, aber nur dieser; der endogene Ursprung der Knospen ist daher nur scheinbar; vielmehr sind dieselben als exogen aufzufassen.

IV. Zusammenstellung der Ergebnisse der Untersuchung.

1. An der Schnittfläche von Blattstecklingen von *Peperomia* wird kein Kallus erzeugt; die Schnittfläche wird allein durch eine Korkschicht — Wundkork — abgeschlossen.

2. Am Blattstiel nehmen an der Bildung des Wundkorkes Theil: immer das Grundparenchym, weniger die Collenchymzellen und sehr selten die Epidermis; an der Spreite: ausser dem Blattparenchym die Pallisadenschicht, die Epidermis der Oberseite mehr als die der Unterseite.

Der Inhalt der Zellen wird vollständig zur Bildung der neuen Zellwände verbraucht.

3. Im Blattstiel werden die Cambialregionen der peripherischen Gefässbündel bei der „Verheilung" der Schnittwunde durch procambiale Züge mit einander verbunden, deren Zellen fast immer in schraubig verdickte Gefässzellen (Leitbündelzellen) verwandelt werden. Auch in der Spreite finden gleiche Vorgänge statt.

4. Nach einer gewissen Zeitdauer des Versuches füllen sich, die Gefässe ausgenommen, alle Theile des Gefässbündels mit Protoplasma und werden so theilungsfähig.

5. Ist das Cambium der Gefässbündel schon in Dauergewebe übergegangen, so wird dies nach einiger Zeit wieder theilungsfähig.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

6. Die Anlage der Beiwurzeln geschieht immer endogen und immer in der Cambialregion des Gefässbündels. In dieser Region entsteht zuerst das Plerom, von dem das Wachsthum ausgeht; Periblem und Dermatogen gehen durch Theilung der Pleromini tialen aus diesen hervor und schliesst sich ersteres im weiteren Wachsthum an den Holz- und Basttheil des Gefässbündels und das Dermatogen an die Gefässbündelscheide an.

7. Die Wurzel von *Peperomia* wächst mit drei Histogenen.

8. Die Wurzeln durchbrechen am Blattstiel sehr selten die Epidermis, gewöhnlich aber den Wundkork der Schnittfläche. An der Spreite treten die Wurzeln mit Durchbrechung der verschiedenen Blattgewebeschichten immer an der Schnittfläche heraus.

9. Sind die Wurzeln einmal herausgetreten, so wachsen sie sehr schnell und verästeln sich bald. Nie ist eine Wurzel schon im Innern des sie umgebenden Gewebes verästelt.

10. Pseudo-Wurzelhaare werden bei *Peperomia* nie gebildet.

11. Die Anlage der adventiven Laubsprosse geschieht stets in dem Grundparenchym des Blattstieles und in dem Blattparenchym der Spreite direct unter der Schnittfläche, niemals aber am Gefässbündel. Zuerst bildet sich durch wiederholte Theilungen gewisser Zellgruppen genannter Gewebe ein Meristemhügel, der sich über die Schnittfläche erhebt und fast immer zu einem kegelförmigen Stämmchen auswächst, dessen Spitze aus kleinzelligem Meristem gebildet ist und den Vegetationspunkt darstellt, aus welchem sich die Laubknospe entwickelt. Die Adventivknospen entstehen daher exogen und durchbrechen nur den Wundkork.

12. Das im Stamm der neuen Pflanze neu gebildete Gefässbündel entsteht zeitig, lange bevor die ersten Blättchen zur Entfaltung gekommen sind, es schliesst sich an eines der Gefässbündel des Mutterblattes an oder tritt auch mit diesen in keine Verbindung.

13. Die neue Pflanze schliesst sich durch eine Korkschicht vom Mutterblatt ab und ernährt sich durch adventive Wurzeln, die aus dem Stamme hervorbrechen; mit den Wurzeln des Mutterblattes tritt sie in keine Verbindung.

14. An Blattstecklingen von *Crassulaceen* wird Kallus erzeugt.

Breslau, Januar 1878.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV.

Fig. 1. Querschnitt durch den Blattstiel von *Peperomia peltiformis*. Vergr. 4.

Fig. 2. " " " " " *Pep. marmorata*. Vergr. 4.

Fig. 3. " " " " " *Pep. resedaeflora*. Vergr. 4.

Fig. 4. " " " " " *Pep. rubella*. Vergr. 20.

Fig. 5. Querschnitt durch die Blattspreite von *Pep. peltiformis*. Vergr. 60.

Fig. 6. Ein Blatt von *Pep. peltiformis* mit einer am Blattstiel entstandenen jungen Pflanze. $^1/_2$ d. nat. Gr.

Fig. 7. Ein Blatt von *Pep. marmorata* mit 2 jungen Pflanzen. $^1/_2$ d. nat. Gr.

Fig. 8. Ansicht einer Schnittfläche am Blattstiel von *Pep. peltiformis* (nach sechs Tagen des Versuches). Vergr. 3.

Fig. 9. Längsschnitt durch diesen Blattstiel. Vergr. 5.

Fig. 10. Stück eines Blattes von *Pep. peltiformis* mit neu gebildeten Wurzeln und Laubknospen. $^1/_2$ d. nat. Gr.

Fig. 11. Längsschnitt durch das Parenchym des Blattstieles von *Pep. peltiformis;* Neubildung; er zeigt die mehrfach getheilten Zellen. Vergr. 170.

Fig. 12. Längsschnitt durch die Blattspreite von *Pep. marmorata;* er zeigt ebenfalls die mehrfach getheilten Zellen. Vergr. 60.

Fig. 13. Querschnitt durch ein Gefässbündel des Blattstieles von *Pep. marmorata* nach ca. 8 Tagen des Versuches. Theilung des Cambiums und Verschieben des Phloëms des Bündels. Vergr. 170.

Fig. 14. Längsschnitt durch die Blattspreite von *Pep. peltiformis*. Bildung des Meristemhügels, aus welchem die Laubknospe entsteht. Vergr. 40.

Fig. 15. Längsschnitt durch die Blattspreite von *Pep. peltiformis* mit einer ins Freie getretenen Wurzel und deutlichem Abschlusse der Schnittfläche. Vergr. 20. Schematisch.

Fig. 16. Längsschnitt durch eine am Blatt erzeugte Laubknospe von *Pep. peltiformis*. Vergr. 40.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel V.

Fig. 1. Querschnitt durch ein Gefässbündel des Blattstieles von *Pep. marmorata* mit erster Anlage der Beiwurzel. Vergr. 200.

Fig. 2. Querschnitt durch ein Gefässbündel des Blattstieles von *Pep. resedaeflora* mit junger Beiwurzel. Vergr. 170.

Fig. 3. Querschnitt durch den Blattstiel von *Pep. resedaeflora*. Derselbe zeigt in verschiedenen Stadien befindliche Beiwurzeln. Vergr. 90.

Fig. 4. Längsschnitt durch die Blattspreite von *Pep. peltiformis* mit junger Beiwurzel. Vergr. 40.

Fig. 5. Querschnitt durch die Blattspreite von *Pep. marmorata* mit junger den Kork durchbrechenden Laubknospe. Vergr. 60.

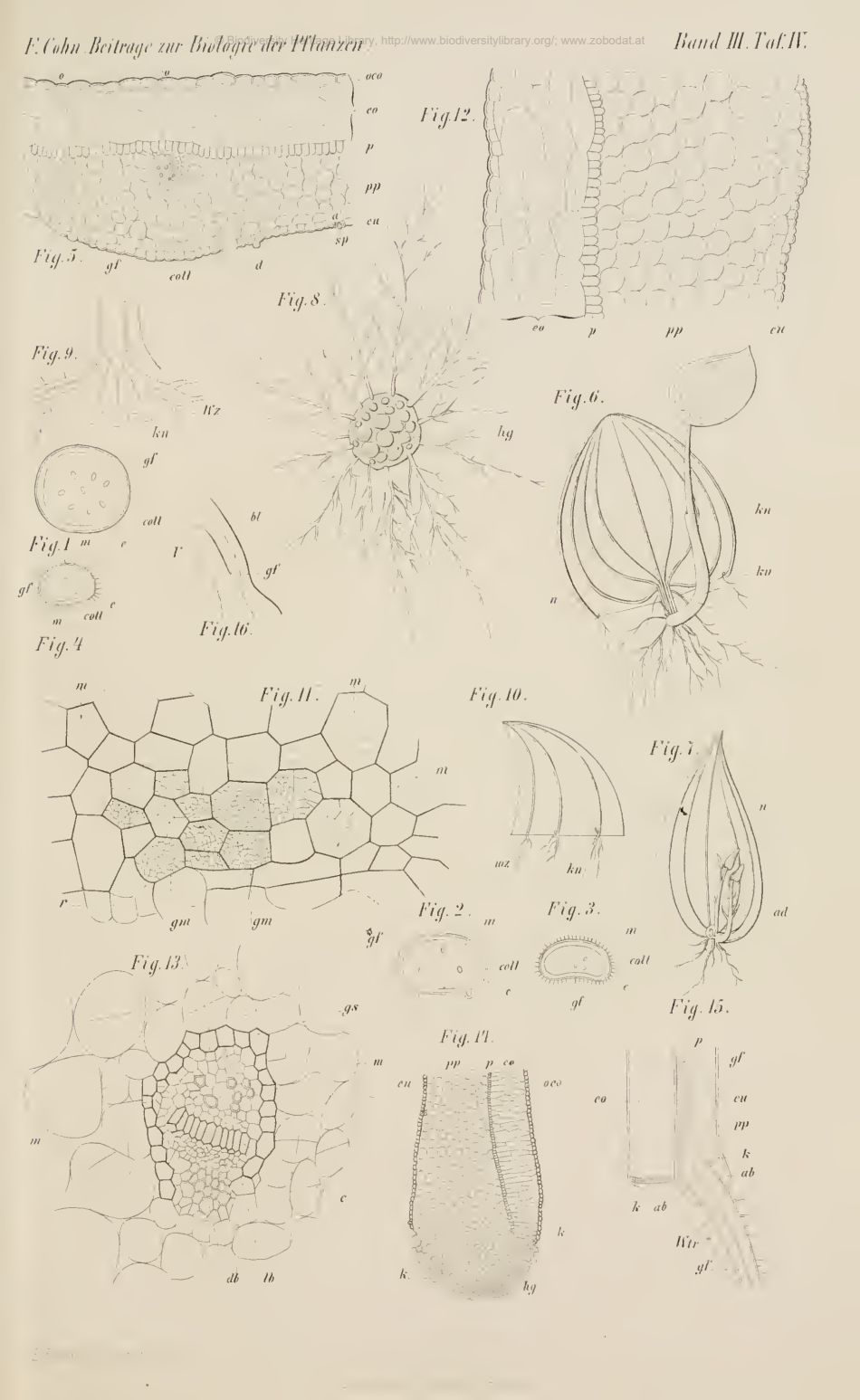
Fig. 6. Längsschnitt durch eine junge Pflanze von *Pep. marmorata*, auf der Schnittfläche der Blattspreite aufsitzend. Vergr. 20. Schematisch.

Bedeutung der Buchstaben der Figuren.

e = Epidermis, eo = obere Epid., eu = untere Epid., oeo = äusserste Zellen der Epid., coll = Collenchym, m = Grundparenchym, Mark, o = Zellen mit Piperin, p = Pallisadenschicht, pp = Blattparenchym (pneumatisches Par.), n = Blattnerv, Bl = Blatt, wz = Wurzel, Wtr = Wurzelhaare, we = Epidermis der Wurzel, de = Dermatogen, pi = Periblem, pl = Plerom, wh = Wurzelhaube, s = Scheitel, gf = Gefässbündel, x = Xylem, h = Holzzellen, g = Gefässe, ph = Phloëm, dc = Dauercambium, c = Cambium, db = dickwandiger Bast, lb = dünnwandiger Bast, gs = Gefässbündelscheide, hg = Hügel (Meristem-Hügel), kn = Laubknospe, r = abgerundete Zellen, gm = maschenwerkartig getheilte Zellen, k = Kork, cz = procambiale Züge, lt = schraubig und netzförmig verdickte Zellen, V = Vegetationspunkt, d = Drüsenköpfchen, ab = abgestorbene Zellen.

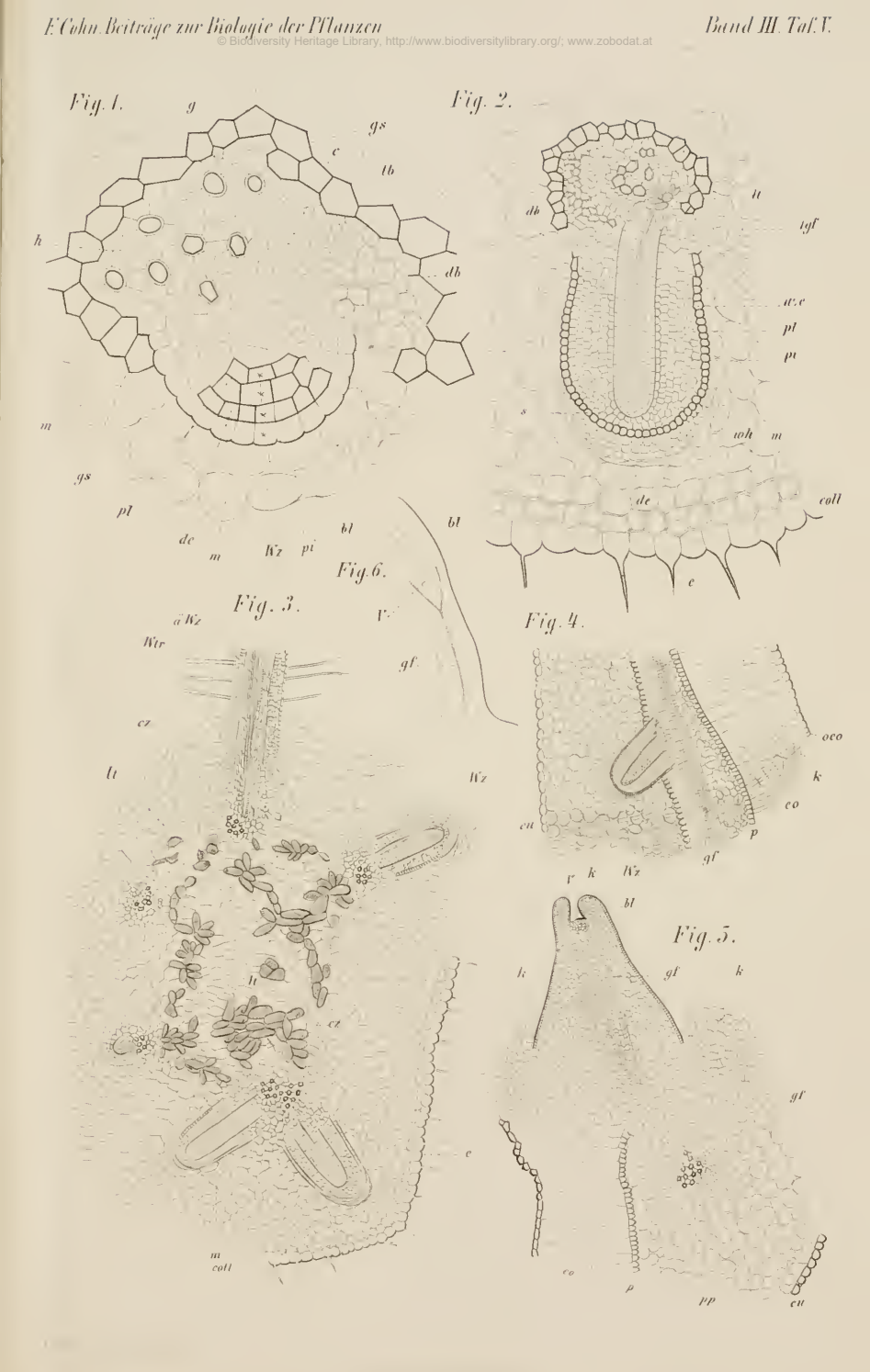
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Digitized by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology; http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Biologie der Pflanzen

Jahr/Year: 1879

Band/Volume: 3_1

Autor(en)/Author(s): Beinling Ernst

Artikel/Article: Untersuchungen über die Entstehung der adventiven Wurzeln und Laubknospen an Blattstecklingen von Peperomia 25-50